



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

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

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

28

29 **ABSTRACT:** The heterogeneity of diversity can be caused by a series of
30 environmental filters acting at different spatial scales, selecting the species from the
31 regional pool for the formation of local assemblies. In the cerrado sentido restrito there
32 are structural variations between their locations due to several physical factors. Despite
33 this, there is a lack of information on how the diversity of dung beetles is organized in
34 this vegetal formation and what is the role of structural variations on the organization of
35 diversity. This study aimed to identify the relationship between the organization of the
36 diversity of dung beetles and the local environmental filters throughout a region of
37 cerrado sentido restrito. To evaluate the organization of diversity, a hierarchical
38 experimental design was used and the contribution of local environmental filters on this
39 organization was detected through generalized linear models. The diversity of dung
40 beetles showed variations along spatial scales with the local scale being more important
41 than the regional scale and with the local environmental filters being important
42 influences for this organization of diversity. In addition to these filters being important
43 for diversity, this information indicates the preponderance of these filters over regional
44 filters. In fact, the local environmental filters in the cerrado sentido restrito showed
45 sufficient variations to affect the organization of diversity. Among these filters, those
46 related to edaphic structuring stand out. Thus, regions of cerrado sentido restrito with
47 localities where the local environmental filters are heterogeneous may contain a greater
48 regional diversity of dung beetles. For conservation initiatives, areas with higher local
49 heterogeneity in terms of environmental filters should be chosen over those with
50 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

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

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

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

120 fitofisionômicas também são comuns. Um exemplo disso é o cerrado sentido restrito, a
121 formação vegetal utilizada neste estudo. Nesta formação vegetal, variações estruturais
122 entre as localidades ocorrem devido a fatores como histórico de fogo (Moreira 2000;
123 Pinheiro & Durigan 2009; Almeida et al. 2014) histórico de uso do solo e diferenças
124 edáficas, como textura e fertilidade do solo (Pinheiro & Durigan 2009; Soares et al.
125 2015). Apesar das variações estruturais conhecidas entre as localidades de cerrado
126 sentido restrito, não se sabe a preponderância dos fatores locais e regionais desta
127 formação vegetal para a organização da diversidade.

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

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

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

158 **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

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

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

165 Gering JC, Crist TO, Veech JA (2003) Additive partitioning of species diversity
166 across multiple spatial scales: Implications for regional conservation of biodiversity.
167 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 epigeic 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

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

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

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

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

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

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

228 Smith F (2001) Historical regulation of local species richness. *Ecology* 82: 792-
229 801

230

231

232

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

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

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

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

295 Por consequência do manuseio de recursos fecais para alimentação e nidificação
296 (Hanski & Cambefort 1991), os besouros rola-bostas prestam importantes serviços
297 ecossistêmicos como a ciclagem de nutrientes, bioturbação, aprimoramento do
298 crescimento vegetal e dispersão secundária de sementes (Nichols et al. 2008). Devido à
299 característica de manusear recursos fecais, o grupo é dividido em três guildas
300 funcionais, segundo a forma como manipulam a massa fecal (Halffter & Edmonds
301 1982): os telecoprídeos formam uma bola fecal e rolam para longe do ponto de origem
302 do recurso, onde são enterradas ou deixadas sobre o solo; os endocoprídeos se
303 alimentam dentro ou abaixo das fezes frescas, sem movimentá-las além do ponto de
304 origem; os paracoprídeos cavam túneis abaixo ou adjacente às fezes, onde a massa fecal
305 é enterrada.

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

308 mais para a organização da diversidade, indicando a preponderância dos processos
309 regionais, em detrimento dos processos locais, nesta organização (Mac Nally et al.
310 2004; Müller & Goßner 2010; Marques & Schoereder 2014; Schmidt et al. 2017; Silva
311 & Hernández 2015a). No cerrado sentido restrito também ocorrem gradientes
312 ambientais ocasionados por variações estruturais da vegetação geradas por fatores como
313 fogo (Moreira 2000; Pinheiro & Durigan 2009; Almeida et al. 2014), histórico de uso
314 do solo, diferenças edáficas e topográficas (Pinheiro & Durigan 2009). No entanto,
315 apesar das características e importâncias descritas anteriormente para os besouros rola-
316 bostas e das variações estruturais conhecidas no cerrado sentido restrito, ocorre uma
317 inexistência de informações sobre como a diversidade de besouros rola-bostas se
318 organiza ao longo dessa formação vegetal e qual o papel dos fatores locais sobre essa
319 organização.

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

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

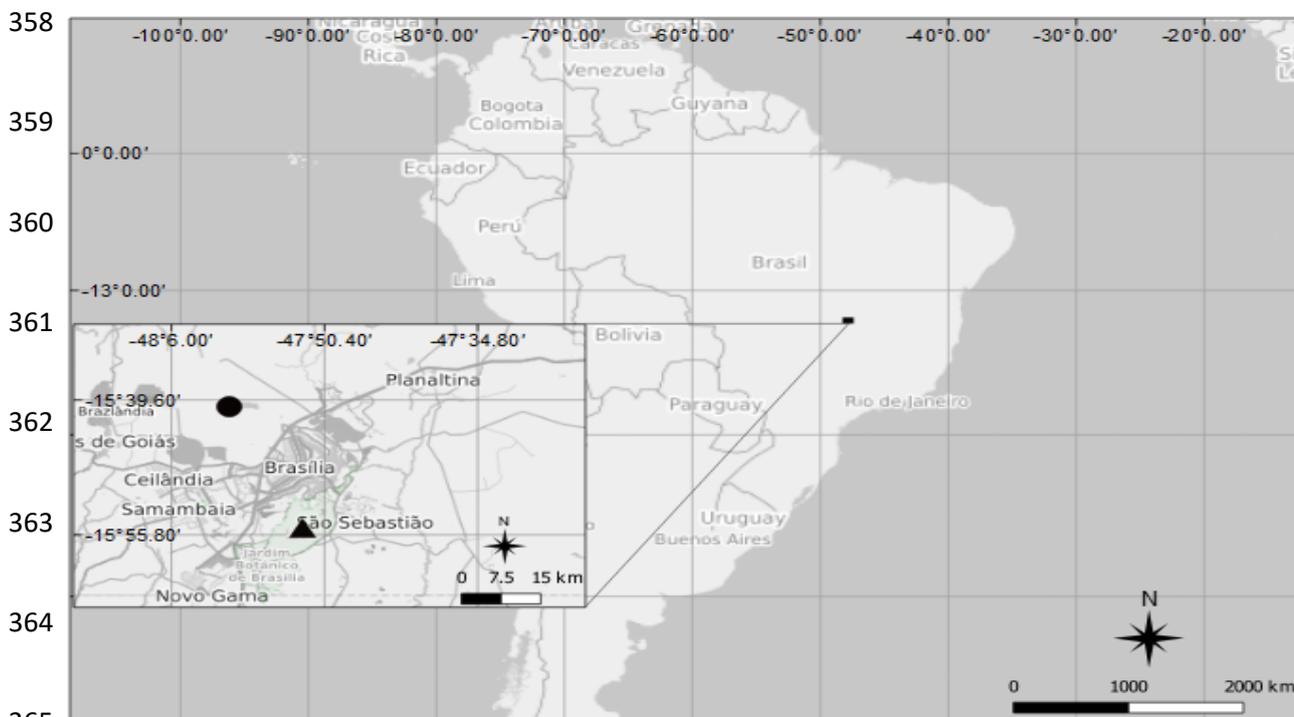
339 MATERIAL E MÉTODOS

340 Área de estudo

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

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

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



366 **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.

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

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

384 **Amostragem**

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

389 As armadilhas utilizadas são do tipo pitfall, que é uma técnica de coleta
390 amplamente utilizada em levantamentos do grupo nas regiões tropicais (Hanski &
391 Cambefort 1991). Cada armadilha consiste de dois recipientes plásticos: um com
392 capacidade de 1 l contendo água e detergente para quebrar a tensão superficial do
393 líquido, e outro com capacidade de 50 ml abrigando aproximadamente 25 g de fezes
394 humana suspenso por arames sobre o pote maior. Este tipo de isca é a mais atrativa para
395 a coleta de besouros rola-bostas (Milhomem et al. 2003). Acima deste conjunto foi
396 colocada uma cobertura para proteção da chuva. Em cada coleta, as armadilhas ficaram
397 expostas 48 horas em campo. Os espécimes coletados foram armazenados em álcool
398 70%, devidamente etiquetados e transportados para o Laboratório de Biologia e
399 Ecologia de Coleoptera da Universidade de Brasília. Posteriormente, foram
400 classificados em endocoprídeos, paracoprídeos e telecoprídeos.

401

102
a

b



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

424

425

426



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

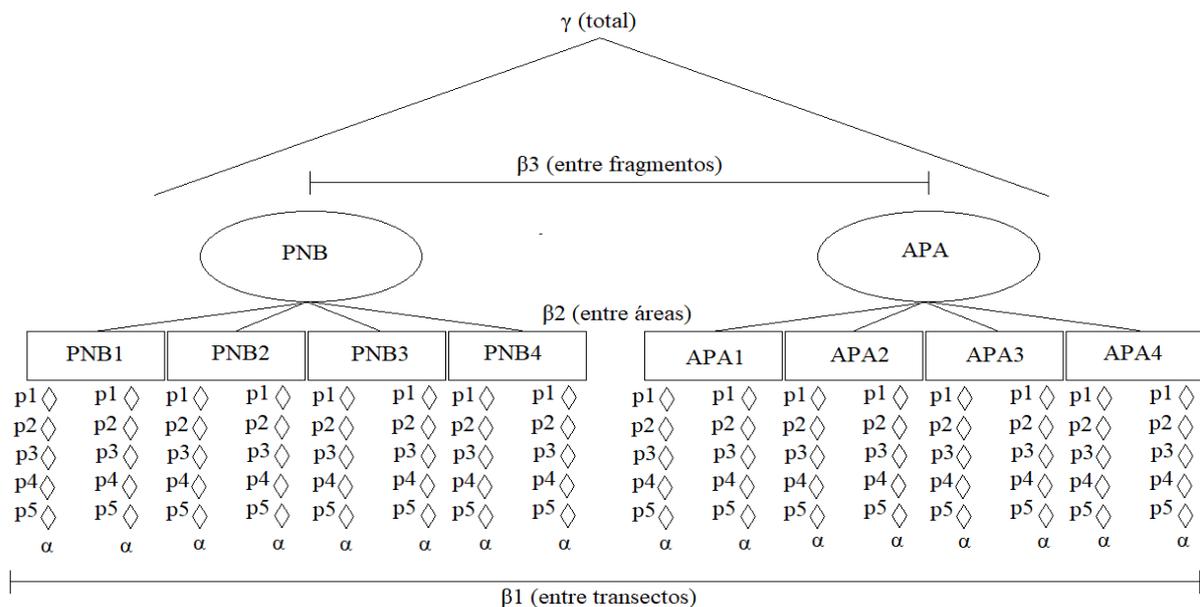
428

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

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

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

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



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

444 Identificação taxonômica

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

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

454 **Análise dos dados**

455 Para avaliar a suficiência amostral, foram usadas curvas de acúmulo de espécies
456 baseadas em indivíduos (Gotelli & Colwell 2001), utilizando o pacote iNEXT versão
457 2.0.20 (Hsieh et al. 2020) no programa R versão 3.5.3 (R Core Team 2019).

458 A Análise de Coordenadas Principais (PCoA) foi realizada com o intuito de
459 identificar se a diversidade forma agrupamentos de acordo com os sítios amostrados, ou
460 seja, se a diversidade se distribui de forma heterogênea ao longo das localidades. Esta
461 análise foi baseada na similaridade de Bray-Curtis, e a significância das ordenações foi
462 dada por meio da PERMANOVA. Os dados de abundâncias foram transformados por
463 raiz quadrada para retirar o peso das espécies raras. A PCoA foi realizada através do
464 pacote ape versão 5.3 (Paradis et al. 2019) e a PERMANOVA através do vegan versão
465 2.5-2 (Oksanen et al. 2018), ambas no programa R versão 3.5.3 (R Core Team 2019).

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

471 2007). Esta análise foi realizada no programa R versão 3.5.3 (R Core Team 2019)
472 através do pacote vegan versão 2.5-2 (Oksanen et al. 2018).

473 Para avaliar se a organização da diversidade observada pode ser atribuída a
474 processos determinísticos, para cada escala espacial foi gerado um componente nulo de
475 diversidade, que representa a hipótese nula de ausência de processos atuando sobre a
476 organização da diversidade naquela escala. Essa distribuição nula dos componentes de
477 diversidade foi gerada por meio da randomização baseada em indivíduos (N = 10000).
478 Com essa randomização, é possível calcular a proporção (p-value) de valores nulos
479 gerados que são significativamente maiores (ou menores) que os valores observados
480 (Crist et al. 2003). Com p menor que 5%, os componentes de diversidade observados
481 são considerados significativamente maiores ou menores que o esperado pelo modelo
482 nulo, indicando a atuação de processos determinísticos sobre a organização da
483 diversidade. Estas randomizações baseadas em indivíduos foram feitas no programa R
484 versão 3.5.3 (R Core Team 2019) usando o pacote vegan versão 2.5-2 (Oksanen et al.
485 2018).

486 **RESULTADOS**

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

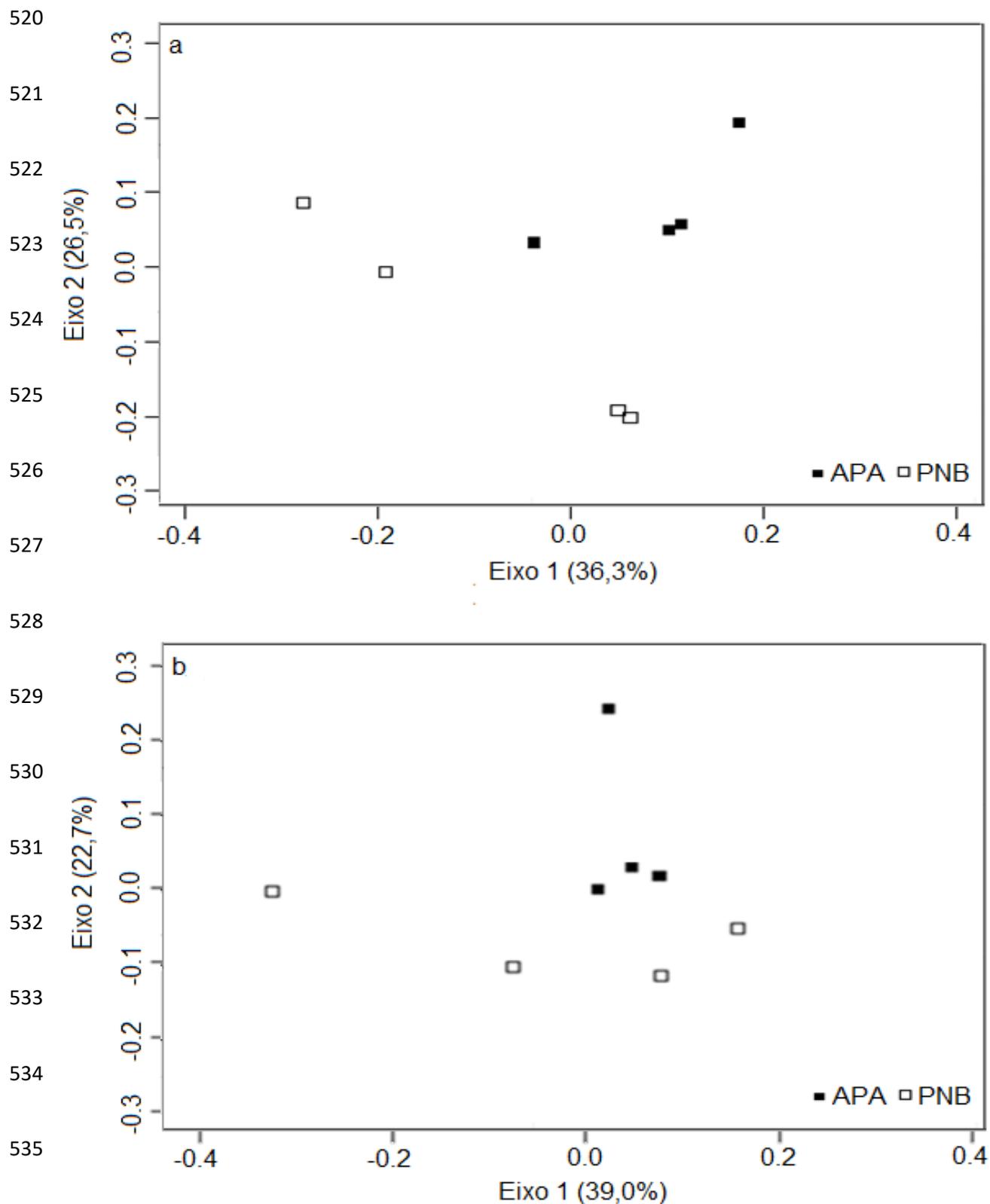
496 uma única área do PNB. O. palemo também teve mais da metade da sua abundância
497 concentrada no PNB, que abrigou 66,1% dos indivíduos, mas diferentemente das duas
498 espécies anteriores, sua abundância está bem distribuída ao longo da APA e PNB.
499 Foram registrados ainda 13 singletons e 6 doubletons.

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

504 A PCoA baseada na abundância e na riqueza de espécies mostraram uma
505 distribuição de diversidade espacialmente ordenada entre os sítios amostrados (Figs. 5a,
506 5b). A PERMANOVA confirmou a significância destas ordenações tanto para a
507 abundância ($F = 10,903$; $p < 0,0001$) quanto para a riqueza de espécies ($F = 8,221$; $p <$
508 $0,0001$). As espécies tiveram fortes contribuições para estas diferenças, tanto em relação
509 à abundância (Fig. S2) quanto em relação à riqueza de espécies (Fig. S3).

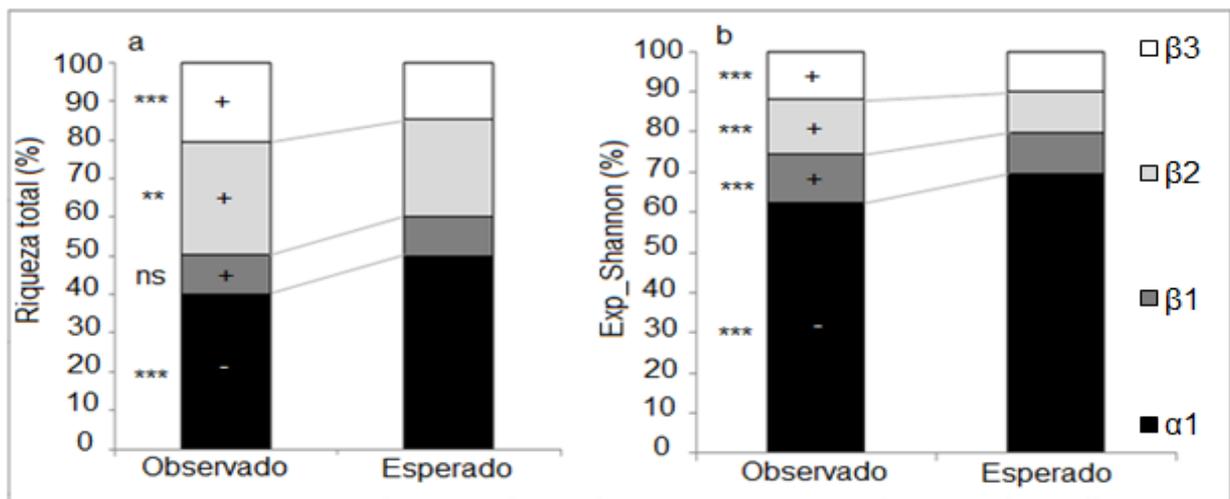
510 A PCoA mostrou que a abundância e riqueza de espécies das diferentes guildas
511 são espacialmente ordenadas de acordo com os sítios amostrados (Figs. S4-S6). Em
512 relação à abundância, a PERMANOVA confirma a significância das ordenações para
513 todas as guildas: endocoprídeos ($F = 12,539$, $p < 0,0001$), paracoprídeos ($F = 10,312$,
514 $p < 0,0001$), telecoprídeos ($F = 3,227$, $p < 0,0001$). Para a riqueza de espécies, a
515 PERMANOVA também confirma a significância das ordenações para todas as guildas:
516 endocoprídeos ($F = 10,898$, $p < 0,0001$), paracoprídeos ($F = 6,160$, $p < 0,0001$),
517 telecoprídeos ($F = 3,582$, $p < 0,0001$). As guildas apresentaram espécies que tiveram
518 destacáveis contribuições para as ordenações observadas (Figs. S4-S6).

519



536 **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).

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



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

546 As contribuições das escalas espaciais para a organização da diversidade
 547 diferiram entre as guildas, com os processos intrínsecos às escalas sendo importantes na
 548 maioria dos casos (Figs. 7a, 7b). Em todos os casos, as guildas tiveram o componente α
 549 menor que o esperado enquanto o componente β_1 não diferiu do esperado (Figs. 7a, 7b).
 550 Em relação à riqueza de espécies, o componente β_3 não diferiu do esperado em
 551 nenhuma guilda (Fig. 7a). Já em relação à entropia de Shannon, os componentes β_2 e β_3
 552 são maiores que o esperado para todas as guildas, com exceção do β_3 para os
 553 paracoprídeos, que foi menor que o esperado (Fig. 7b).
 554

555

556

557

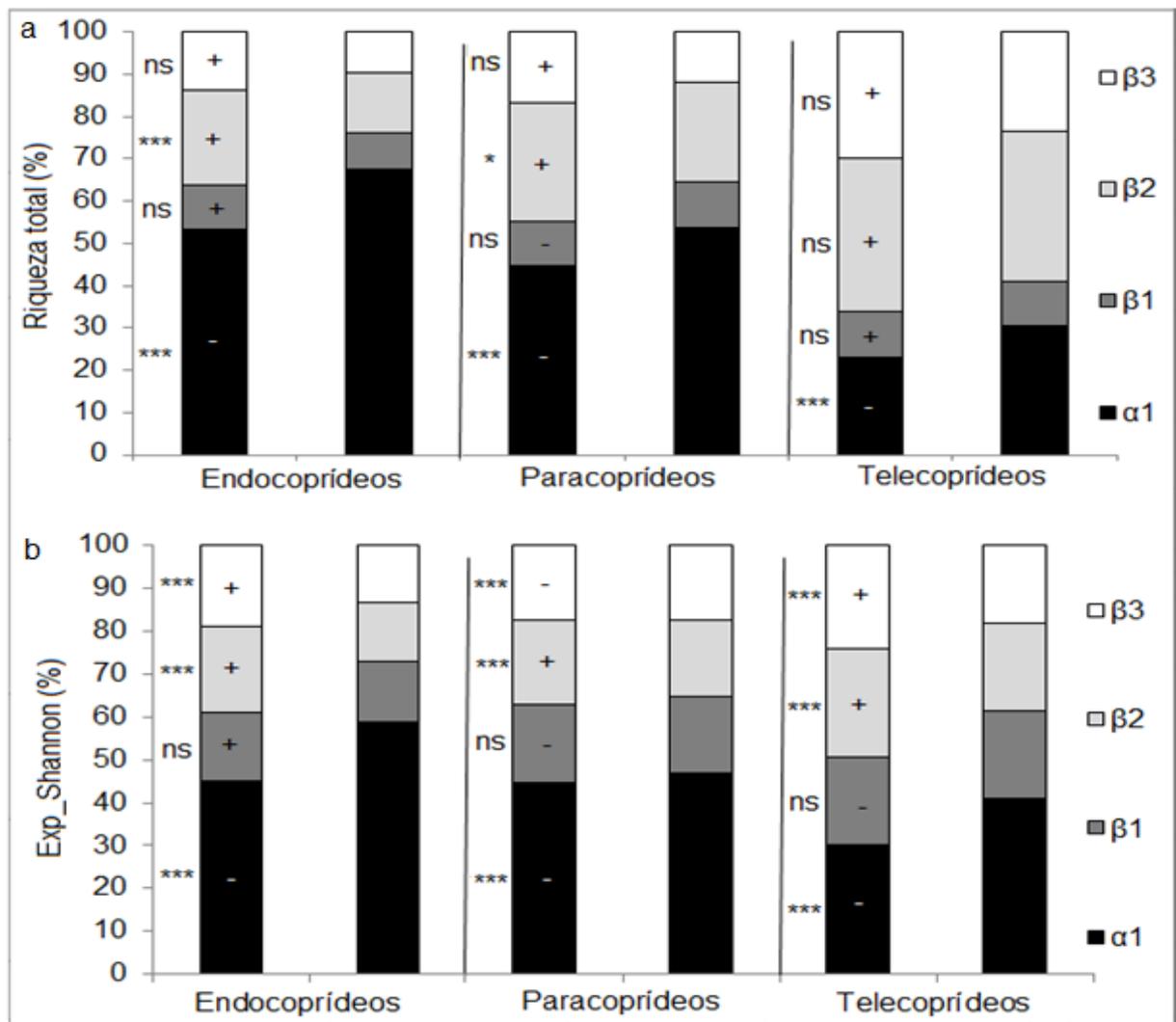
558

559

560

561

562



570

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.

572

573

DISCUSSÃO

574

575

576

577

578

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

604 variações ambientais extremas, incluindo ambientes perturbados e urbanos (Nunes et al.
605 2012). Por outro lado, alguns estudos estão contrapostos a este padrão, como em Gering
606 et al. (2003) para besouros arborícolas, Costa et al. (2015) para fitoplâncton em
607 ecossistemas costeiros hipersalinos, García-López et al. (2010) para subfamílias de
608 Scarabaeidae e em Müller & Goßner (2010) para besouros saproxílicos.

609 Os componentes de diversidade β apresentaram distintas contribuições para a
610 organização da diversidade, com os processos intrínsecos a cada escala sendo
611 determinísticos para esta organização, na maioria dos casos. Para os besouros rola-
612 bostas, na escala entre as UC's esses processos são gerados por fatores como limitação
613 de dispersão, configurações edáficas, grau de conservação e histórico de uso da terra
614 (Gering et al. 2003; Müller & Goßner 2010). Entre sítios, outros fatores são importantes
615 e incluem, por exemplo, condições estruturais e histórico dos habitats, quantidade e
616 qualidade de recursos (Müller & Goßner 2010), variações locais de umidade e
617 composição do solo (Sowig 1995) e cobertura da vegetação (Romero-Alcaraz & Ávila
618 2000).

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

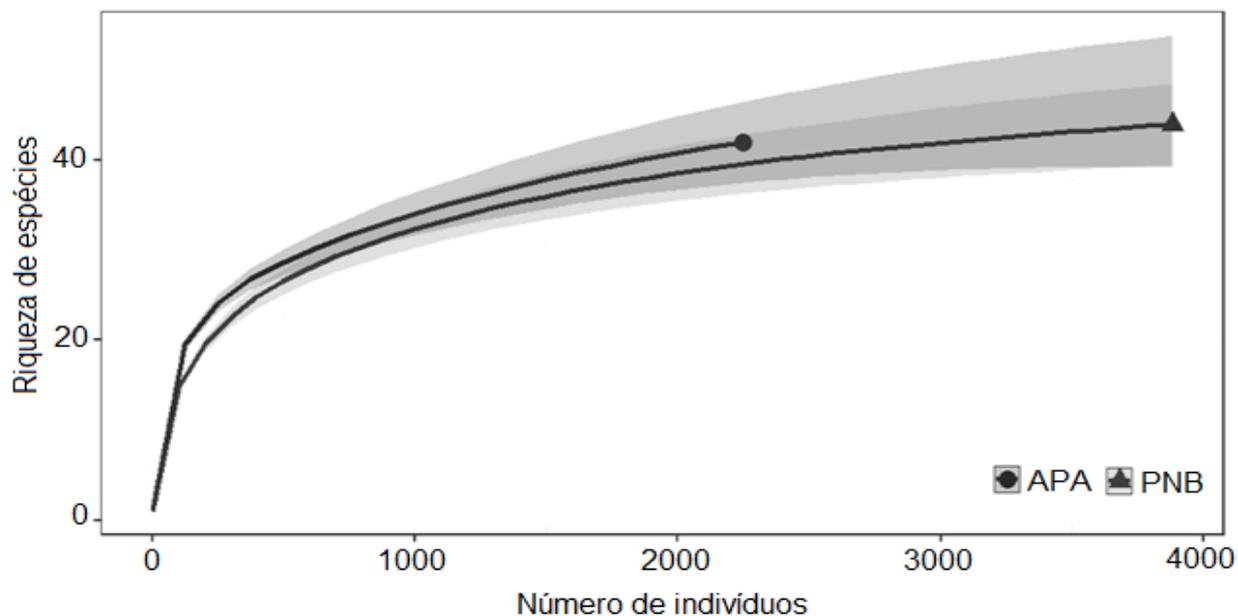
629 endocoprídeos (Silva et al. 2015). Por outro lado, nenhuma guilda teve sua diversidade
630 influenciada por processos agindo na escala β_1 , possivelmente por falta de variações
631 suficientes nos fatores intrínsecos desta escala, necessárias para afetar a diversidade de
632 besouros rola-bostas.

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

640 **CONCLUSÕES**

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

653



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

657

658

659

660

661

662

663

664

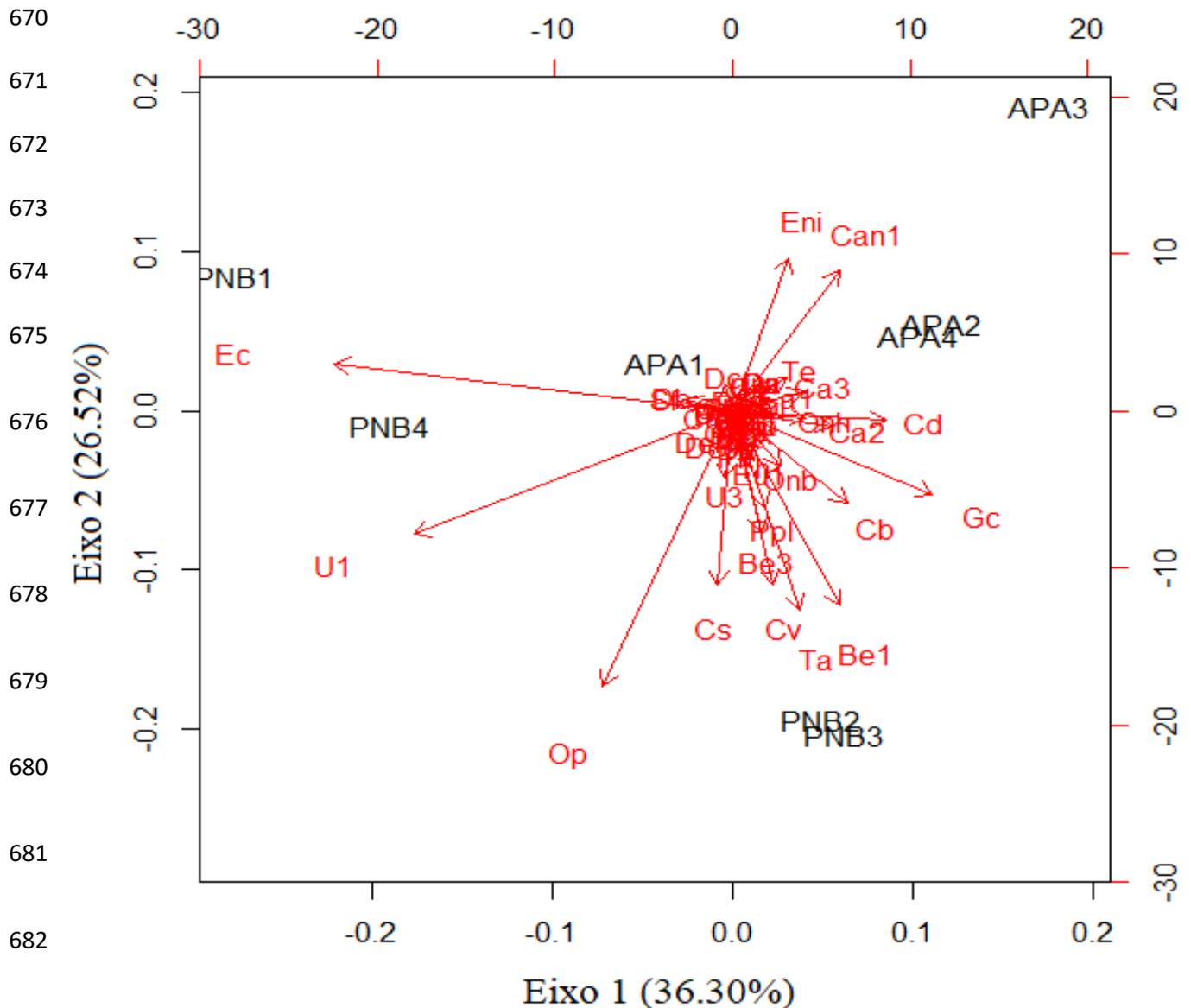
665

666

667

668

669



683 **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
 684 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=
 685 *Besourenga* sp.1; Be2 = *Besourenga* sp.2; Be3 = *Besourenga* sp.3, Clla1 = *Canthonella* sp.1; Cb = *Canthidium barbaticum*; Cd = *C. decoratum*; Cv = *C. viride*; Ca1 = *Canthidium* sp.1; Ca2 = *Canthidium* sp.2; Ca3 =
 686 *Canthidium* sp.3; Cc = *Canthon conformis*; Cl = *C. lituratus*; Can1 = *Canthon* sp.1; Ct = *C. tristis*; Cvir = *C. virens*;
 687 Chi = *Chalcocopris inexpectatus*; Ce = *Coprophanæus ensifer*; Ch = *C. horus*; Cs = *C. spitzii*; Delp = *Deltochilum pseudoicarus*; Del1 = *Deltochilum* sp.1; Dcon = *Dendropaemon convexus*; Dm = *Diabroctis mirabilis*; Db =
 688 *Dichotomius bicuspis*; Dbs = *D. bos*; Dc = *D. carbonarius*; Dl = *D. lycas*; Dn = *D. nisus*; Ec = *Eurysternus caribæus*;
 689 Eni = *E. nigrovirens*; Eu1 = *Eutrichillum* sp.1; Gc = *Genieridium cryptops*; Gb = *G. bidens*; Ma = *Malagoniella aeneicollis*; Onb = *Onthophagus buculus*; Onh = *O. hircus*; Onpx = *O. ptox*; Oa = *Ontherus appendiculatus*; Ou = *O. ulcopygus*; Ov = *O. virens*; 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.

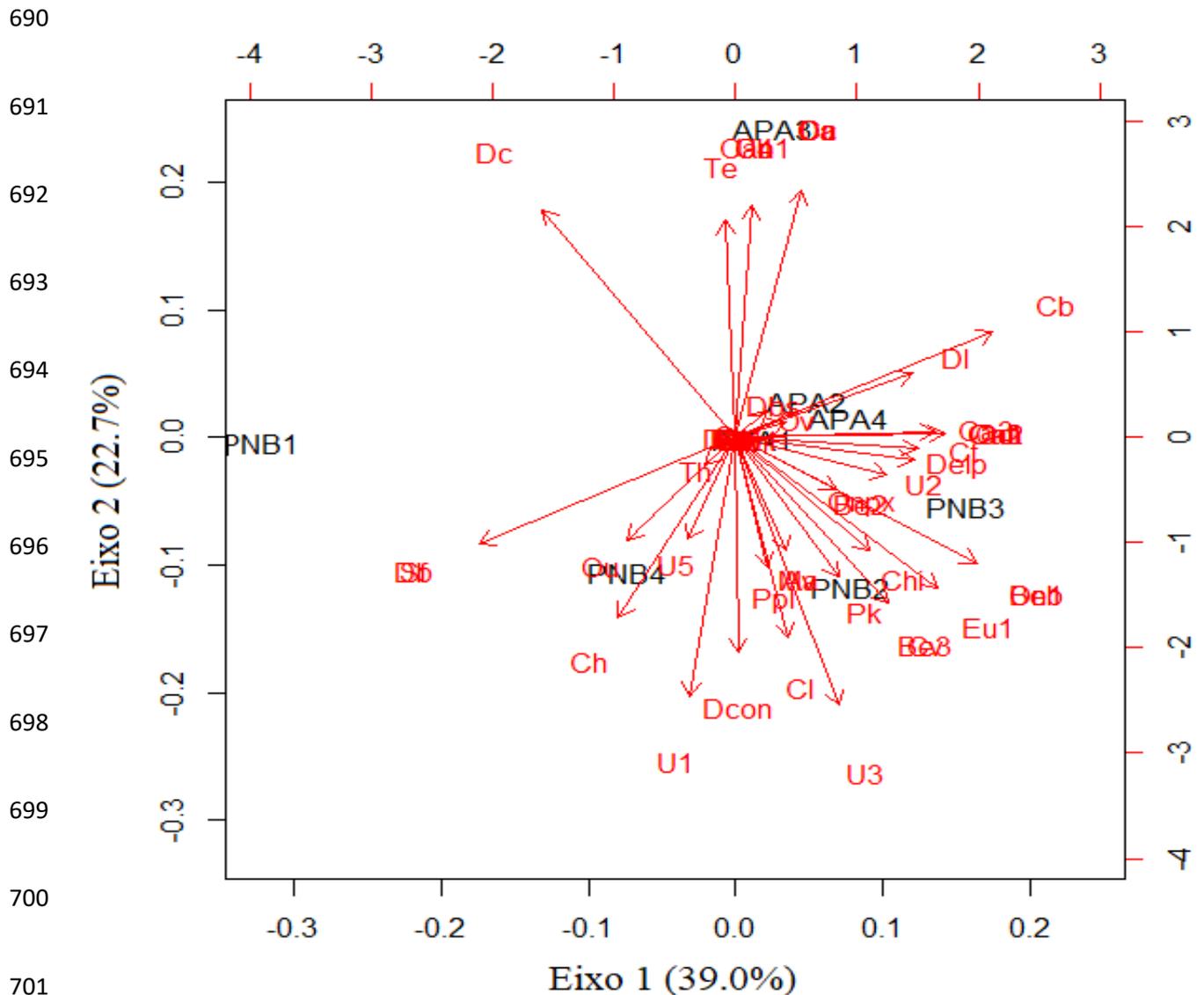
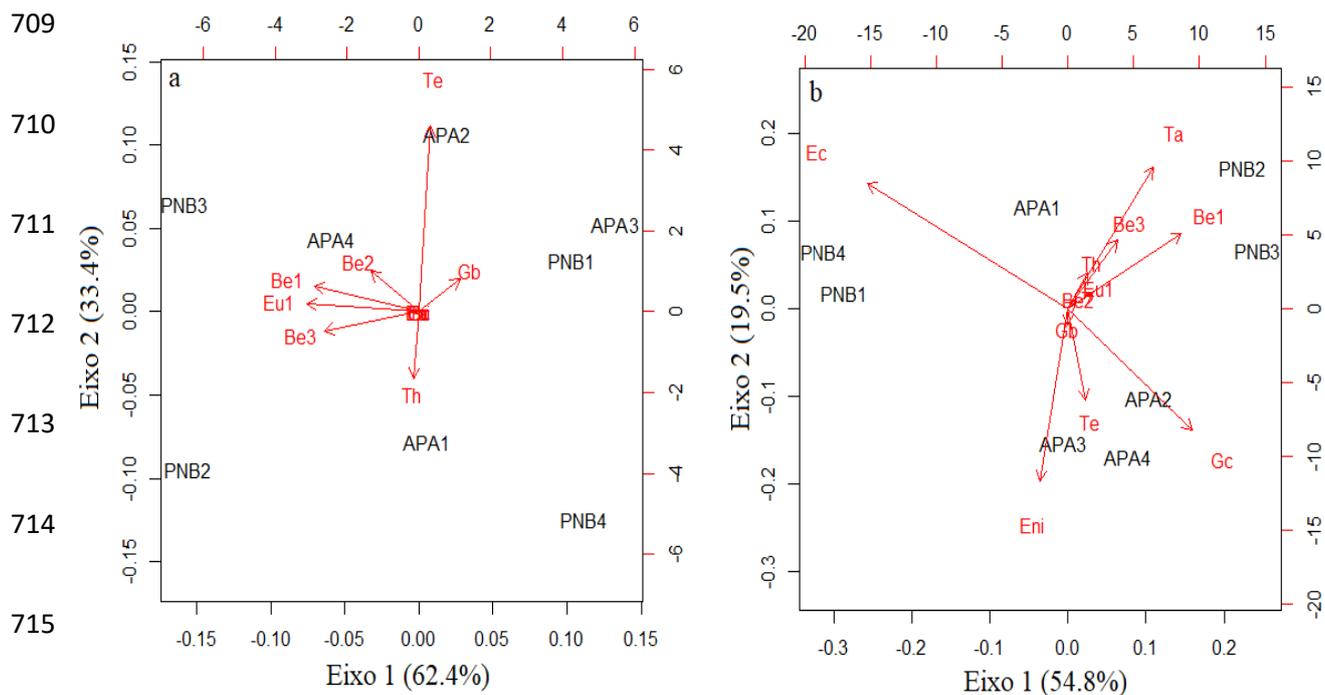
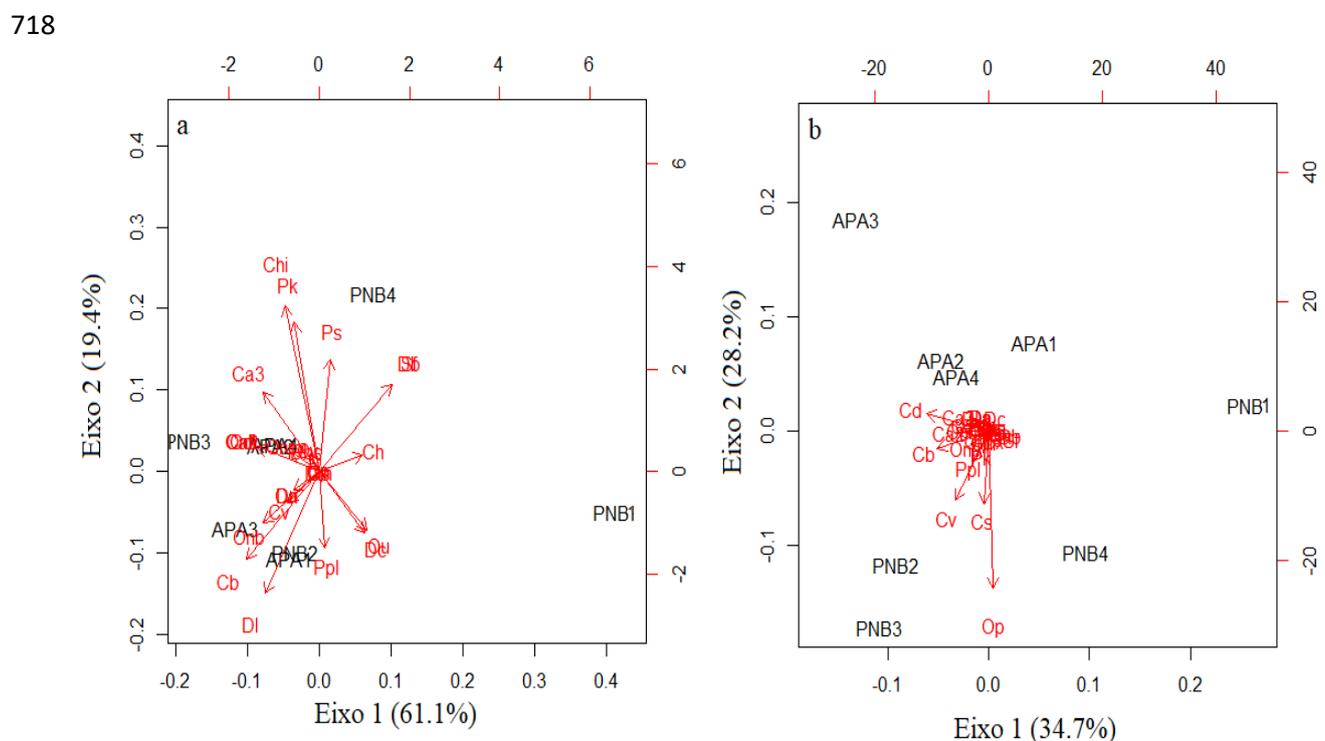


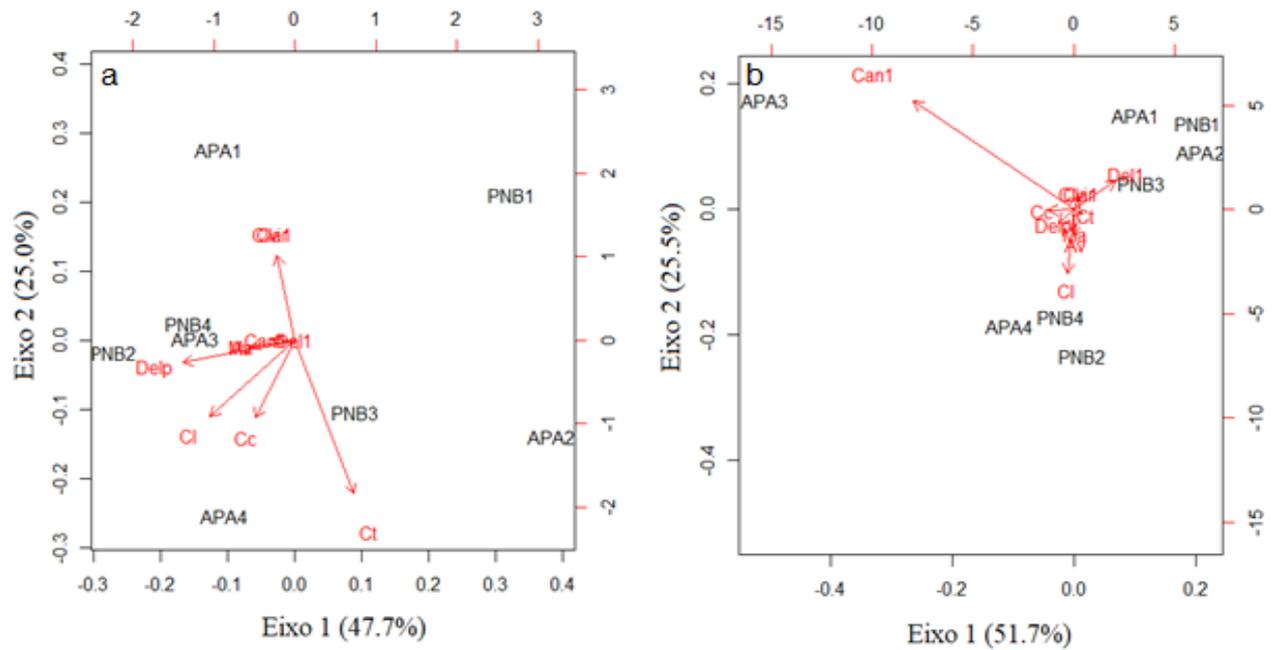
Figura S3. Análise de Coordenadas Principais para a riqueza de espécies nas áreas da APA (Reserva Ecológica do IBGE, Fazenda Água Limpa e Área de Relevante Interesse Ecológico Capetinga/Taquara) e nas áreas do PNB (Parque Nacional de Brasília), com as espécies que tiveram maiores contribuições para a ordenação espacial observada. *Av* = *Agamopus viridis*; *Be1* = *Besourengea* sp.1; *Be2* = *Besourengea* sp.2; *Be3* = *Besourengea* sp.3; *Clla1* = *Canthonella* sp.1; *Cb* = *Canthidium barbaticum*; *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* = *Coprophanæus ensifer*; *Ch* = *C. horus*; *Cs* = *C. spitzi*; *Delp* = *Deltochilum pseudoicarum*; *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 caribæus*; *Eni* = *E. nigrovirens*; *Eu1* = *Eutrichillum* sp.1; *Gc* = *Genieridium cryptops*; *Gb* = *G. bidens*; *Ma* = *Malagoniella 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.



716 **Figura S4.** Análise de Coordenadas Principais para a riqueza de espécies (a) e abundância (b)
 717 de besouros rola-bostas endocoprídeos. *Be1* = *Besourenga* sp.1; *Be2* = *Besourenga* sp.2; *Be3* =
 718 *Besourenga* 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*.



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



721 **Figura S6.** Análise de Coordenadas Principais a riqueza de espécies (a) e abundância (b) de
 722 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*
 723 *pseudoicarum*; *Dell* = *Deltochilum* sp.1; *Ma* = *Malagioniella aeneicollis*.

723 **Tabela S1.** Abundância e guildas das espécies de besouros rola-bostas coletadas nas
 724 áreas da APA (Reserva Ecológica do IBGE, Fazenda Água Limpa e Área de Relevante
 725 Interesse Ecológico Capetinga/Taquara) e nas áreas do PNB (Parque Nacional de
 726 Brasília) utilizando pitfalls iscados com fezes humana em novembro e dezembro de
 727 2018.

Espécie	Abundância		Guilda trófica
	APA	PNB	
<i>Agamopus viridis</i>	0	2	Telecoprídeo
<i>Besourensa</i> sp. 1	33	78	Endocoprídeo
<i>Besourensa</i> sp. 2	0	1	Endocoprídeo
<i>Besourensa</i> sp. 3	0	20	Endocoprídeo
<i>Canthidium decoratum</i>	62	41	Paracoprídeo
<i>Canthidium viride</i>	0	43	Paracoprídeo
<i>Canthidium barbaticum</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>Coprophanæus ensifer</i>	26	21	Paracoprídeo
<i>Coprophanæus 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	

730 **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

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

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

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

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

742 Bogoni JA, Silva PG, Peres CA (2019) Co-declining mammal–dung beetle
743 faunas throughout the Atlantic Forest biome of South America. *Ecography* 42: 1803-
744 1818

745 Crooks KR, Burdett CL, Theobald DM, King SRB et al (2017) Quantification of
746 habitat fragmentation reveals extinction risk in terrestrial mammals. *PNAS* 114: 7635-
747 7640

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

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

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

754 Costa RS, Molozzi J, Hepp LU, Rocha RM et al (2015) Diversity partitioning of
755 a phytoplankton community in semiarid salterns. *Marine and Freshwater Research* 67:
756 238-245

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

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

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

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

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

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

773 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, Zídek 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 Halfpter 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 Halfpter 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

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

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

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

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

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

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

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

837 Marques T, Schoereder JH (2014) Ant diversity partitioning across spatial
838 scales: ecological processes and implications for conserving tropical dry forests. Austral
839 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 epigeic 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 n° 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

956 1997). Para grupos sensíveis às mudanças ambientais, como os besouros rola-bostas
957 (Klein 1989; Halffter & Arellano 2002; Louzada et al. 2010), suas características de
958 história de vida e os filtros ambientais possuem forte vínculo (Halffter & Favila 1993;
959 Durães et al. 2005).

960 Os besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) apresentam três guildas
961 funcionais, com base na forma de manuseio do recurso fecal para alimentação e
962 nidificação (Halffter & Edmonds 1982): os endocoprídeos utilizam o recurso sem
963 deslocá-los para além da fonte fecal; os paracoprídeos escavam túneis imediatamente
964 abaixo da fonte do recurso fecal e os telecoprídeos formam bolas a partir da fonte fecal
965 e após isto, deslocam-as para além da fonte, onde então são mantidas sobre o solo ou
966 enterradas em profundidades rasas. Desta forma, os paracoprídeos podem ser associados
967 à compactação e teor de argila no solo, já que eles são escavadores (Silva et al. 2015).
968 Os telecoprídeos podem estar associados às variáveis ambientais como temperatura e
969 umidade do solo (já que quando eles cavam túneis, estes possuem profundidades rasas)
970 e estrutura da serapilheira, já que o seu movimento de translocação do recurso é sobre a
971 superfície do solo (Nichols et al. 2013). Os endocoprídeos podem ser dependentes da
972 baixa diversidade de seus competidores superiores (paracoprídeos e telecoprídeos), ou
973 seja, podem ser beneficiados em ecossistemas onde os paracoprídeos e telecoprídeos
974 apresentam baixa tolerância ecológica. E independente da guilda, o teor de umidade no
975 recurso fecal pode afetar os besouros rola-bostas, pois eles se alimentam principalmente
976 do líquido rico em micro-organismos presente nas fezes de mamíferos (Scholtz et al.
977 2009).

978 Estes besouros possuem ampla distribuição no mundo, com alta diversidade nos
979 ecossistemas savânicos e florestais (Hanski & Cambefort 1991). No Brasil, há cerca de
980 726 espécies distribuídas em 63 gêneros (Vaz-de-Mello 2019). Apesar de se

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

987 Entre ecossistemas florestais e aqueles relativamente mais abertos, como os
988 ecossistemas savânicos, as variações estruturais características de cada ecossistema
989 tendem a afetar a diversidade de besouros rola-bostas de formas diferentes. Por
990 exemplo, para o cerrado sentido restrito, a principal formação savânica do Cerrado, suas
991 variações estruturais estão ligadas ao histórico das áreas em relação ao fogo (Moreira
992 2000; Pinheiro & Durigan 2009; Almeida et al. 2014), ao uso do solo, textura e
993 fertilidade do solo (Pinheiro & Durigan 2009; Soares et al. 2015). Para os ecossistemas
994 florestais, variações estruturais ocorrem através de fatores como cobertura de dossel e
995 densidade arborea (Lewis et al. 2013). Desta forma, em ecossistemas mais abertos,
996 como as savanas, os fatores locais relacionados principalmente às configurações
997 edáficas podem se destacar mais sobre os besouros rola-bostas (Davis et al. 2008). Por
998 outro lado, em ecossistemas florestais os fatores locais relacionados à estrutura da
999 vegetação são os mais importantes para o táxon (Costa et al. 2013; Feer 2013), devido
1000 aos seus papéis na regulação microclimática dos recursos fecais expostos na superfície
1001 do solo (Sowig 1995; Feer 2013). Para o cerrado sentido restrito especificamente, não
1002 existem informações sobre a relação que os fatores locais exercem sobre os besouros
1003 rola-bostas.

1004 O objetivo deste estudo foi identificar a contribuição dos fatores locais
1005 associados ao solo e à estrutura da vegetação para a organização da diversidade de

1006 besouros rola-bostas em uma região de cerrado sentido restrito. Para isso, serão testadas
1007 as seguintes hipóteses: (1) devido à importância das variáveis edáficas em ecossistemas
1008 abertos para a diversidade de besouros rola-bostas, os preditores associados à
1009 estruturação edáfica no cerrado sentido restrito exercem papel primário sobre a
1010 organização da diversidade de besouros rola-bostas, em detrimento dos preditores
1011 associados à estrutura da vegetação. Assim, as variáveis associadas à estrutura edáfica
1012 devem afetar, positivamente ou negativamente, a diversidade de besouros rola-bostas,
1013 enquanto as variáveis associadas à estrutura da vegetação devem apresentar ausência de
1014 efeito; (2) devido às variações nas histórias de vida e na influência diferenciada dos
1015 filtros ambientais sobre as guildas, a diversidade é afetada, de maneira heterogênea
1016 entre as guildas, pelos preditores ambientais do cerrado sentido restrito. Assim, os
1017 preditores podem causar efeitos positivos, negativos ou ausência de efeitos sobre a
1018 diversidade, dependendo da guilda.

1019 **MATERIAL E MÉTODOS**

1020 **Área de estudo, amostragem e identificação taxonômica:** ver capítulo I.

1021 **Variáveis ambientais**

1022 Foram coletadas um total de dez variáveis. As variáveis foram mensuradas a
1023 partir do método do ponto quadrante (Cottam & Curtis 1956). Com o pitfall sendo o
1024 centro, uma cruz foi estabelecida, formando quatro quadrantes em cada ponto amostral
1025 (direções norte, sul, leste e oeste) (Fig. 1).

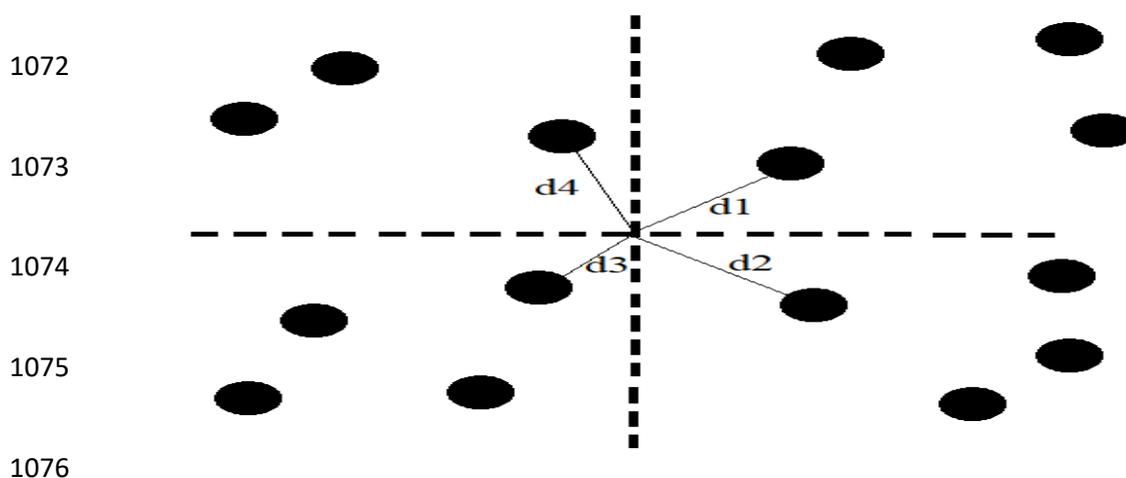
1026 Em cada quadrante, o indivíduo arbóreo com no mínimo 10 cm de
1027 circunferência no nível do solo (Moro & Martins 2011) e mais próximo do centro do
1028 quadrante foi selecionado para as mensurações das seguintes variáveis: distância em
1029 relação ao centro do quadrante, altura, circunferência 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

1055 porcentagem de serapilheira, cobertura verde e solo exposto foram mensuradas com o
 1056 auxílio de um grid de 0,25 m² subdividido em 90 quadrículos de aproximadamente
 1057 27,78 cm², colocado na diagonal a 20 cm do centro do quadrante. A cobertura de copa
 1058 total no quadrante foi mensurada com o uso de um densiômetro utilizando quatro
 1059 medidas (norte, sul, leste e oeste, as quais foram resumidas pela média dos valores) as
 1060 quais foram transformadas seguindo Lemmon et al. (1956). A quantidade de indivíduos
 1061 arbóreos com no mínimo 10 cm de circunferência no nível do solo em um raio de 2 m
 1062 do centro do quadrante foi contabilizada com o auxílio de uma trena. E por fim, a
 1063 resistência mecânica do solo à penetração (RMP) foi mensurada com o auxílio de um
 1064 penetrômetro de impacto - Stolf, nos quais os valores de penetração foram convertidos
 1065 em RMP (em Megapascal) através da fórmula: $RMP = (5,6 + 6,89 \times ((N/(D-A) \times 10) \times$
 1066 $0,0981))$, onde N é o número de impactos efetuados para a obtenção da leitura, A é a
 1067 leitura anterior e D é a leitura posterior da realização dos impactos (Stolf et al. 2014).
 1068 Em cada ponto amostral, quatro impactos consecutivos (em um mesmo local) foram
 1069 realizados. Cada uma dessas leituras foram devidamente convertidas segundo a formula
 1070 acima, e a medida tomada como RMP em cada ponto foi àquela referente ao quarto
 1071 impacto.



1077 **Figura 1.** Diagrama esquemático do método do ponto quadrante. Cada círculo preto
 1078 representa um indivíduo arbóreo. As siglas d1, d2, d3 e d4 representam a distância do
 1079 centro do quadrante até o indivíduo arbóreo mais próximo no primeiro, segundo, terceiro e
 1080 quarto quadrante, respectivamente. O X representa o centro do quadrante, local de
 1081 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	-
	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
	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	-
	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	-
	p	<0.001	0.6484	0.6068	0.5293	0.9347	0.6104	0.6245	0.8943	0.4516
PARACOPRÍDEOS	Abundância									
	Efeito	5.2158	-0.0112	-	-0.0019	-	-0.0148	0.0022	-0.0077	-
	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	-
	p	<0.0001	<0.001	0.08	0.06	0.6717	0.1767	0.2024	0.06	0.4914
	Riqueza									
	Efeito	2.6171	-0.0063	-	0.0008	0.0008	0.0053	-0.0031	-0.0056	-
	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	-
	p	<0.0001	0.07	0.07	0.4715	0.5708	0.6556	0.1205	0.2546	0.1174
TELECOPRÍDEOS	Abundância									
	Efeito	-1.6627	0.0162	0.0289	-0.0031	0.0072	0.0314	-0.0006	-0.025	-
	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	-
	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

1119 DISCUSSÃO

1120 Em ecossistemas florestais, a estrutura da vegetação é o principal conjunto de
1121 fatores que pode causar alterações nas assembleias de besouros rola-bostas (Feer 2013),
1122 especialmente através das suas influências sobre a regulação microclimática dos
1123 recursos fecais (Sowig 1995). Já nos ecossistemas abertos, a estrutura edáfica possui a
1124 maior importância para as assembleias de besouros rola-bostas (Davis et al. 2008). As
1125 importâncias diferenciadas da estrutura da vegetação entre ecossistemas abertos e
1126 florestais para os besouros rola-bostas podem ser atribuídas à existência de
1127 especializações dos rola-bostas às características e condições intrínsecas a cada um
1128 destes ecossistemas (Klein 1989; Halffter & Arellano 2002; Durães et al. 2005; Almeida
1129 & Louzada 2009; Costa et al. 2013; Krell et al. 2003) e as diferenças entre as
1130 características estruturais que são particulares e predominantes das savanas (Ribeiro &
1131 Walter 1998) e as que são particulares e predominantes dos ecossistemas florestais
1132 (Lewis et al. 2013). As dissimilaridades entre as importâncias de determinadas variáveis
1133 estruturais e as especializações dos rola-bostas entre os ecossistemas podem explicar o
1134 fato da maioria dos grupos no cerrado sentido restrito não terem apresentado respostas a
1135 variáveis como cobertura de copa, diâmetro de copa por árvore e distância das árvores,
1136 que são importantes para os rola-bostas especializados às condições intrínsecas de
1137 ecossistemas florestais. Desta forma, a estrutura do cerrado sentido restrito demonstra
1138 sua influência sobre a diversidade primariamente através de outros fatores que não são
1139 diretamente relacionados à estrutura da vegetação e sua regulação microclimática
1140 associada.

1141 Uma variável do cerrado sentido restrito que está mais associada à interferência
1142 sobre o manuseio dos recursos do que sobre a manutenção microclimática é a cobertura
1143 vegetal no solo. Esta variável apresentou uma influência negativa sobre a abundância e

1144 riqueza total da comunidade de rola-bostas, ou seja, localidades com altas porcentagens
1145 de cobertura vegetal reduzem ambos os parâmetros de diversidade. Este resultado
1146 contradiz estudos realizados na Mata Atlântica que apresentaram espécies associadas
1147 positivamente com esta variável (Campos & Hernández 2013; Silva & Hernández
1148 2015b). Por outro lado, outros estudos corroboram esses resultados, sugerindo a
1149 influência negativa da cobertura vegetal do solo sobre os rola-bostas (Nyeko 2009;
1150 Nichols et al. 2013). A relação aqui encontrada pode estar associada à interferência
1151 negativa do aumento desta cobertura sobre as atividades reprodutivas dos rola-bostas,
1152 especialmente os paracoprídeos e telecoprídeos (Hanski & Cambefort 1991; Nichols et
1153 al. 2013).

1154 Os paracoprídeos também apresentaram resposta negativa por consequência do
1155 aumento da cobertura verde do solo. Esta guilda é dependente de parâmetros ligados à
1156 estrutura do solo, como textura e umidade, por consequência das suas atividades
1157 reprodutivas (Sowig 1995). Por exemplo, como forma de nidificar, eles cavam até a
1158 superfície do solo para a detecção da adequabilidade em relação às características como
1159 umidade e textura, para então iniciar a formação das câmaras reprodutivas, caso o solo
1160 seja adequado (Sowig 1995). No entanto, a formação dos túneis custa energia e tempo
1161 (Sowig 1995) e somado a isso, a quantidade de cobertura verde no solo pode se tornar a
1162 primeira barreira para os paracoprídeos conseguirem chegar até a superfície do solo para
1163 iniciar a escavação.

1164 Os telecoprídeos responderam positivamente ao aumento da quantidade de solo
1165 exposto. Devido à sua característica de translocação dos recursos fecais (Hanski &
1166 Cambefort 1991), os telecoprídeos são beneficiados pela quantidade de solo exposto, já
1167 que os impedimentos físicos à translocação são menores onde este preditor é
1168 proeminente (Scholtz et al. 2009). Além disso, solos expostos tendem a aumentar a

1169 temperatura corporal dos telecoprídeos, facilitando a manutenção e o incremento da
1170 eficiência de translocação dos recursos fecais (Krell et al. 2003).

1171 Os endocoprídeos não apresentaram resposta significativa a nenhum preditor
1172 avaliado. Pelo fato desta guilda usar o recurso diretamente na fonte fecal, seus custos
1173 reprodutivos são reduzidos, em relação às demais guildas (Hanski & Cambefort 1991;
1174 Scholtz et al. 2009). Esta característica torna os endocoprídeos bastante dependentes de
1175 volumes razoáveis de recursos para que os adultos consigam se alimentar e completar o
1176 ciclo reprodutivo (Tonelli et al. 2019). No entanto, é uma guilda competitivamente
1177 inferior, pois as guildas competitivamente superiores removem rapidamente grandes
1178 quantidades de recursos (Tonelli et al. 2019). Assim, os endocoprídeos parecem ter sua
1179 reprodução e alimentação mais dependentes da ausência de seus competidores
1180 superiores do que das características estruturais do ambiente. Por exemplo, em
1181 ecossistemas abertos com solos rasos, mesmo que haja temperaturas adequadas e
1182 disponibilidade de recursos no solo, os telecoprídeos e paracoprídeos podem ser
1183 deslocados por consequência das características do solo, cedendo espaço para os
1184 endocoprídeos (Scholtz et al. 2009). Em ecossistemas florestais as diferenças nas
1185 concentrações de argila no solo também podem deslocar os competidores superiores
1186 enquanto favorecem os endocoprídeos (Silva et al. 2015).

1187 **CONCLUSÕES**

1188 Na região de cerrado sentido restrito estudada, a diversidade de besouros rola-
1189 bostas está mais associada às características edáficas do que às características estruturais
1190 da vegetação. A cobertura verde do solo foi a característica edáfica que mais afetou a
1191 diversidade dos besouros rola-bostas, demonstrando uma influência negativa sobre a
1192 diversidade. Por outro lado, nenhum preditor associado à estrutura da vegetação teve
1193 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 Halfpter 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 Halfpter 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 Halfpter 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

1306 **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

1307 A diversidade de besouros rola-bostas se distribuiu de forma heterogênea ao
1308 longo da região de cerrado sentido restrito avaliada, com os processos intrínsecos às
1309 várias escalas espaciais sendo importantes e apresentando distintas contribuições para
1310 esta organização. A diversidade das guildas também foi organizada de forma que as
1311 contribuições das escalas de cada guilda variaram e foram diferentes entre as guildas.
1312 Mas no geral, a diversidade foi mais afetada por fatores atuando na escala entre os
1313 sítios.

1314 De fato, houve uma variação dos fatores atuando entre os sítios que foram
1315 suficientes para organizar a diversidade. No entanto, todos estes fatores foram
1316 relacionados à estrutura edáfica, com a diversidade das guildas sendo afetada de formas
1317 variáveis por estes fatores. Portanto, a organização espacial da diversidade de besouros
1318 rola-bostas no cerrado sentido restrito avaliado pode estar mais associada às
1319 características edáficas do que à estrutura vegetal e aos processos regionais.

1320 Estas informações devem ser levadas em consideração para as tomadas de
1321 decisões voltadas à seleção de áreas prioritárias para a conservação dos besouros rola-
1322 bostas e de seus grupos associados. Para esta seleção de áreas prioritárias, é mais viável
1323 a determinação de regiões que apresentam heterogeneidade de habitats, especialmente
1324 em relação às configurações edáficas. Com isso, a diversificação dos processos
1325 ecológicos gerada por essa heterogeneidade dos fatores na escala local gera uma
1326 variação sobre a seleção das espécies locais, aumentando a diversidade regional e,
1327 portanto, a eficiência de conservação.

1328 Como direcionamentos futuros, este tipo de estudo deve ser ampliado para zonas
1329 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