

Universidade Federal da Grande Dourados
Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais
Programa de Pós-Graduação em
Entomologia e Conservação da Biodiversidade

**Aspectos da diversidade de besouros rola-bostas
(Scarabaeidae: Scarabaeinae) do sudoeste de Mato Grosso:
biogeografia e efeitos da fragmentação e modificações do
habitat**

Ricardo José da Silva

Dourados-MS
Fevereiro - 2015

Universidade Federal da Grande Dourados
Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais
Programa de Pós-Graduação em
Entomologia e Conservação da Biodiversidade

Ricardo José da Silva

ASPECTOS DA DIVERSIDADE DE BESOUCOS ROLABOSTAS (SCARABAEIDAE: SCARABAEINAE) DO SUDOESTE DE MATO GROSSO: BIOGEOGRAFIA E EFEITOS DA FRAGMENTAÇÃO E MODIFICAÇÕES DO HABITAT

Tese apresentada à Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD), como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de Doutor em Entomologia e Conservação da Biodiversidade. Área de concentração: Biodiversidade e Conservação.

Orientador: **Prof. Dr. Fernando Zagury Vaz-de-Mello**

Dourados-MS
Fevereiro - 2015

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP).

S586a	<p>Silva, Ricardo José.</p> <p>Aspectos da diversidade de besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) do sudoeste de Mato Grosso : biogeografia e efeitos da fragmentação e modificações do habitat. / Ricardo José da Silva. – Dourados, MS: UFGD, 2015.</p> <p>209f.</p> <p>Orientador: Prof. Dr. Fernando Zagury Vaz-de-Mello.</p> <p>Tese (Pós-graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade) – Universidade Federal da Grande Dourados.</p> <p>1. Padrão distributivo. 2. Scarabaeinae Neotropicais. 3. Efeitos da Fragmentação. I. Título.</p> <p>CDD – 595.701</p>
-------	--

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central – UFGD.

©Todos os direitos reservados. Permitido a publicação parcial desde que citada a fonte.

“ASPECTOS DA DIVERSIDADE DE BESOUROS ROLA-BOSTAS
(SCARABAEIDAE: SCARABAEINAE) DO SUDOESTE DE MATO GROSSO:
BIOGEOGRAFIA E EFEITOS DA FRAGMENTAÇÃO E MODIFICAÇÕES DO
HABITAT”

Por

RICARDO JOSÉ DA SILVA

Tese apresentada à Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD),
como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de
DOUTOR EM ENTOMOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE
Área de Concentração: Biodiversidade e Conservação



Prof. Dr. Fernando Zagury Vaz-de-Mello
Orientador - UFMT



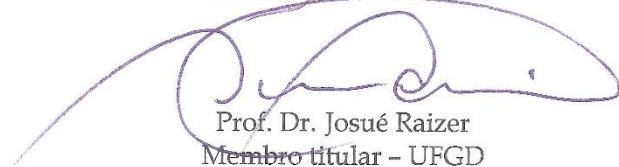
Profa. Dra. Malva Isabel Medina Hernández
Membro titular - UFSC



Prof. Dr. Ricardo Ribeiro de Castro Solar
Membro titular - UFV



Prof. Dr. Rogério Silvestre
Membro titular - UFGD



Prof. Dr. Josué Raizer
Membro titular - UFGD

Aprovada em: 27 de fevereiro de 2015.

Biografia

Ricardo José da Silva, nascido em Eldorados, MS em 07 de janeiro de 1983. Filho de Zé Pica Fio (Senhor José Arthur da Silva) e Angelina Cesco da Silva. Estudou o ensino fundamental (1994-1997) no colégio Sistema e o ensino médio no colégio Portal do Saber (1998-2000) na cidade de Juína, MT. Coursou Ciências Biológicas na Universidade do Estado de Mato Grosso (UNEMAT) *Campus* de Tangará da Serra (2001-2005). Durante a graduação foi bolsista de iniciação científica por um ano (2004- 2005), onde desenvolveu o projeto de pesquisa no qual vinculou sua monografia e que deu origem ao seu primeiro artigo científico. Posteriormente, fez mestrado em Ecologia e Conservação da Biodiversidade na Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT) em Cuiabá (2007-2009), onde iniciou os trabalhos com ecologia de Scarabaeinae sob a orientação de Soraia Diniz e Fernando Vaz-de-Mello.

Agradecimentos

A minha esposa Gizelly Mendes da Silva por todo apoio, incentivo constante e compreensão durante esses anos de doutoramento;

A minha família, José Artur da Silva, Angelina Cesco da Silva, Cristina da Silva e Jânio José da Silva pelo apoio e incentivo;

Ao meu orientador Fernando Z. Vaz-de-Mello, que me ensinou antes de tudo a admirar os besouros rola-bostas e a buscar fazer sempre boa ciência com eles. O Fernando me orienta desde o mestrado, a convivência com ele foi fundamental para atingir o meu estado atual de maturidade científica. Valeu Fernando;

Aos meus amigos, companheiros de campo e por consequência orientados, Lucas Sawaris, Higor V. Ribeiro e Alex M. Barbão. Sem vocês, eu jamais eu teria executado esse projeto. Aquele abraço com pão com ovo.

Muitos foram os que me ajudaram para a realização do doutorado. Ao longo desses quatro anos morei em três cidades, Dourados, Cuiabá e Tangará da Serra. Além das cidades que passei para estudar, discutir a tese e aprender. Aqui tentarei lembrar das pessoas que me ajudaram.

Em Dourados, sou muito grato a todos os colegas de disciplina. Porém não posso deixar de lembrar da amizade e das discussões com o Nersão (Nelson Rodrigues da Silva), Manuzito (Manoel F. Demétrio), Parente (Vagner Justiniano), Fabiana G. Oliveira, Gabriela Schulz, Gilmar V. Coutinho, Samir O. Kassab e Thiago A. Mota. As disciplinas e as conversas com os professores também me ajudaram no processo de amadurecimento científico, agradeço aos professores Fábio Roque, Josué Raizer, Adelita M. Linzmeier, Jairo Campos Gaona e Rogério Silvestre.

Em Cuiabá tive a oportunidade de conviver e trabalhar com vários colegas “rolabosteiros”. Quero agradecer a todos os colegas do laboratório de Scarabaeoidea (Rolabostologia). Caso esqueça alguém, por favor me perdoem e sintam-se agradecidos. Porém entre eles gostaria de agradecer enormemente ao Bino (Rafael Nunes), ao Jorge L. Silva, ao Teteu (Mateus F. Souza) e a Ana Silvia pela amizade e companheirismo ao longo desses anos. A convivência com eles foi fundamental para a concretização da tese. Também agradeço os colegas Bibi (Luiz Gabriel), Gimo M. Daniel, Marcelo B. Pessoa, Maria Eduarda e todos os rolabosteiros do laboratório. Em Cuiabá também tive a oportunidade de conviver com o professor Thiago Izzo que muito me ajudou nas

discussões das ideias e das análises da tese. Agradeço também o professor Victor Landeiro e ao colega unematiano Izaias Fernandes pelas dicas, sugestões e resoluções de problemas estatísticos.

Ao longo desses anos, tive a oportunidade de ir duas vezes na UFLA, em Lavras, MG conversar com o professor Júlio Louzada, juntamente com seus alunos e colegas. Gostaria de agradecer o professor Júlio pelas dicas e sugestões que contribuíram para a tese. Assim como, agradecer as Vaneska Korasaki e Lívia D. Audino pelas críticas e sugestões relacionadas aos Modelos Lineares e demais estatísticas usadas na tese. Agradeço também todos os colegas do laboratório do Júlio principalmente ao Goneis (Leandro R. Morimoto), a Cristiane M. Q. Costa, a Amanda Fialho, o Wallace Beiroz, André L. B. Tavares, Fábio S. Frazão e Filipe M. França.

Apesar de não ter influenciado diretamente no processo de doutoramento, agradeço ao professor e colega Diogo A. Costa, pelos ensinamentos durante o meu mestrado e no período pré doutoramento.

Agradeço a UNEMAT pela liberação para qualificação profissional, em especial agradeço o Magnífico Reitor Dr. Dionei José da Silva, e os professores e colegas Anderson Fernandes de Miranda, Ariel Lopes Torres, Aderval C. Ribeiro, Sérgio Baldinotti, José R. Rambo e Mônica J. B. Pereira. Agradeço também as colegas de UNEMAT/CPEDA Gabriela Palú e Vanessa R. M. Dias.

Agradeço a Fapemat pela ajuda financeira (Processo n. 756935/2011), a qual subsidiou grande parte das coletas de campo.

Dedico a minha família

José Artur da Silva, Angelina Cesco da
Silva, Cristina da Silva e Jânio da Silva

A minha esposa

Gizelly Mendes da Silva

E aos meus amigos de sempre

Paulinho, Leonardo Alessandro e
Adriano Pires (em memória)

Sumário

Resumo	10
Abstract	11
Introdução Geral	13
Referências.....	16
Objetivo Geral da Tese	18
Objetivos Específicos	18
Capítulo I. Referencial Teórico	19
Ecologia e biogeografia: duas abordagens do mesmo problema.....	19
Fatores antrópicos sobre a biodiversidade: fragmentação e modificação do habitat..	21
Teorias que subsidiam os estudos com efeitos da fragmentação do habitat	24
Introdução a biogeografia: principais conceitos	26
Localização biogeográfica da paisagem sobre os efeitos da fragmentação	27
Introdução aos Scarabaeinae.....	28
Scarabaeinae como bioindicadores	30
Referências.....	32
Capítulo II. Componentes bióticos de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) em uma área na zona de transição biogeográfica entre Floresta Amazônica e Cerrado	43
Introdução	44
Material e Métodos	46
Resultados.....	49
Discussão	59
Conclusão.....	61
Agradecimentos	62
Referências.....	62
Capítulo III. Como os rola-bostas (Coleoptera: Scarabaeinae) respondem ao isolamento, perda e modificação do habitat: um estudo sobre as implicações da capacidade de dispersão pela matriz, da qualidade do habitat e do contexto biogeográfico	67
Introdução	68
Métodos	72
Resultados.....	79
Discussão	90
Conclusão.....	95
Agradecimentos	96
Referências.....	96
Apêndice	104

Capítulo IV. Besouros rola-bostas (Coleoptera: Scarabaeinae) de fragmentos florestais e de pastagens no extremo sul da Amazônia: implicações biogeográficas para as diversidades alfa e beta.....	106
Introdução	107
Métodos	109
Resultados	115
Discussão	128
Conclusão.....	134
Agradecimentos	134
Referências.....	135
Apêndices.....	142
Capítulo V. Co-declínio de mamíferos e besouros rola-bostas em fragmentos florestais.....	144
Introdução	145
Métodos	146
Resultados	151
Discussão	162
Conclusão.....	165
Agradecimentos	165
Referências.....	166
Apêndice	169
Conclusões	170
Considerações Finais	172
Referências.....	176

Resumo

Aspectos da diversidade de besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) do sudoeste de Mato Grosso: biogeografia e efeitos da fragmentação e modificações do habitat

Nesta tese, buscamos descrever o padrão de distribuição da abundância de besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) em paisagem hiper-fragmentada no sudoeste de Mato Grosso, Brasil, analisando os principais processos e mecanismos que geraram e mantêm esses padrões. Para isso, buscamos a integração entre ecologia e biogeografia, visando melhor compreensão dos resultados obtidos. Essa abordagem integrada justificase pela localização das áreas de estudo, situadas na zona de transição biogeográfica entre a Amazônia e o Cerrado. Coletamos besouros Scarabaeinae em 26 fragmentos florestais de 3 á 4.300 ha e em 19 pastagens adjacentes. No total foram coletados 162.537 indivíduos e 138 espécies. As espécies foram categorizadas quanto ao seu padrão de distribuição biogeográfico utilizando análise de traços em uma abordagem panbiogeográfica. Essa abordagem permitiu a descrição do padrão distributivo das espécies e a caracterização da região de estudo como um nó biogeográfico. Essa técnica também subsidiou a separação dos Scarabaeinae em especialistas em florestas, especialistas em áreas abertas e generalistas de habitat, o que mostrou-se fundamental para as análises e interpretação dos resultados obtidos. Isso possibilitou compreender que a redução da área dos fragmentos afeta apenas as espécies especialistas em florestas, devido à incapacidade de transpor a matriz de pastagem. Essas espécies também apresentaram relação positiva com o aumento da diversidade de mamíferos nativos das florestas estudadas. As espécies generalistas de habitat, capazes de transpor a matriz, foram indiferentes aos efeitos da fragmentação e da modificação do habitat. A capacidade de transpor a matriz demonstrou ser uma forte característica adaptativa para espécies que vivem em paisagens antropizadas. Assim, espécies com essas características são menos suscetíveis aos efeitos da fragmentação e à extinção local. Além disso, essas espécies, oriundas em sua maioria das áreas de Cerrado, elevaram a riqueza e abundância em fragmentos mais velhos, o que pode significar futura homogeneização da composição de Scarabaeinae nos fragmentos menores e isolados em paisagens antropizadas. As comunidades dos fragmentos menores, até 12 ha, mostraram baixa capacidade de conservação dos Scarabaeinae e apresentaram maior similaridade com as pastagens. Todas as espécies especialistas em florestas presentes nesses fragmentos também estavam

em fragmentos maiores, demonstrando total aninhamento. Por outro lado, os fragmentos médios (22 a 53 ha) apresentaram elevada capacidade de conservação, assimilando-se às áreas acima de 1.000 ha. Com o desenvolvimento desta tese, podemos concluir que uma abordagem que mescle os efeitos ecológicos locais, regionais e biogeográficos permite melhor entendimento da dinâmica das comunidades e das respostas das espécies às mudanças das variáveis ambientais (antropogênicas e/ou naturais) e espaciais em diferentes escalas. Por isso, incentivamos uma visão integrativa entre trabalhos ecológicos e biogeográficos.

Palavras-chave: Padrão distributivo; Scarabaeinae Neotropicais; Mudanças Climáticas Quaternárias; Floresta Semidecidual Amazônica; Efeitos da Fragmentação; Efeitos da Matriz; Cascata Trófica; Coexistência; Metacomunidade

Abstract

Aspects of dung beetles diversity (Scarabaeidae: Scarabaeinae) in southwest of Mato Grosso: biogeography and effects of fragmentation and habitat changes

In this thesis, we seek to describe the distribution pattern of abundances of dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) in a hyper-fragmented landscape at the south-western of the state of Mato Grosso, Brazil, analyzing the main processes and mechanisms resulting and maintain these patterns. For this, we look for an integrative approach between ecology and biogeography disciplines, aiming a better comprehension of the obtained results. This integrative approach is justified by the localization of the study area, which is part of the biogeographical transition between the Brazilian Amazon and Cerrado. We collected Scarabaeinae beetles at 26 forestall fragments ranging from 3,7 to 4.300 ha and at 19 adjacent pastures. 162.537 individuals belonging to 138 species were collected. The species were categorized as their biogeographic distribution pattern using track analysis in a Panbiogeographical approach. This approach allowed the description of the species distributional patterns and the characterization of the studied region as a biogeographical node. This technique also subsidized the separation of the species of Scarabaeinae in forest- specialists, open areas-specialists e habitat-generalists, what was seminal to the analysis and interpretation of the obtained results. We understand that the reduction of the fragment area affects only the forest-specialists since they cannot transpose the pasture matrix. The presence of these species also have positive relation with the

increasing of the native mammal diversity. The habitat-generalist species did not suffer the effects of habitat fragmentation and modification due to their capacity to transpose the matrix. The capacity of transposing the matrix demonstrated to be a strong adaptive feature to the species that live at anthropized landscapes. Thus, species bearing this characteristic are less susceptible to fragmentation effects and therefore to local extinction. Besides, the species mainly belonging from cerrado vegetation increased the abundance and richness in older fragments, what probably means a future homogenization of Scarabaeinae composition in small and isolated fragments within an anthropized landscape. The smaller fragments, until 12 ha, demonstrated low capacity of Scarabaeinae conservation and presented more similarity with the pastures. All forest-specialists species present in this kind of fragment were also in the larger fragments, demonstrating a complete nestedness pattern. On the other hand, the medium-sized fragments (22 to 53 ha) presented high capacity of conservation of the dung beetle fauna, being similar to fragments with more than 1000 ha. With the development of this thesis, we conclude that an approach that consider the ecological, regional and biogeographical influences allows a better understanding of the communities dynamics and of the species responses to different environmental variables (anthropogenic and/or natural) at different spatial and temporal scales. Therefore, we incentive an integrative vision among the ecological and biogeographic works.

Keywords: Distributive pattern; Neotropical Scarabaeinae; Quaternary Climate Change; Amazon Semideciduous Forest; Fragmentation Effects; Matrix Effects; Trophic Cascade; Coexistence; Metacommunity.

Introdução Geral

A composição das comunidades biológicas atuais é o resultado do balanço entre os fatores ecológicos locais e os processos biogeográficos históricos (Ricklefs 1987; Ricklefs, Jenkins 2011). A integração desses dois conjuntos de fatores possibilita uma melhor compreensão dos padrões de riqueza e composição de espécies em níveis locais e regionais (Currie, Francis 2004; Ricklefs 2008). A integração dos fatores ambientais, espaciais e biogeográficos na explicação da variação da composição das comunidades locais de espécies tem recebido considerável atenção nas últimas décadas (Ricklefs 2008; Ricklefs, Jenkins 2011; Diniz-filho *et al.* 2012; Hortal *et al.* 2012, Silva e Hernández 2014, 2015). Estudos com esta abordagem, além de explorarem os efeitos das variáveis ambientais na diversidade de espécies acrescentam os efeitos da variação espacial (Peres-Neto, Legendre 2010) e do contexto biogeográfico (Hortal *et al.* 2012; Rös *et al.* 2012) na composição das comunidades locais. Essa abordagem, tem demonstrado maior robustez e fornece respostas mais claras sobre os efeitos antropogênicos na estrutura das comunidades de espécies. Por isso, nesta tese, foi investigado quais os principais fatores, em micro e meso escala, tanto naturais quanto antropogênicos, que estruturam as comunidades de espécies de besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) em fragmentos florestais e áreas de pastagens introduzidas no extremo sul da região Amazônica.

Os besouros Scarabaeinae apresentam ampla distribuição geográfica com maior diversidade nas regiões tropicais, onde representam importante porção da biodiversidade, tanto em paisagens de formação aberta (Hanski, Cambefort 1991; Milhomem *et al.* 2003; Scholtz *et al.* 2009) quanto em florestas, onde é possível encontrar mais de uma centena de espécies em locais de floresta conservada (Vaz-de-Mello *et al.* 2013). Eles são facilmente amostrados, apresentam taxonomia relativamente acessível, respondem as mudanças ambientais, apresentam importância ecológica e econômica, além de estarem correlacionados com outros táxons (Spector 2006). Ainda demonstram ser bioindicadores de alto desempenho, com baixo custo operacional e grande aplicabilidade (Gardner *et al.* 2008; Nichols, Gardner 2011; Bicknell *et al.* 2014). Tais características tornam esses besouros organismos-alvo para serem utilizados em estudos de impacto e monitoramento ambiental.

A paisagem escolhida para o estudo está inserida no limite nordeste da província biogeográfica de Rondônia (Morrone 2014) com grande influência das biotas Amazônica, do Cerrado e do Chaco. A região de estudo, localizada no sudoeste do estado de Mato Grosso, abrange cinco municípios: Tangará da Serra, Araputanga, Indiavaí, Figueirópolis d'Oeste e Mirassol d'Oeste. Nos últimos 50 anos a região passou por forte processo de desmatamento para implantação de pastagens e agricultura. Atualmente a região é um mosaico altamente heterogêneo, com remanescentes florestais de diferentes tamanhos, estados de conservação e idades, que são circundados por áreas abertas de vegetação nativa e introduzida.

A tese está dividida em cinco capítulos: o primeiro é uma revisão sobre as principais diferenças entre os trabalhos de biogeografia e ecologia, enfatizando as vantagens e necessidades da integração entre esses dois tipos de estudos. Nesse capítulo também introduzo os Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae) e descrevo quais as vantagens de utilizá-los como indicadores de modificação e perturbação de habitat. Os demais capítulos são artigos científicos a serem submetidos.

No segundo capítulo trago uma lista com 138 espécies coletadas em florestas e pastagens da região sudoeste de Mato Grosso. Em parceria com o doutorando e colega Jorge L. Silva, foi possível levantar informações sobre a distribuição de 57 dessas espécies na América do Sul. Isso possibilitou a aplicação do método panbiogeográfico com a obtenção de 57 traços individuais, seis traços generalizados e a caracterização da região como um nó biogeográfico, o que permitiu separar as espécies quanto ao seu padrão distributivo. Observamos maior ocorrência de espécies amazônicas, seguido de espécies do Cerrado e da diagonal aberta seca. Observamos também, espécies com distribuição para a floresta Amazônica e para Mata Atlântica, assim como espécies com ampla distribuição. As informações sobre os padrões de distribuição das espécies trazidos nesse capítulo foram fundamentais para o restante da tese. Elas foram utilizadas para a elaboração da estrutura analítica e posterior compreensão dos resultados obtidos nos capítulos três, quatro e cinco.

No terceiro capítulo analiso os efeitos do isolamento, perda e modificação do habitat sobre a riqueza, abundância e composição dos Scarabaeinae e as consequências da capacidade de dispersão pela matriz de pastagem sobre esses efeitos. A separação das espécies em especialistas de florestas e generalistas de habitat possibilitou melhor compreensão dos fatores analisados sobre a riqueza, abundância e variação na composição das espécies. Isso permitiu melhor interpretação dos resultados e possibilitou

a formulação de previsões dos efeitos da fragmentação sobre os diferentes grupos de Scarabaeinae. Além disso, a utilização de preditores espaciais possibilitou maior clareza da importância dos diferentes processos geradores e mantenedores dos padrões de diversidade beta nas diferentes escalas espaciais. Os padrões de diversidade beta dos Scarabaeinae especialistas em florestas responderam aos processos de seleção ambiental (*species sorting*), principalmente em nível de paisagem, o que influencia a manutenção da qualidade do habitat. Por outro lado, a diversidade beta das espécies generalistas é mantida pela constante colonização das espécies das áreas abertas circunvizinhas (*mass effects*). Esses diferentes mecanismos selecionam as características distintas das espécies com forte processo de extinção local determinístico sobre as espécies especialistas em florestas. Essa abordagem permitiu melhor entendimento do padrão de distribuição das espécies nas diferentes escalas espaciais estudadas.

O tema do quarto capítulo é relativamente bem discutido na literatura. Trata-se dos efeitos da substituição da floresta nativa por pastagens e dos efeitos da redução da área dos fragmentos sobre a diversidade alfa, beta e gama dos Scarabaeinae, assim como os efeitos sobre a estrutura dos grupos funcionais. Porém, nossa área de estudo apresenta alta heterogeneidade ambiental (de origem natural e antropogênica) com muitas espécies capazes de viverem em habitats abertos e fechados. A identificação e separação em grupos de espécies capazes de ocorrer em florestas e pastagens e das espécies especialistas em florestas ou especialistas em áreas abertas foi fundamental para a identificação de espécies com maior e menor suscetibilidade à extinção em paisagens fragmentadas. Nesse capítulo discuto a necessidade de agregar conhecimento da história natural do Scarabaeinae, assim como o conhecimento da distribuição geográfica das espécies nas análises e interpretação dos resultados. Desse modo, o conhecimento da história natural das espécies foi crucial para o entendimento dos efeitos da substituição da floresta por pastagens e da redução da área dos fragmentos.

O quinto capítulo foi motivado pela recente discussão a respeito do efeito cascata entre modificação do habitat, redução da diversidade de mamíferos e declínio da riqueza de Scarabaeinae. Por isso, nós investigamos os efeitos diretos e indiretos e a existência de um possível efeito cascata entre a redução da área dos fragmentos, a perda de espécies de mamíferos com a redução da riqueza, abundância e biomassa de Scarabaeinae. Demonstramos que a redução da área ocasionou redução da riqueza de mamíferos com efeitos diretos sobre as espécies de Scarabaeinae especialistas em florestas. Esse efeito

cascata pode desencadear a perda de diversos serviços ambientais que só são possíveis com a coexistência dos grupos.

Referências

- Bicknell, J. E., Phelps, S. P., Davies, R. G., Mann, D. J., Struebig, M. J., Davies, Z. G. (2014). Dung beetles as indicators for rapid impact assessments: Evaluating best practice forestry in the neotropics. *Ecological Indicators*, 43, 154–161. doi:10.1016/j.ecolind.2014.02.030
- Currie, D. J., Francis, A. P. (2004). Regional versus Climatic Effect on Taxon Richness in Angiosperms: Reply to Qian and Ricklefs. *The American Naturalist*, 163(5), 780–785. doi:10.1086/383596
- Diniz-Filho, J. A. F., Siqueira, T., Padiá, A. A., Rangel, T. F., Landeiro, V. L., Bini, L. M. (2012). Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. *Oikos*, 121(2), 201–210. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19563.x
- Gardner T.A., Barlow J., Araujo I.S., Avila-Pires T.C., Bonaldo A.B., Costa J.E., Esposito M.C., Ferreira L. V, Hawes J., Hernandez M.I.M., Hoogmoed M.S., Leite R.N., Lo-Man-Hung N.F., Malcolm J.R., Martins M.B., Mestre L.A.M., Miranda-Santos R., Overal W.L., Parry L., Peters S.L., Ribeiro-Junior M.A., da Silva M.N.F., da Silva Motta C., & Peres C.A. (2008). The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. *Ecology Letters*, 11(2), 139–50. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01133.x
- Hanski, I., Cambefort, Y. (1991). *Dung Beetle Ecology*. Princeton: Princeton University Press. pp. 249.
- Hortal, J., De Marco Jr, P., Santos, A. M. C., Diniz-Filho, J. A. F. (2012). Integrating biogeographical processes and local community assembly. *Journal of Biogeography*, 39(4), 627–628. doi:10.1111/j.1365-2699.2012.02684.x
- Milhomem, M., Vaz-de-Mello, F. Z., Diniz, I. R. (2003). Técnicas de coleta de besouros copronecrófagos no Cerrado. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 38, 1249–1256.
- Nichols, E. S., & Gardner, T. A. (2011). Dung Beetles as a candidate study taxon in applied biodiversity conservation research. In L. W. Simmons & T. J. Ridsdill-smith (Eds.), *Ecology and Evolution of Dung Beetles* (pp. 267–291). Oxford.
- Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1), 1–110. doi:http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3782.1.1
- Peres-Neto, P. R., Legendre, P. (2010). Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecology and Biogeography*, 19(2), 174–184. doi:10.1111/j.1466-8238.2009.00506.x
- Ricklefs, R. E. (1987). Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235 (4785), 167–71. doi:10.1126/science.235.4785.167
- Ricklefs, R. E. (2008). Disintegration of the ecological community. *The American Naturalist*, 172(6), 741–50. doi:10.1086/593002

- Ricklefs, R. E., Jenkins, D. G. (2011). Biogeography and ecology: towards the integration of two disciplines. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 366 (1576), 2438–48. doi:10.1098/rstb.2011.0066
- Rös, M., Escobar, F., Halffter, G. (2012). How dung beetles respond to a human-modified variegated landscape in Mexican cloud forest: a study of biodiversity integrating ecological and biogeographical perspectives. *Diversity and Distributions*, 18(4), 377–389. doi:10.1111/j.1472-4642.2011.00834.x
- Silva, P.G., Henandéz, M.I.M. (2014) Local and regional effects on community structure of dung beetles in a mainland-island scenario. *Plos one*, 9(7) e111883.
- Silva P.G., Hernández M.I.M. (2015) Scale-dependence of processes structuring dung beetle metacommunities using functional diversity and community deconstruction approaches. *Plos One*, 10, e0123030.
- Scholtz, C. H., Davis, A. L. V., Kryger, U. (2009). *Evolutionary Biology and Conservation of Dung Beetles*. Bulgaria: Pensoft. P. 567.
- Spector, S. (2006). Scarabaeinae Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *The Coleopterists Bulletin*. 5, 71-86. doi: 10.1649/0010-065X(2006)60[71:SDBCSS]2.0.CO;2
- Vaz-de-Mello, F., Silva, R. L. R., Nunes, L. G. O. A., Corrêa, P. R. O. A. (2013). Os besouros rola-bostas (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) da Fazenda São Nicolau. In D. J. Rodrigues, T. J. Izzo, L. D. Battirola (Eds.), *Descobrimos a Amazônia Meridional: Biodiversidade da fazenda São Nicolau*. Campo Grande. UFMS. pp. 77-100

Objetivo Geral da Tese

O objetivo deste estudo foi descrever os padrões de diversidade de espécies de Scarabaeinae em múltiplas escalas espaciais, analisando os principais processos e mecanismos responsáveis pela estruturação das comunidades desses besouros numa paisagem hiper-fragmentada e naturalmente heterogênea no sul da Amazônia brasileira.

Objetivos Específicos

- Revisar os principais fatores que influenciam a composição das espécies a nível local e regional enfatizando os efeitos da fragmentação de habitats florestais e introduzir os besouros rola-bosta (Scarabaeoidea: Scarabaeidae: Scarabaeinae), descrevendo as vantagens de utilizá-los como bioindicadores;

- Levantar informações e determinar os padrões de distribuição dos Scarabaeinae, de florestas e de pastagens, que ocorrem na região sudoeste de Mato Grosso, ao sul da Chapada dos Parecis e elencar os principais processos geradores desses padrões;

- Analisar os efeitos do isolamento, perda e modificação do habitat na riqueza, abundância e composição das espécies de Scarabaeinae com diferentes capacidades de dispersão pela matriz de pastagem e possíveis implicações para a conservação;

- Investigar os efeitos da substituição da floresta nativa por pastagens e os efeitos da redução da área dos fragmentos sobre a diversidade alfa, beta e gama, assim como sobre a estrutura dos grupos funcionais de Scarabaeinae;

- Testar os efeitos diretos e indiretos e a existência de possível efeito cascata entre a redução da área dos fragmentos e a perda de espécies de mamíferos com a redução da riqueza, abundância e biomassa de Scarabaeinae com diferentes tamanhos corpóreos e especificidades de habita.

Capítulo I. Referencial Teórico

Ecologia e biogeografia: duas abordagens do mesmo problema

A coexistência das espécies é o resultado de múltiplos processos ecológicos, evolutivos e biogeográficos que atuam em diferentes escalas de espaço e tempo (Ricklefs 1987; Ackerly *et al.* 2006; Leibold *et al.* 2010). Na busca do entendimento dos processos e mecanismos que geraram e que mantêm os padrões de composição das comunidades locais de espécies, diferentes abordagens são empregadas. A principal diferença entre as abordagens está na escala espaço/tempo empregada em cada ciência (Jenkins, Ricklefs 2011, Ricklefs, Jenkins 2011).

Os trabalhos biogeográficos buscam entender os padrões de distribuição geográficas das espécies, tanto no passado quanto no presente (Brown, Lomolino 2006). Por isso, as escalas de abordagem das questões biogeográficas são regionais, continentais ou global (Gillung 2011). A biogeografia tem se preocupado com padrões na distribuição das populações e na diversidade dos sistemas naturais em larga escala, enfocando principalmente, nos processos de especiação, extinção, dispersão e migração (Jenkins, Ricklefs 2011).

Na tentativa de entender quais mecanismos geraram e mantêm os padrões de distribuição das espécies, a biogeografia busca conciliar o padrão de distribuição das biotas com eventos geológicos como os movimentos das placas tectônicas, orogêneses, aparecimento e desaparecimento de rios, erosões, mudanças climáticas profundas, transições marinhas, vulcanismo, entre outros (Brown, Lomolino 2006; Lavina, Fauth 2011; Hortal *et al.* 2011). É considerada uma ciência ampla, com intuito integrativo, multidisciplinar e sintetizadora (Gillung 2011) que busca o entendimento da evolução da biota (Morrone 2009).

Por outro lado, os trabalhos com ecologia, principalmente com ecologia de comunidades, tradicionalmente abordam a interface entre as variáveis formadoras do habitat e a composição das espécies. A ecologia de comunidades centra-se principalmente na evolução adaptativa, nos processos populacionais e nas interações bióticas para explicar a coexistência das espécies (Brooker *et al.* 2009). Essa abordagem trabalha com escala espaço/temporal reduzida com a teoria do nicho multidimensional embasando grande parte das premissas (Grinnell 1917; Hutchinson 1957). Mais recentemente, os trabalhos de ecologia de comunidades inseriram os efeitos espaciais em suas abordagens

(Legendre, Fortin 1989). Isso permitiu trabalhar em diferentes escalas espaciais, distinguindo os efeitos locais e regionais (Brooker *et al.* 2009; Landeiro, Magnusson 2011). Assim como a diferenciação entre os fatores determinísticos (baseados em nicho) e estocásticos (baseados em neutralidade) (Hubbell 2001; Leibold *et al.* 2004; Leibold *et al.* 2010, Vellend *et al.* 2014, Heino *et al.* 2014, 2015).

O surgimento do conceito de metacomunidade contribuiu substancialmente para a melhor compreensão dos processos que modelam a estrutura das comunidades de espécies. Essa teoria tem subsidiado a pesquisa sobre os processos em escala local e regional, inserindo os efeitos das variáveis espaciais e ambientais como modeladores na distribuição das espécies (Leibold *et al.* 2004; Logue *et al.* 2011; Heino 2013, Heino *et al.* 2014, 2015). Nessa perspectiva, processos locais referem-se às interações bióticas e abióticas (sempre em pequena escala) como predação, competição e respostas as variáveis microclimáticas (Chase 2003), enquanto que os processos regionais incluem a dispersão dos organismos entre as comunidades locais, a entrada de novas espécies do conjunto regional, especiação e extinção (Ricklefs 1987; Chase, Myers 2011, Heino *et al.* 2015).

Todas essas abordagens buscam responder basicamente às mesmas perguntas, as diferenças estão nas escalas (temporais e espaciais) e nas ferramentas empregadas. Compreender quais os processos e mecanismos que modelam a composição e permitem a coexistência das espécies é um tema antigo e extremamente debatido nas ciências naturais. Uma visão multifatorial dos efeitos que influenciam a composição das comunidades locais é fundamental para melhor compreensão dos processos que mantêm e permitem a coexistência das espécies (Wiens 2011). Em outras palavras, a integração dos processos biogeográficos com aqueles em escala regional e local permite melhor compreensão dos padrões observados, tornando a integração desses fatores cada vez mais necessária e útil (Hortal *et al.* 2012; Rös *et al.* 2012; Ferro, Morrone 2014).

A convergência de biogeografia e ecologia é um fenômeno relativamente recente (Jenkins, Ricklefs 2011). Segundo Ricklefs e Jenkins, (2011) a união entre a biogeografia e ecologia é muito útil para trabalhos de conservação, porque muitos dos efeitos oriundos de processos locais (por exemplo, a fragmentação do habitat e poluição) e processos globais (como as alterações climáticas) podem ser abordados em escalas intermediárias, ou seja, escalas regionais. Nessa escala é possível distinguir as comunidades regionais, formadas pela metacomunidade e metapopulações, e observar a sobreposição das ideias biogeográficas com as ideias ecológicas. Jenkins e Ricklefs, (2011) defendem que a união

entre essas duas ciências é cada vez mais necessária para uma melhor compreensão dos processos modeladores da distribuição das espécies.

A exploração desse conceito integrativo que não desvincula a influência dos efeitos locais sobre os padrões de distribuição biogeográfica das espécies e os efeitos biogeográficos sobre os padrões locais de comunidade, tem demonstrado ser um caminho promissor. Por exemplo, a competição pode influenciar os padrões de distribuição das espécies, principalmente relacionados à extinção por predação ou competição. A composição de mamíferos em ilhas é um exemplo de efeito das interações entre as espécies no padrão biogeográfico (Wiens 2011). Além disso, a disponibilidade de habitat pode ter influência na invasão de espécies novas e levar a mudanças no padrão de distribuição geográfica das espécies. Por isso a incorporação de uma abordagem ecológica em estudos de biogeografia pode elucidar padrões e ajudar na explicação dos mesmos. Assim como, a compreensão dos padrões e eventos biogeográficos históricos se mostra essencial para o melhor entendimento da distribuição atual das espécies (Jenkins, Ricklefs 2011; Wiens 2011).

Fatores antrópicos sobre a biodiversidade: fragmentação e modificação do habitat

Entre os fatores contemporâneos antrópicos, o desmatamento (Sala *et al.* 2000), a fragmentação e a modificação de habitat (Henle *et al.* 2004; Fischer, Lindenmayer 2007) apresentam grande influência na composição das espécies atuais. Esses fatores estão relacionados diretamente ao crescimento da população humana e ao modelo econômico de consumo adotado pela maioria dos países, com efeitos mais acentuados em países em desenvolvimento (Oliveira *et al.* 2006).

Devido ao crescimento da população humana e a necessidade de produção de alimentos e de bens de consumo há elevada taxa de desmatamento e modificação do habitat (Ehrlich 2010; Dobrovolski *et al.* 2011). Tal modelo converte grandes áreas naturais em paisagens destinadas à produção agrícola (Laurance *et al.* 2014). No Brasil, a expansão da agricultura e da pecuária são os grandes agentes de desmatamento do Cerrado e da Floresta Amazônica (Queiroz 2009; Peres, Schneider 2012).

A expansão da agricultura, principalmente das monoculturas de soja e milho (Arvor *et al.* 2012; de Souza *et al.* 2013) e da pastagem para criação de gado extensivo (Greenpeace International, 2009), são os grandes responsáveis pelo desmatamento da Floresta Amazônica, incluindo o estado de Mato Grosso (Macedo *et al.* 2012). Essas

alterações antrópicas nas paisagens são as principais causas de perda da biodiversidade global nos principais grupos taxonômicos (Reid *et al.* 2005). Diante desse cenário, de expansão das fronteiras agrícolas, surgem as paisagens fragmentadas antropogênicas. As paisagens atuais são mosaicos de vegetação nativa e introduzida, com áreas voltadas à agricultura e pecuária e os remanescentes de vegetação nativa estão se tornando menores, mais raros e isolados. Tais paisagens heterogêneas e mosaicos, modificadas pelo homem, apresentam condições distintas das paisagens naturais contínuas. A rápida modificação das paisagens tem gerado altas taxas de extinção global (Thomas *et al.* 2004), culminando na recente crise da biodiversidade que estamos vivenciando (Vitousek 1997; Chapin *et al.* 2000).

A fragmentação e perda de habitat são processos inerentes à dinâmica das paisagens. Esses processos, juntamente com fatores naturais como glaciações, queimadas, enchentes, furacões e outros fenômenos naturais, podem levar à redução e isolamento de habitat (Saunders *et al.* 1991; Collinge 1996; Ewers, Didham 2006). Porém, a ação do homem tem acelerado de forma alarmante as taxas de fragmentação e perda do habitat. Tais interferências geram paisagens altamente modificadas com remanescentes de vegetação nativa inseridos em um mosaico antropogênico (Bennett, Saunders 2010). Esse processo é conhecido como fragmentação de habitats (*lato sensu*) e pode ser definido como “um processo onde uma grande extensão de habitat é transformada em fragmentos menores, isolados uns dos outros por uma matriz de habitats diferentes do original” (Fahrig 2003).

Quatro componentes podem ser identificados atrelados ao processo de fragmentação de habitats, são eles: perda de habitat original, aumento no número de manchas (fragmentos), redução do tamanho das manchas e aumento do isolamento das manchas (Collinge 1996; Fahrig 2003). A fragmentação obrigatoriamente ocasiona perda de habitat original, contudo a perda de habitat pode ocorrer independentemente da fragmentação (Didham, Ewers 2012). Tal perda implica na redução de sua área total sem necessariamente subdividi-lo (Fischer Lindenmayer 2007). A fragmentação do habitat (*stricto sensu*) ocasiona redução do tamanho e aumento da quantidade e isolamento das manchas. Ambos os processos possuem a mesma origem, a substituição de elementos nativos por outro com características distintas (Fahrig 2003).

As paisagens originalmente florestadas que passaram pelo processo de fragmentação, de maneira geral, apresentam três componentes comuns, que são: a matriz; as manchas de hábitat original (fragmentos) e os corredores de vegetação (Metzger 2001).

Esses três componentes exercem efeito direto nas taxas de colonização e extinção e modelam a dinâmica das metapopulações (Hanski 2010). A extinção ou o sucesso da espécie em paisagens fragmentadas depende diretamente de como ela responde a esses três componentes da paisagem (Henle *et al.* 2004).

Em paisagens fragmentadas a matriz é o elemento que tende a se expandir sobre os demais elementos da paisagem. O grau de isolamento (ou conectividade) que a matriz representa para a espécie, ou grupo de espécies, determina a magnitude dos efeitos de fragmentação e do efeito de borda (Mesquita *et al.* 1999; Galetti 2003; Umetsu *et al.* 2008; Laurance *et al.* 2011; Villard, Metzger 2014). Matrizes com maior permeabilidade, como floresta em regeneração, permitem maior conectividade e a migração de diferentes espécies entre os fragmentos devido a maior similaridade estrutural da vegetação (Stouffer, Bierregaard 1995; Gascon *et al.* 1999; Quintero, Roslin 2005; Antongiovanni, Metzger 2005), além de reduzir a taxa de mortalidade de árvores (Mesquita *et al.* 1999). Matrizes de pastagens e/ou agrícolas são áreas totalmente distintas de florestas e representam barreiras intransponíveis para muitas espécies (Gascon *et al.* 1999; Ricketts 2001; Scheffler 2005; Navarrete, Halfpeter 2008; Santos-Filho *et al.* 2012).

Na região da Floresta Amazônica, para algumas espécies especialistas de habitat, o contexto estrutural da matriz é mais importante que o tamanho do fragmento (Stouffer *et al.* 2006). A importância da estrutura da matriz na magnitude dos efeitos da fragmentação de habitats é tão clara que a vulnerabilidade à fragmentação foi inversamente relacionada à capacidade das espécies em usar a matriz (Gascon *et al.* 1999; Bender e Fahrig 2005; Stouffer *et al.* 2006). A abundância de diversas espécies (pássaros, mamíferos e sapos) em fragmentos é dependente da estrutura da matriz (Gascon *et al.* 1999). Uma maior permeabilidade da matriz aos fluxos biológicos pode reduzir os efeitos da fragmentação sobre a perda de biodiversidade (Metzger 2006) e aumentar o fluxo gênico entre as diferentes populações, e isso reduz os riscos de estocasticidade demográfica e genética (Berry *et al.* 2005).

As exigências ecológicas das espécies determinam o grau de permeabilidade que a matriz exerce sobre as mesmas (Gascon *et al.* 1999; Ricketts 2001; Antongiovanni e Metzger 2005). Espécies generalistas de habitat podem utilizar a matriz como habitat secundário, o que permite a migração delas através da matriz mantendo os processos de colonização e recolonização de áreas fragmentadas (Bender, Fahrig 2005; Antongiovanni, Metzger 2005).

Teorias que subsidiam os estudos com efeitos da fragmentação do habitat

A Teoria de Biogeografia de Ilhas de MacArthur e Wilson (1963) e a Teoria de Dinâmica de Metapopulações proposta inicialmente por Levins (1969) e relançada e difundida por Hanski e Gilpin (1991), são as duas teorias mais utilizadas para embasar os estudos dos efeitos da fragmentação de habitat. Porém, nas últimas décadas, a Teoria de Metacomunidade está sendo empregada juntamente com as duas primeiras para explicar os processos e os mecanismos que mantêm a riqueza e a composição de espécies nas paisagens fragmentadas.

A Teoria da Metacomunidade surgiu com a necessidade de explicar os mecanismos que produziram os padrões das comunidades em escala mais abrangente, não somente em escala de micro-habitat. Ela representa um grande salto no entendimento das dinâmicas das comunidades espacialmente e temporalmente estruturadas (Logue *et al.* 2011; Heino 2013, Heino *et al.* 2014, 2015). O desenvolvimento de trabalhos de metapopulações, explorando as dinâmicas de dispersão (colonização e recolonização), juntamente com a qualidade do habitat e as relações bióticas (nicho e competição) foi fundamental para o desenvolvimento da Teoria da Metacomunidade (Leibold e Miller 2004). Metacomunidades podem ser definidas como um conjunto de comunidades locais ligadas entre si por dispersão de espécies que potencialmente interagem entre si (Leibold *et al.* 2004).

As metacomunidades são estruturadas por processos locais e regionais e o grau de influência desses processos, teoricamente, determina o “tipo” de metacomunidade (Leibold *et al.* 2004; Cottenie 2005, Heino *et al.* 2015). A neutralidade, explicação baseada na capacidade de dispersão, e a diferenciação de nicho (processos locais) são vistos como dois extremos de um gradiente de processos que determinam os diferentes tipos de metacomunidade, com comunidades reais posicionados em algum lugar no meio desse contínuo e sendo influenciadas por ambos (Leibold, McPeck 2006). Atualmente, a percepção da existência de processos neutros e processos relacionados ao nicho como sendo interligados e mutuamente importantes na dinâmica das metacomunidades tem ganho maior aceitação (Vergnon *et al.* 2009; Logue *et al.* 2011; Winegardner *et al.* 2012, Heino *et al.* 2015). Leibold *et al.* (2004) descreveram quatro modelos teóricos para a caracterização de uma metacomunidades que têm embasado os trabalhos nessa área: *species sorting*, *mass effects*, *patch dynamics* e *neutral*.

O modelo de sorteio de espécies (*species sorting*), representa o extremo da influência dos efeitos locais, ligados diretamente ao conceito Hutchinsoniano de nicho (Leibold *et al.* 2004). Ele assume que os locais são heterogêneos em alguns fatores e os resultados das interações locais entre as espécies dependem de aspectos do ambiente abiótico e que a composição final da comunidade dependerá do resultado dessa interação. Esse paradigma arremete ao conceito Hutchinsoniano de seleção de nicho, onde as espécies coexistem porque apresentam pequenas variações na maneira de utilizar o recurso disponível (Leibold *et al.* 2004; Winegardner *et al.* 2012, Heino *et al.* 2015).

O paradigma de dinâmica de manchas (*patch dynamics*) difere do *species sorting* principalmente pelo fato de considerar as manchas de habitats são idênticas (sendo ocupadas ou não) em uma paisagem e que as comunidades que as ocupam “sofrem” eventos estocásticos e determinísticos de extinção, bem como são influenciadas por interações interespecíficas e pela dispersão entre as manchas. Assim, no paradigma *patch dynamics* existe relação direta (*trade-off*) entre a habilidade de dispersão e competição das espécies, onde as espécies mais competidoras podem excluir as piores competidoras. Por outro lado, as piores competidoras, se forem boas colonizadoras, podem ocupar manchas vagas de hábitat (Logue *et al.* 2011; Winegardner *et al.* 2012, Heino *et al.* 2015).

O paradigma do efeito de massa (*mass effects*) arremete ao conceito de fonte-sumidouro de Pulliam (1988). Esse modelo assume que a dispersão pode fazer com que populações persistam em comunidades locais, mesmo que a mancha de habitat não seja capaz de manter a população, desde que haja imigração suficiente de outras populações (Leibold *et al.* 2004; Winegardner *et al.* 2012, Heino *et al.* 2015). É esperado que o efeito de massa tenha maior importância em extensões espaciais menores e intermediários devido à proximidade dos locais, independentemente da qualidade ambiental (Heino *et al.* 2015).

O paradigma de dinâmica neutra (*neutral paradigm*) assume que todas as espécies são similares em sua habilidade de competição, movimento e capacidade reprodutiva (*fitness*) (Hubbell 2001). Além disso, ele considera os habitats como homogêneos em termos de benefícios para as espécies. Com isso, todas as espécies que interagem com o habitat têm potencial para colonizar aquele habitat, mas são os eventos estocásticos e a restrição na dispersão que irão determinar quais espécies conseguirão se instalar e permanecer no local (Leibold, Norberg 2004; Leibold, Miller 2004; Leibold *et al.* 2004).

Introdução a biogeografia: principais conceitos

Biogeografia é a ciência que estuda a distribuição geográfica dos seres vivos no espaço através do tempo, com o objetivo de entender os padrões de organização espacial dos organismos e os processos que resultaram em tais padrões (Gillung, 2011). É uma ciência ampla com diversas facetas e linhas de pesquisa. Historicamente essa ciência foi dividida em biogeografia histórica e ecológica. A biogeografia histórica tem como objetivo o estudo da evolução espacial das biotas e dos seus táxons ao longo da história. Já a biogeografia ecológica estuda os efeitos das condições ambientais e das interações bióticas sobre a distribuição dos organismos (Morrone, 2007; Carvalho, Almeida, 2011). Ambos os fatores, históricos e ecológicos, são agentes modeladores dos atuais padrões de distribuição das biotas, cabendo ao biogeógrafo distinguir as causas históricas das causas ecológicas sobre esses padrões (Futuyma, 2002). Atualmente, uma visão integradora entre os eventos históricos e os contemporâneos tem ganhado maior atenção entre os estudiosos, demonstrando ser o caminho mais promissor para a compreensão da formação da biota (Morrone, 2009).

A biota pode ser definida como todas as espécies de plantas e animais que habitam uma região específica. Assim, a biogeografia busca compreender não apenas os padrões de distribuição de uma espécie, mas sim de toda a biota (Cracraft, 1994; Morrone, 2009). O primeiro passo para os estudos de biogeografia é o levantamento dos dados de distribuição das espécies em questão. Esses dados são essenciais para a compressão dos padrões de distribuição das espécies e da biota. Com eles é possível reconhecer uma área de endemismo, ou seja, uma área onde houve restrição espacial de parte de uma biota causada por um processo comum de isolamento (DaSilva, 2011). Esse fenômeno, possibilita que essa área apresente um número significativo de espécies exclusivas (Nelson, Platnick, 1981). A área de endemismo pode ser considerada como a unidade fundamental do estudo da biogeografia (Parenti, Ebach, 2009).

A delimitação de uma área de endemismo é marcada, muitas vezes, por formações geológicas, como montanhas ou rios, ou mudanças bruscas na estrutura da vegetação, como limites entre savanas e florestas. Essas barreiras impedem o fluxo das espécies, limitando-as aos limites da área de endemismo. O contato entre áreas de endemismo são regiões que apresentam variações ambientais naturais, com alta heterogeneidade espacial. Essas regiões de contato, também denominadas zonas de transição (Morrone, 2006; Ferro, Morrone, 2014), podem apresentar distribuições terminais dos diferentes componentes

bióticos (Grehan, 1991). Por isso, podem ser equiparadas a nós biogeográficos e representam regiões com alta biodiversidade, devido à ocorrência de espécies oriundas das diferentes áreas de contato (Henderson, 1989; Ferro, Morrone, 2014).

Em biogeografia a compreensão da história geológica da área de estudo é fundamental, pois a delimitação de áreas de endemismo e de zonas de transição está intimamente relacionada com o processo de formação geológica. Com a compreensão (metafórica) de que a “Terra e vida evoluem juntos”, León Croizat (1964) demonstrou, através do seu método panbiogeográfico, que a distribuição atual das espécies não ocorre de forma individual ou aleatória, mas que existem padrões biogeográficos comuns entre diferentes espécies de uma biota causados pela evolução de complexos processos abióticos (DaSilva, 2011; Grehan, 2011, Morrone, 2015).

O conceito de vicariância na biogeografia, desenvolvido por Leon Croizat, pode ser considerada uma das mais importantes contribuições à biogeografia do século XX, que resultou na transição do paradigma dispersalista para o atual paradigma vicariante. A vicariância é a formação de uma barreira separando um táxon que pode vir a divergir em duas linhagens. Os processos vicariantes são os responsáveis pela especiação alopátrica, que ocorre pelo isolamento geográfico de populações da espécie ancestral (Brown, Lomolino, 2006; DaSilva, 2011). O conceito de vicariância e a importância dos efeitos geológicos modelando a biota, encontra-se hoje arraigado entre os biogeógrafos.

A compreensão da história biogeográfica de um componente biótico, juntamente com suas relações filogenéticas, leva a formação de um cenocron, que pode ser definido como o conjunto de taxa que compartilham a mesma história biogeográfica e são constituídos de subconjuntos identificáveis, dentro de um componente biótico, que apresentam origem e história evolutiva em comum (Morrone, 2009). A concepção de um cenocron e a integração com a história geológica de uma região permite a compreensão do cenário geobiótico, que é considerado a última etapa de uma análise biogeográfica evolutiva e busca explicar de forma integrada a evolução da biota e da geologia (Morrone, 2007, 2009).

Localização biogeográfica da paisagem sobre os efeitos da fragmentação

A magnitude dos efeitos diretos e indiretos da fragmentação e redução do habitat é dependente do contexto biogeográfico da paisagem estudada. A maioria dos trabalhos aborda os efeitos da fragmentação em paisagem de formação florestal homogênea com

matriz de pastagem ou agrícola. Trabalhos que investiguem os efeitos da fragmentação, em paisagens naturalmente heterogêneas, como regiões de transição e/ou contato entre os grandes domínios biogeográficos (zonas de transição biogeográficas), possivelmente encontrarão resultados diferentes (ex. menor relação espécie/área) dos observados em paisagens homogêneas, como os encontrados na Amazônia brasileira (Laurance 2008, Laurance *et al.* 2011).

Paisagens naturalmente heterogêneas apresentam composição de espécies mista, com espécies oriundas de áreas abertas, espécies oriundas de florestas e espécies generalistas que habitam ambos os locais (Ferro, Morrone 2014). Tais paisagens selecionam espécies com maior amplitude de habitat (Rös *et al.* 2012) e diferem-se, principalmente, devido as diferentes respostas das espécies a permeabilidade da matriz.

Eventos biogeográficos históricos, como as mudanças climáticas do Quaternário na América do Sul, proporcionaram expansão das florestas sobre os cerrados e vice-versa (Mayle *et al.* 2000). Isso permitiu a dispersão de espécies de áreas abertas e de florestas em diferentes momentos. Esse processo explica a ocorrência de elementos da biota Amazônica e de Mata Atlântica isolados nas matas de galeria inseridas nos cerrados do Brasil central, embasando a teoria dos refúgios pleistocênicos (Haffer, Prance 2002). A compreensão desses processos pode ajudar na discussão dos padrões de distribuição das espécies em paisagens naturalmente heterogêneas com influência de diferentes componentes bióticos.

Introdução aos Scarabaeinae

Os Scarabaeinae (Scarabaeoidea: Scarabaeidae) são conhecidos como besouros rola-bostas pelo hábito de muitas espécies de confeccionar bolas ou pelotas de excremento, principalmente fezes de mamíferos, para serem utilizadas como alimento ou ninhos que abrigarão suas proles (Halffter, Matthews 1966). Existem cerca de 6.000 espécies de Scarabaeinae em 257 gêneros no mundo (Philips 2011). No Brasil, são estimadas mais de 800, muitos deles endêmicos (Vaz-de-Mello 2000; Vaz-de-Mello *et al.* 2011).

A maioria dos Scarabaeinae são coprófagos, alimentam-se principalmente de fezes de mamíferos. Porém, existem exceções especialmente no sudeste Asiático e em toda a região Neotropical (Halffter, 1991). Além de fezes, os Scarabaeinae podem se alimentar de carcaças (necrófagos), de fungos (micetófagos), de frutos em decomposição

(carpófagos) e de material vegetal em decomposição (saprófagos) (Halffter, Matthews 1966; Scholtz *et al.* 2009).

Diversos casos de especialização na utilização de recursos pelos Scarabaeinae são registrados na literatura. Algumas espécies de *Canthon* e *Deltochilum* desenvolveram o hábito de predação. *Canthon virens*, por exemplo, é um grande predador de rainhas de saúva (Formicidae: Attini) (Vaz-de-Mello *et al.* 1998; Forti *et al.* 2012) e quase todo o subgênero *Deltochilum* (*Aganhyboma*) especializaram-se em predação de diplópodes (Larsen *et al.* 2009). Espécies do gênero *Zonocopriss* apresentam foresia em gastrópodes pulmonados (Vaz-de-Mello 2007) enquanto algumas espécies de *Canthon* (Jacobs *et al.* 2008) e de *Canthidium* (Herrera *et al.* 2002) são foréticas de primatas. Espécies do gênero *Bradypodidium* apresentam foresia obrigatória com bicho-preguiça (Vaz-de-Mello 2008). Ainda há vários casos de associação com ninhos de formigas (Vaz-de-Mello *et al.* 1998).

Para a região Neotropical, a radiação adaptativa, por novas fontes de recurso, provavelmente, ocorreu durante o Pleistoceno, impulsionado pela extinção em massa dos grandes mamíferos que ocasionou uma drástica redução na disponibilidade de fezes. O aumento na competição pelo recurso permitiu que novos mecanismos de obtenção de alimento fossem selecionados e beneficiados, proporcionando a diversificação dos hábitos alimentares dos Scarabaeinae (Halffter, Edmonds 1982). Uma das importantes modificações morfológicas dos besouros copro-necrófagos é a presença de inúmeras cerdas presentes em suas mandíbulas membranosas que funcionam como filtro. Isto permite aos adultos alimentarem-se de microrganismos presentes nas fezes ou nas carcaças em decomposição (Holter, Scholtz 2007).

A intensa competição por recursos para os adultos e suas proles deu origem às diferentes estratégias de alocação de recurso. O entêro do recurso alimentar, além de reduzir a competição, protege o recurso do calor excessivo e do ressecamento (Halffter, Edmonds 1982). Quanto à maneira de alocação do recurso os Scarabaeinae são tradicionalmente divididos em três grupos funcionais: paracoprídeos, telecoprídeos e endocoprídeos.

Essas diferentes estratégias estão relacionadas a modificações morfológicas e comportamentais consideráveis (Halffter, Edmonds 1982; Cambefort, Hanski 1991). Os paracoprídeos têm como principal característica o hábito de escavar túneis nas proximidades ou imediatamente abaixo dos depósitos de recursos alimentares. Os paracoprídeos são capazes de fazer profundas galerias para alocar os recursos (fezes e/ou

carcaças) que serão utilizadas na bola ninho (Halffter, Matthews 1966; Halffter 1977; Halffter, Edmonds 1982). Os telecoprídeos são os “verdadeiros rola-bostas”, as espécies desse grupo são capazes de confeccionar bolas com o recurso fecal e rolá-las para longe, onde são posteriormente enterradas. As principais modificações estão relacionadas com o alongamento das pernas posteriores (fêmures e tíbias) (Halffter, Edmonds 1982). Os endocoprídeos são as espécies que vivem dentro ou imediatamente abaixo da placa fecal. A confecção de bolas pode ocorrer diretamente na placa fecal durante as fases de reprodução (Halffter, Edmonds 1982; Louzada 2008). Algumas espécies apresentam o comportamento de parasitar bola ninho de outras espécies, são os cleptocoprídeos, que podem ser obrigatórias ou facultativas (Doubé 1990; Cambefort, Hanski 1991).

As diferentes estratégias de alocação de recurso reduzem a competição interespecífica e permite o aumento na diversidade local (diversidade alfa). Os Scarabaeinae, em sua maioria, exploram recursos efêmeros e normalmente distribuídos em pequenas manchas, o que potencializa a competição pelo recurso entre as espécies. Por isso, quanto maior a diferenciação entre as espécies no uso do recurso, menor será a competição permitindo a coexistência de mais espécies (Halffter, Edmonds 1982; Cambefort, Hanski 1991).

Scarabaeinae como bioindicadores

Um bioindicador é um componente (espécie ou grupo de espécies) ou uma mensuração de um fenômeno ambiental relevante usado para descrever e avaliar as condições e/ou mudanças ambientais (OECD 2003). As espécies bioindicadoras podem ser utilizadas em estudos de impactos (ou mudanças) ambientais naturais ou antropogênicos (Jørgensen *et al.* 2005; Heink, Kowarik 2010). Existem várias características para definir o quão bom é o uso de uma espécie como bioindicadora. Contudo, três critérios gerais têm recebido maior atenção e aceitação: viabilidade, confiabilidade e interpretabilidade (Gardner 2010).

A viabilidade de uma espécie (ou grupo de espécies) está relacionada a fatores como amplitude de distribuição da mesma. Isso permitirá a comparação entre os diferentes locais estudados. A resolução e tratamento taxonômico também são critérios que aumentam a viabilidade e permite o uso da espécie como bioindicadora. A confiabilidade mensura a relevância da espécie com as consequências ecológicas das atividades humanas. Já a interpretabilidade visa selecionar um indicador de distúrbio

ecológico em que os dados de amostragem da biodiversidade possam ser interpretáveis. Os dados de alteração na abundância, ou presença e ausência, devem ser capazes de demonstrar relação com as mudanças ambientais decorrentes da ação humana. O entendimento desta relação de causa e efeito permite o desenvolvimento de modelos preditivos e possibilita o melhor manejo ambiental (Gardner 2010).

Entre os insetos, os Scarabaeinae apresentam elevado potencial para serem utilizados como bioindicadores e são recomendados como grupo foco em programas de estudo e manejo ambiental (Halffter, Favila 1993; Favila, Halffter 1997; Spector, Forsyth 1998; Davis *et al.* 2001; 2004; Spector 2006; Scholtz *et al.* 2009; Nichols, Gardner 2011; Bicknell *et al.* 2014; Edwards *et al.* 2014). Spector (2006) definiu seis parâmetros que fazem dos Scarabaeinae bons bioindicadores e grupo alvo, entre os invertebrados, para estudos voltados a conservação, são eles:

1- Facilidade na padronização da amostragem: São de fácil coleta e o protocolo de amostragem é padronizado em quase todos os estudos (*pitfall* iscados com fezes humanas e expostos por 48h). A utilização de armadilha pitfall com fezes é o método mais utilizado e que apresenta a maior eficiência na coleta dos Scarabaeinae (Halffter, Favila 1993; Larsen, Forsyth 2005). Os protocolos padronizados de coleta são pré-requisitos para os planos de manejo e estudos comparativos (meta-análises) em diferentes regiões.

2-Taxonomicamente acessível: A taxonomia alfa dos Scarabaeinae pode ser considerada relativamente bem resolvida, quando comparada com outros invertebrados. Para as Américas, a identificação em nível de gêneros e subgêneros é possível como o uso da chave de Vaz-de-Mello *et al.* (2011).

3- Ampla distribuição geográfica: Bons bioindicadores precisam estar presentes nos diferentes locais de estudo para permitir a comparação entre os locais. Os Scarabaeinae são cosmopolitas e estão presentes em grande diversidade e em quase todos os ecossistemas. Isso possibilita a comparação em diferentes escalas espaciais.

4- Responde as mudanças ambientais: Diversos trabalhos, principalmente para a regiões tropicais, demonstram que os Scarabaeinae respondem as mudanças ambientais, tanto naturais quanto antropogênicas e em diferentes escalas espaciais (Nichols *et al.* 2007; Gardner *et al.* 2008; Davis *et al.* 2008; Almeida, Louzada 2009; Louzada *et al.* 2010; Silva *et al.* 2010; Silva *et al.* 2014).

5- Importância ecológica e econômica: Os Scarabaeinae apresentam grande importância ecológica e promovem importantes serviços ambientais que beneficiam

diretamente o homem, tais como ciclagem de nutriente, dispersão secundária de semente e controle de moscas hematófagas (Louzada, 2008; Nichols *et al.* 2008).

6- Correlação com outros táxons: A relação entre os Scarabaeinae e os mamíferos é bem documentada, com forte relação entre a riqueza e a biomassa desses besouros com a riqueza e biomassa de mamíferos (Barlow *et al.* 2007, Nichols *et al.* 2009; Nichols *et al.* 2013; Culot *et al.* 2013). Assim, eles podem, em muitos casos, ser utilizados como um substituto (*surrogate*) para a diversidade de mamíferos local.

Um outro parâmetro que auxilia na seleção dos Scarabaeinae como grupo foco para os estudos de biomonitoramento é o custo-benefício (Nichols, Gardner 2011). Devido à grande eficiência do uso das armadilhas *pitfall* iscadas com fezes humanas, e o uso de carcaça como isca para a região Neotropical, apresentam bons resultados na captura desses besouros. Esse protocolo de amostragem tem sido utilizado na grande maioria dos trabalhos acadêmicos e técnicos com Scarabaeinae. Gardner *et al.* (2008) analisaram a relação custo benefício (potencial de indicação) de 14 taxa (anfíbios de serapilheira, lagartos, pequenos mamíferos, grandes mamíferos, morcegos, pássaros, escaravelhos voadores, moscas da fruta, rola-bostas, aranhas, borboletas frugívoras, ácaros oribatídeos, árvores e arbustos) e demonstraram que os Scarabaeinae apresentam a segunda melhor relação custo benefício, perdendo apenas para as aves. Por isso, a utilização deles é altamente recomendável para os programas de estudo e manejo ambiental.

Referências

- Ackerly, D.D., Schwilk, D.W., & Webb, C.O. (2006). Niche evolution and adaptive radiation: testing the order of trait divergence. *Ecology*, 87(7), 50–61.
- Almeida, S.S.P., & Louzada, J.N.C. (2009). Estrutura da comunidade de Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) em fitofisionomias do cerrado e sua importância para a conservação. *Neotropical Entomology*, 38(1), 32–43. doi:10.1590/S1519-566X2009000100003
- Antongiovanni, M., & Metzger, J. (2005). Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, 122(3), 441–451. doi:10.1016/j.biocon.2004.09.005
- Arvor, D., Dubreuil, V., Simões, M., & Bégué, A. (2012). Mapping and spatial analysis of the soybean agricultural frontier in Mato Grosso, Brazil, using remote sensing data. *GeoJournal*, 78(5), 833–850. doi:10.1007/s10708-012-9469-3
- Barlow, J., Gardner, T.A., Araujo, I.S., Avila-Pires, T.C., Bonaldo, A.B., Costa, J.E., Esposito, M.C., Ferreira, L.V, Hawes, J., Hernandez, M.I.M., Hoogmoed, M.S.,

- Leite, R.N., Lo-Man-Hung, N.F., Malcolm, J.R., Martins, M.B., Mestre, L. A.M., Miranda-Santos, R., Nunes-Gutjahr, A.L., Overall, W.L., Parry, L., Peters, S.L., Ribeiro-Junior, M. A., Silva, M.N.F., Silva, Motta C., & Peres, C. A. (2007) Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 18555–60
- Bender, D.J., & Fahrig, L. (2005). Matrix structure obscures the relationship between interpatch movement and patch size and isolation. *Ecology*, 86(4), 1023–1033. doi:10.1890/03-0769
- Bicknell, J.E., Phelps, S.P., Davies, R.G., Mann, D.J., Struebig, M.J., & Davies, Z.G. (2014). Dung beetles as indicators for rapid impact assessments: Evaluating best practice forestry in the neotropics. *Ecological Indicators*, 43, 154–161. doi:10.1016/j.ecolind.2014.02.030
- Brooker, R.W., Callaway, R.M., Cavieres, L., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Pugnaire, F.I., Valiente-Baunet, A., & Whitham, T.G. (2009). Don't diss integration: a comment on Ricklefs's disintegrating communities. *The American Naturalist*, 174(6), 919–27; discussion 928–31. doi:10.1086/648058
- Brown, J.H. & Lomolino, M.V. (2006). *Biogeografia* (2nd ed., p. 692). Ribeirão Preto: Funpec.
- Cambefort, Y. & Hanski, I. (1991). Dung beetle population biology. In I. Hanski & Y. Cambefort (Eds.), *Dung Beetle ecology* (pp. 33–50). Princeton.
- Carvalho, C.J.B., & Almeida, E.A.B. (2011). *Biogeografia da América do Sul: Padrões e processos* (p. 306). São Paulo: Roca.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., & Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234–242.
- Chase, J.M. (2003). Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, 136(4), 489–98. doi:10.1007/s00442-003-1311-7
- Chase, J.M., & Myers, J.A. (2011). Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 366(1576), 2351–63. doi:10.1098/rstb.2011.0063
- Collinge, S.K. (1996). Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landscape and Urban Planning*, 36(1), 59–77. doi:10.1016/S0169-2046(96)00341-6
- Cottenie, K. (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, 8, 1175–1182. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x
- Cracraft, J. (1994). Species Diversity, Biogeography, and the Evolution of Biotas 1. *American Zoologist*, 34, 33–47. doi:10.1093/icb/34.1.33
- Croizat, L. (1964). *Space, Time, Form: The Biological Synthesis*. Caracas: Published by the autor.
- Culot, L., Bovy, E., Vaz-de-Mello, F., Guevara, R., & Galetti, M. (2013). Selective defaunation affects dung beetle communities in continuous Atlantic rainforest. *Biological Conservation*, 163, 79–89. doi:10.1016/j.biocon.2013.04.004

- DaSilva, M.B. (2011). Áreas de endemismo: as espécies vivem em qualquer lugar, onde podem ou onde historicamente evoluíram? *Revista Da Biologia, Vol. Esp.* , 12–17.
- Davis, A.J., Holloway, J.D., Huijbregts, H., Krikken, J., Kirk-spriggs, A.H., & Sutton, S.L. (2001). Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. *Journal of Applied Ecology*, 38, 593–616.
- Davis, A.L. V, Scholtz, C.H., Dooley, P.W., Bham, N., & Kryger, U. (2004). Scarabaeine dung beetles as indicators of biodiversity , habitat transformation and pest control chemicals in agro-ecosystems. *South African Journal of Science*, 100, 415–424.
- Davis, A.L.V., Scholtz, C.H., & Deschodt, C. (2008). Multi-scale determinants of dung beetle assemblage structure across abiotic gradients of the Kalahari-Nama Karoo ecotone, South Africa. *Journal of Biogeography*, 35(8), 1465–1480. doi:10.1111/j.1365-2699.2007.01872.x
- De Souza, R.A., Miziara, F., & De Marco Junior, P. (2013). Spatial variation of deforestation rates in the Brazilian Amazon: A complex theater for agrarian technology, agrarian structure and governance by surveillance. *Land Use Policy*, 30(1), 915–924. doi:10.1016/j.landusepol.2012.07.001
- Didham, R.K., & Ewers, R.M. (2012). Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats: Laurance and Yensen’s core area model revisited. *Biological Conservation*, 155, 104–110. doi:10.1016/j.biocon.2012.06.019
- Dobrovolski, R., Diniz-Filho, J.A.F., Loyola, R.D., & De Marco Júnior, P. (2011). Agricultural expansion and the fate of global conservation priorities. *Biodiversity and Conservation*, 20(11), 2445–2459. doi:10.1007/s10531-011-9997-z
- Doube, B.M. (1990). A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. *Ecological Entomology*, 15(4), 371–383. doi:10.1111/j.1365-2311.1990.tb00820.x
- Edwards, D.P., Magrach, A., Woodcock, P., Ji Y., Lim, N.T., Edwards, F.A., Larsen, T.H., Hsu, W.W., Benedick, S., Khen C.V., Chung, C.Y.C., Reynolds, C., Fisher B., Laurance, W.F., Wilcove, D.S., Hamer, K.C., & Yu, D.W. (2014) Selective-logging and oil palm : multitaxon impacts , biodiversity indicators , and trade-offs for conservation planning. *Ecological Applications*, 24, 2029–2049.
- Ehrlich, P.R. (2010). Human population and conservation. In N. S. Sodhi & P. R. Ehrlich (Eds.), *Conservation Biology for All* (Oxford Uni., pp. 2–6). Oxford.
- Ewers, R.M., & Didham, R.K. (2006). Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81(1), 117–42. doi:10.1017/S1464793105006949
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 487–515. doi:10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419
- Favila, M., & Halffter, G. (1997). The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoologica Mexicana*, 72, 1–25. Retrieved from PDF: <http://www.redalyc.org/pdf/575/57507201.pdf>
- Ferro, I., & Morrone, J.J. (2014). Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 113, 1–12. doi:10.1111/bij.12333

- Fischer, J., & Lindenmayer, D.B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16(3), 265–280. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x
- Forti, L.C., Rinaldi, I.M.P., Camargo, R.S., & Fujihara, R.T. (2012). Predatory behavior of *Canthon virens* (Coleoptera: Scarabaeidae): A predator of leafcutter ants. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2012, 1–5. doi:10.1155/2012/921465
- Futuyma, D.J. (2002). *Biologia evolutiva* (p. 631). Ribeirão Preto: Funpec.
- Galetti, M. (2003). Effects of forest fragmentation, anthropogenic edges and fruit colour on the consumption of ornithocoric fruits. *Biological Conservation*, 111(2), 269–273. doi:10.1016/S0006-3207(02)00299-9
- Gardner, T.A., Barlow, J., Araujo, I.S., Avila-Pires, T.C., Bonaldo, A.B., J.E., Esposito, M.C., Ferreira, L. V, Hawes, J., Hernandez, M.I.M., Hoogmoed, M.S., Leite, R.N., Lo-Man-Hung, N.F., Malcolm, J.R., Martins, M.B., Mestre, L.A.M., Miranda-Santos, R., Overal, W.L., Parry L., Peters, S.L., Ribeiro-Junior, M.A., Silva, M.N.F., Motta, C., & Peres, C.A. (2008). The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. *Ecology Letters*, 11(2), 139–50. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01133.x
- Gardner, T. (2010). *Monitoring Forest Biodiversity: Improving conservation through ecologically-responsible management* (p. 389). London: Earthscan Publications.
- Gascon, C., Lovejoy, T.E., Bierregaard, Jr., R.O., Malcolm, J.R., Stouffer, P.C., Vasconcelos, H.L., Borges, S. (1999). Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation*, 91(2-3), 223–229. doi:10.1016/S0006-3207(99)00080-4
- Gillung, J.P. (2011). Biogeografia: a história da vida na Terra. *Revista Da Biologia, Vol. Esp.*, 1–5.
- Greenpeace International. (2009). Slaughtering the Amazon. Retrieved from <www.greenpeace.org>.
- Grehan, J.R. (2011). Introdução à Pan-biogeografia: Métodos e Síntese. In C. J. B. Carvalho & E. A. B. Almeida (Eds.), *Biogeografia da América do Sul* (pp. 66–98). São Paulo: Roca.
- Grehan, J.R. (1991). Panbiogeography 1981-91: development of an earth/life synthesis. *Progress in Physical Geography*, 15: 331–363
- Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California thrasher. *Auk*, 34, 427–433.
- Haffer, J., & Prance, G.T. (2002). Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. *Estudos Avançados*, 16(46), 175–206.
- Halfpter, G. (1977). Evolution of nidification in the Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Quaestiones Entomologicae*, 13, 231–253.
- Halfpter, G. (1991). Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomologica Mexicana*, 82, 195–238.
- Halfpter, G., & Edmonds, W.D. (1982). *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): An ecological and evolutive approach* (p. 155). Xalapa.

- Halfpeter, G., & Favila, M.E. (1993). The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International*, 27, 15–21.
- Halfpeter, G., & Matthews, E.G. (1966). The Natural History of Dung Beetles of the subfamily Scarabaeinae. *Folia Entomologica Mexicana*, 12-14, 1–313.
- Hanafy, H.E.M. (2012). Effect of dung beetles, *Scarabaeus sacer* (Scarabaeidae: Scarabaeinae) on certain biochemical contents of leaves and fruits of tomato and squash plants. *Journal of Applied Sciences Research*, 8(10), 4927–4936.
- Hanski, I. (2010). The theories of island biogeography and metapopulation dynamics. In J. B. Losos & R. E. Ricklefs (Eds.), *The theory of island biogeography revisited* (p. 495). Princeton.
- Hanski, I., & Gilpin, M. (1991). Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 3–16.
- Heink, U., & Kowarik, I. (2010). What are indicators? On the definition of indicators in ecology and environmental planning. *Ecological Indicators*, 10(3), 584–593. doi:10.1016/j.ecolind.2009.09.009
- Heink, U., & Kowarik, I. (2010). What are indicators? On the definition of indicators in ecology and environmental planning. *Ecological Indicators*, 10(3), 584–593. doi:10.1016/j.ecolind.2009.09.009
- Heino, J. (2013). The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 88(1), 166–78. doi:10.1111/j.1469-185X.2012.00244.x
- Heino, J., Melo, A. S., Siqueira, T., Soininen, J., Valanko, S., & Bini, L. M. (2014). Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*. doi:10.1111/fwb.12533
- Heino J., Melo A.S., & Bini L.M. (2015) Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology*, 223–235.
- Henderson, I.M. (1989). Quantitative panbiogeography: An investigation into concepts and methods. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 495–510.
- Henle, K., Davies, K.F., Kleyer, M., Margules, C., & Settele, J. (2004). Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation*, 13, 207–251.
- Herrera, E.R.T., Vulinec, K., Knogge, C., Heymann, E.W., & Heumann, E. (2002). Sit and wait at the source of dung- An unusual strategy of dung beetles. *Ecotropica*, 8, 87–88.
- Holter, P., & Scholtz, C.H. (2007). What do dung beetles eat? *Ecological Entomology*, 32(6), 690–697. doi:10.1111/j.1365-2311.2007.00915.x
- Hortal, J., De Marco Jr, P., Santos, A.M.C., & Diniz-Filho, J.A.F. (2012). Integrating biogeographical processes and local community assembly. *Journal of Biogeography*, 39(4), 627–628. doi:10.1111/j.1365-2699.2012.02684.x
- Hortal, J., Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Rodríguez, M.Á., Baselga, A., Nogués-Bravo, D., Lobo, J.M. (2011). Ice age climate, evolutionary constraints and diversity patterns of European dung beetles. *Ecology Letters*, 14(8), 741–8. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01634.x

- Hubbell, S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography* (p. 375). Princeton.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks: Cold Spring Harbor symposium. *Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Jacobs, J., Nole, I., Palminteri, S., & Ratcliffe, B. (2008). First come, first serve: “sit and wait” behavior in dung beetles at the source of primate dung. *Neotropical Entomology*, 37(6), 641–645.
- Jenkins, D.G., & Ricklefs, R.E. (2011). Biogeography and ecology: two views of one world. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 366(1576), 2331–5. doi:10.1098/rstb.2011.0064
- Jørgensen, S.E., Xu, F.-L., Salas, F., & Marques, J. C. (2005). Application of indicators for the assessment of ecosystem health. In S. E. Jørgensen, R. Costanza, & F.-L. Xu. (Eds.), *Handbook of ecological indicators for assessment of ecosystem health* (pp. 5–66). Taylor e Francis.
- Landeiro, V.L., & Magnusson, W.E. (2011). The Geometry of Spatial Analyses: Implications for Conservation Biologists. *Natureza & Conservação*, 9(1), 7–20. doi:10.4322/natcon.2011.002
- Larsen, T.H., & Forsyth, A. (2005). Trap Spacing and Transect Design for Dung Beetle Biodiversity Studies. *Biotropica*, 37(2), 322–325. doi:10.1111/j.1744-7429.2005.00042.x
- Larsen, T.H., Lopera, A., Forsyth, A., & Génier, F. (2009). From coprophagy to predation: a dung beetle that kills millipedes. *Biology Letters*, 5, 152–5. doi:10.1098/rsbl.2008.0654
- Laurance, W. (2008). Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation*, 141(7), 1731–1744. doi:10.1016/j.biocon.2008.05.011
- Laurance, W.F., Camargo, J.L.C., Luizão, R.C.C., Laurance, S.G., Pimm, S.L., Bruna, E.M., Vasconcelos, H.L. (2011). The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation*, 144(1), 56–67. doi:10.1016/j.biocon.2010.09.021
- Laurance, W.F., Sayer, J., & Cassman, K.G. (2014). Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(2), 107–16. doi:10.1016/j.tree.2013.12.001
- Lavina, E.L., & Fauth, G. (2011). Evolução geológica da América do Sul nos últimos 250 milhões de anos. In C. J. B. Carvalho & E. A. B. Almeida (Eds.), *Biogeografia da América do Sul* (pp. 3–13). São Paulo.
- Legendre, P., & Fortin, M. (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80, 107–138.
- Leibold, M.A., & McPeck, M.A. (2006). Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, 87(6), 1399–410.
- Leibold, M.A., Economo, E.P., & Peres-Neto, P. (2010). Metacommunity phylogenetics: separating the roles of environmental filters and historical biogeography. *Ecology Letters*, 13(10), 1290–9. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01523.x

- Leibold, M.A., & Miller, T.E. (2004). From metapopulations to metacommunities. In I. Hanski & O. E. Gaggiotti (Eds.), *Ecology, genetics, and evolution of Metapopulations* (pp. 134–150). San Diego.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F. F., Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7), 601–613. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x
- Croizat, L. 1964. *Space, Time, Form: The Biological Synthesis*. Caracas: Published by the autor.
- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America.*, 15, 237–240.
- Logue, J.B., Mouquet, N., Peter, H., & Hillebrand, H. (2011). Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(9), 482–91. doi:10.1016/j.tree.2011.04.009
- Louzada, J.N.C. (2008). Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) detritívoros em ecossistemas tropicais: diversidade e serviços ambientais. In F. M. S. Moreira, J. O. Siqueira, & L. Brussaard (Eds.), *Biodiversidade do solo em ecossistemas brasileiros* (pp. 300–321). Lavras: ed. UFLA.
- Louzada, J., Lima, A.P., Matavelli, R., Zambaldi, L., & Barlow, J. (2010). Community structure of dung beetles in Amazonian savannas: role of fire disturbance, vegetation and landscape structure. *Landscape Ecology*, 25(4), 631–641. doi:10.1007/s10980-010-9448-3
- MacArthur, R.H., & Wilson, E.O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17(4), 373–387.
- Macedo, M.N., DeFries, R.S., Morton, D.C., Stickler, C.M., Galford, G.L., & Shimabukuro, Y.E. (2012). Decoupling of deforestation and soy production in the southern Amazon during the late 2000s. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(4), 1341–6. doi:10.1073/pnas.1111374109
- Mayle, F.E., Burbridge, R. Killeen, T.J. (2000). Millennial-scale dynamics of southern Amazonian rain forests. *Science*, 290: 2291–4.
- Mesquita, R.C.G., Delamo, P., & Laurance, W.F. (1999). Efect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, 91, 129–134.
- Metzger, J.P. (2001). O que é ecologia de paisagens? *Biota Neotropica*, 1(1-2), 1–9. doi:10.1590/S1676-06032001000100006
- Metzger, J.P. (2006). Como lidar com regras pouco óbvias para conservação da biodiversidade em paisagens fragmentadas. *Natureza & Conservação*, 4(2), 11–23.
- Morrone J.J. (2015) Track analysis beyond panbiogeography. *Journal of Biogeography*, 42, 413–425. doi:10.1111/jbi.12467

- Morrone, J.J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual review of entomology*, 51: 467–94.
- Morrone, J.J. (2007). Hacia una biogeografía evolutiva: Towards an ecolutinary biogeography. *Revista Chilena de Historia Natural*. 80,509-520. doi:10.4067/S0716-078X2007000400011
- Morrone, J.J. (2009). *Evolutionary biogeography* (p. 301). New York: Columbio University Press.
- Navarrete, D., & Halffter, G. (2008). Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, Mexico: the effects of anthropogenic changes. *Biodiversity and Conservation*, 17(12), 2869–2898. doi:10.1007/s10531-008-9402-8
- Nelson, G., & Platnick, N.I. (1981). *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance* (p. 582). New York, NY, USA: Columbia University Press.
- Nichols, E.S., & Gardner, T.A. (2011). Dung Beetles as a candidate study taxon in applied biodiversity conservation research. In L. W. Simmons & T. J. Ridsdill-smith (Eds.), *Ecology and Evolution of Dung Beetles* (pp. 267–291). Oxford.
- Nichols, E., Gardner, T.A., Peres, C.A., & Spector, S. (2009). Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos*, 118(4), 481–487. doi:10.1111/j.1600-0706.2009.17268.x
- Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A.L., Escobar, F., Favila, M., & Vulinec, K. (2007). Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 137(1), 1–19. doi:10.1016/j.biocon.2007.01.023
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcuita, S., & Favila, M. E. E. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141(6), 1461–1474. doi:10.1016/j.biocon.2008.04.011
- Nichols, E., Uriarte, M., Peres, C.A., Louzada, J., Braga, R.F., Schiffler, G., Spector, S.H. (2013). Human-induced trophic cascades along the fecal detritus pathway. *PLoS One*, 8(10), e75819. doi:10.1371/journal.pone.0075819
- OECD, O. for E. C.-O. D. (2003). *Core Environmental Indicators. Development Measurement and Use* (Vol. 25, p. 37). Paris.
- Oliveira, R.C., Almeida, E., Freguglia, S., Candéa, R., & Barreto, S. (2006). Desmatamento e crescimento econômico no Brasil: uma análise da curva de Kuznets ambiental para a Amazônia legal. *Revista de economia e sociologia rural*, 49(3), 709–740.
- Parenti, L.R., & Ebach, M. C. (2009). *Comparative Biogeography: Discovering and Classifying Biogeographical Patterns of a Dynamic Earth* (p. 313). Berkeley, CA, USA.: University of California Press.
- Peres, C.A., & Schneider, M. (2012). Subsidized agricultural resettlements as drivers of tropical deforestation. *Biological Conservation*, 151(1), 65–68. doi:10.1016/j.biocon.2011.11.011

- Philips, T.K. (2011). The evolutionary history and diversification of Dung Beetles. In L. W. Simmons & T. J. Ridsdill-Smith (Eds.), *Ecology and Evolution of Dung Beetles* (pp. 21–45). Oxford.
- Pulliam, H. R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132(5), 652–661.
- Queiroz, F.A. (2009). Impactos da sojicultura de exportação sobre a biodiversidade do Cerrado. *Sociedade e Natureza*, 21(2), 193–209.
- Quintero, I., & Roslin, T. (2005). Rapid recovery of dung beetle communities following habitat fragmentation in central amazonia. *Ecology*, 86(12), 3303–3311.
- Reid, W.V., Mooney, H.A., Cropper, A., Capistrano, D., Carpenter, S.R., Chopra, K., Zurek, M. B. (2005). *Millennium Ecosystem Assessment Synthesis Report*. (W. V. Reid, Ed.) (p. 219). United Nations.
- Ricketts, T.H. (2001). The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist*, 158(1), 87–99. doi:10.1086/320863
- Ricklefs, R.E. (1987). Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235(4785), 167–71. doi:10.1126/science.235.4785.167
- Ricklefs, R.E., & Jenkins, D.G. (2011). Biogeography and ecology: towards the integration of two disciplines. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 366(1576), 2438–48. doi:10.1098/rstb.2011.0066
- Rös, M., Escobar, F., & Halffter, G. (2012). How dung beetles respond to a human-modified variegated landscape in Mexican cloud forest: a study of biodiversity integrating ecological and biogeographical perspectives. *Diversity and Distributions*, 18(4), 377–389. doi:10.1111/j.1472-4642.2011.00834.x
- Sala, O.E., Li, F.S.C., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Walker, M. (2000). Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, 287, 1770–1774.
- Santos-Filho, M., Peres, C.A., Silva, D.J., & Sanaiotti, T.M. (2012). Habitat patch and matrix effects on small-mammal persistence in Amazonian forest fragments. *Biodiversity and Conservation*, 21(4), 1127–1147. doi:10.1007/s10531-012-0248-8
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J., & Margules, C.R. (1991). Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology*, 5(1), 18–32. doi:10.1111/j.1523-1739.1991.tb00384.x
- Scheffler, P.Y. (2005). Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 21(1), 9–19. doi:10.1017/S0266467404001683
- Scholtz, C.H., Davis, A.L.V., & Kryger, U. (2009). *Evolutionary Biology and Conservatio of Dung Beetles* (p. 567). Bulgaria: Pensoft.
- Silva, R.J., Diniz, S., & Vaz-de-Mello, F.Z. (2010). Heterogeneidade do habitat, riqueza e estrutura da assembléia de besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) em áreas de cerrado na Chapada dos Parecis, MT. *Neotropical Entomology*, 39(6), 934–940. doi:10.1590/S1519-566X2010000600014

- Silva, R.J., Coletti, F., Costa, D.A., & Vaz-De-Mello, F.Z. (2014). Rola-bostas (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de florestas e pastagens no sudoeste da Amazônia brasileira: Levantamento de espécies e guildas alimentares. *Acta Amazonica*, 44(3), 345–352. doi:10.1590/1809-4392201304472
- Spector, S. (2006). Scarabaeine Dung Beetles (coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): An Invertebrate Focal Taxon for Biodiversity Research and Conservation. *The Coleopterists Bulletin*, 5, 71-83.
- Spector, S., & Forsyth, A.B. (1998). Indicator taxa in the vanishing tropics. In G. M. Mace, A. Balmford, & J. R. Ginsberg (Eds.), *Conservation in a Changing World* (pp. 181–209). London.
- Stouffer, P.C., & Bierregaard, R.O. (1995). Use of Amazonian Forest Fragments by Understory Insectivorous Birds. *Ecology*, 76(8), 2429. doi:10.2307/2265818
- Stouffer, P.C., Bierregaard, R.O., Strong, C., & Lovejoy, T.E. (2006). Long-Term Landscape Change and Bird Abundance in Amazonian Rainforest Fragments. *Conservation Biology*, 20(4), 1212–1223. doi:10.1111/j.1523-1739.2006.00427.x
- Thomas, J.A., Telfer, M.G., Roy, D.B., Preston, C.D., Greenwood, J.J.D., Asher, J., Fox, R., Clarke, R.T. Lawton, J.H. (2004). Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science*, 303(5665), 1879–81. doi:10.1126/science.1095046
- Umetsu, F., Paul Metzger, J., & Pardini, R. (2008). Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic forest small mammals. *Ecography*, 11(8), 080304020349105. doi:10.1111/j.2008.0906-7590.05302.x
- Vaz-de-Mello, F.Z. (2000). Estado atual de conhecimento dos Scarabaeidae S. STR. (Coleoptera:Scarabaeoidea) do Brasil. In : F Martín-Piera; J. J. Morrone; A. Melic. (Ed.), *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PRIBES 2000*. (Sociedad E., pp. 183–195). Zaragoza.
- Vaz-de-Mello, F.Z. (2007). Revision and phylogeny of the dung beetle genus *Zonocopriss* Arrow 1932 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), a phoretic of land snails. *Annales de La Société Entomologique de France*, 43(2), 231–239. doi:10.1080/00379271.2007.10697516
- Vaz-de-Mello, F.Z. (2008). Synopsis of the new subtribe Scatimina (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Ateuchini), with descriptions of twelve new genera and review of *Genieridium*, new genus. *Zootaxa*, 1955, 1–75.
- Vaz-de-Mello, F.Z., Edmonds, W.D., Ocampo, F.C., & Schoolmeesters, P. (2011). A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa*, 2854, 1–73.
- Vaz-de-Mello, F., Louzada, J.N.C., & Schoereder, J.H. (1998). New data and comments on Scarabaeidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) associated with *Attini* (Hymenoptera: Formicidae). *The Coleopterists Bulletin*, 52(3), 209–216.
- Vellend, M., Srivastava, D.S., Anderson, K.M., Brown, C.D., Jankowski, J.E., Kraft, N.J.B., Letaw, A.D., Macdonald, A.A.M., Maclean, J.E., Myers-Smit, I.H., Norris, A.R., & Xue, X. (2014) Assessing the relative importance of stochasticity in ecological communities. *Oikos*, 123, 1420–1430.

- Vergnon, R., Dulvy, N.K., & Freckleton, R.P. (2009). Niches versus neutrality: uncovering the drivers of diversity in a species-rich community. *Ecology Letters*, 12(10), 1079–90. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01364.x
- Villard, M.A., & Metzger, J. P. (2014). REVIEW: Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology*, 51(2), 309–318. doi:10.1111/1365-2664.12190
- Vitousek, P.M. (1997). Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science*, 277(5325), 494–499. doi:10.1126/science.277.5325.494
- Wiens, J.J. (2011). The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 366(1576), 2336–50. doi:10.1098/rstb.2011.0059
- Winegardner, A.K., Jones, B.K., Ng, I.S.Y., Siqueira, T., & Cottenie, K. (2012). The terminology of metacommunity ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(5), 253–4. doi:10.1016/j.tree.2012.01.007

Capítulo II. Componentes bióticos de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) em uma área na zona de transição biogeográfica entre Floresta Amazônica e Cerrado

Ricardo J. Silva; Jorge Luiz da Silva, Fernando Z. Vaz-de-Mello

Referências e citações nas normas do periódico *Journal of Insect Science*

Resumo As zonas de transição entre domínios biogeográficos são regiões de elevada biodiversidade devido a ocorrência de espécies oriundas das diferentes áreas de contato. Por isso, esse trabalho objetivou determinar o padrão de distribuição de Scarabaeinae em uma área na zona de transição entre floresta Amazônica (províncias de Rondônia) e do Cerrado. Para isso, coletamos os Scarabaeinae da região em 26 áreas de florestas, incluindo áreas fragmentadas e contínuas, e em 19 áreas de pastagem introduzida. A distribuição global das espécies foi obtida com levantamento na coleção do Setor de Entomologia da UFMT e por revisão de literatura. O inventariamento regional demonstrou alta riqueza, com 138 espécies. Utilizando o método panbiogeográfico foram obtidos 57 traços individuais e seis traços generalizados que intercedem-se na região de estudo, caracterizando um nó biogeográfico. Entre as espécies com traços individuais 33 ocorreram somente em áreas de florestas e 23 apresentaram distribuição amazônica. Quatro traços generalizados demonstram a importância das áreas de formação aberta para a biota da região. Porém, na região também foram obtidos elementos bióticos Paranaense, o que indica distribuição disjunta da biota, resultante do processo de flutuações climáticas Quaternárias. A caracterização da região como um nó biogeográfico evidencia a complexidade de eventos históricos que levaram a formação da biota atual. Entre os processos que modelaram o atual padrão de distribuição da biota regional, destacamos os eventos de destropicalização e retropicalização da região relacionados às mudanças climáticas do Quaternário

Palavras-chave: Besouros rola-bostas; Panbiogeografia, Mudanças climáticas Quaternárias.

Biotic components of Scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in a biogeographic transition zone between the forest and savanna

Abstract Transitional zones between biogeographic domains are regions of high biodiversity due to the occurrence of species from different areas of contact. This study aimed to determine the pattern of distribution of dung beetles in an area in the transition zone between the Amazon forest (provinces of Rondônia) and the Cerrado. We sampled dung beetles in 26 forest areas, including fragmented and continuous areas, and 19 introduced pastures localized in southwestern of the state of Mato Grosso. The overall distribution of the species was obtained with research in the Entomology Collection of UFMT and literature review. The regional samples showed high richness, with 138 species. Using the method of panbiogeography, were obtained 57 individual tracks and, six generalized tracks characterized as biogeographic nodes. Among the species with individual tracks, 33 occur exclusively forested areas and 23 showed distribution to the peripheral regions of the Amazon. Four generalized tracks showed the importance of open-formations for the regional biota. Besides, we also obtained biotic elements from Parana River Atlantic Forest, which demonstrates disjunct distribution of part of the biota, probably resulting from Quaternary climatic and forest shifts. The characterization of the region as a biogeographical node showed the complexity of historical events that led to the formation of the current biota. Among the processes that have modelled the current patterns of distribution of the regional biota, we highlight events related to climate change area of the Quaternary.

Keywords: Dung beetle; Panbiogeography; Quaternary climate changes

Introdução

Com a metáfora “Terra e vida evoluem juntos”, León Croizat (1964) demonstrou que, a distribuição atual das espécies não ocorre de forma individual ou aleatória, mas que existem padrões biogeográficos comuns entre diferentes espécies de uma biota causados pela evolução de complexos processos abióticos (Grehan 2011; Morrone 2015). Para a América do Sul, além do soerguimento andino, que separou a biota nas partes oriental e ocidental (Posadas e Ortiz-Jaureguizar 2011), as mudanças climáticas do Quaternário estão entre os eventos históricos com maior influência na composição das biotas atuais (Mayle et al. 2000; Pennington et al. 2000; Haffer e Prance 2002). Tais

mudanças climáticas proporcionaram diversos eventos de expansão das florestas sobre as áreas de vegetação aberta e vice-versa e influenciou na dinâmica de dispersão de espécies de áreas abertas e de florestas em diferentes momentos (De Vivo e Carmignotto 2004).

O entendimento da dinâmica de destropicalização e retropicalização, ligado aos ciclos glaciais, permite o entendimento dos padrões distributivos de diversos *taxa* na América do Sul e tem sido utilizada para explicar os processos de separação de biotas e especiação (Silva 2011). Isso, pode ajudar na discussão dos padrões de distribuição das espécies Neotropicais, principalmente das biotas localizadas nas áreas de contato entre as diferentes províncias biogeográficas (Haffer e Prance 2002; Ferro e Morrone 2014). Áreas de contato entre domínios ou províncias biogeográficas, também denominadas zonas de transição (Morrone 2004a, 2006), são regiões que apresentam variações ambientais naturais com sobreposição de diferentes elementos bióticos (Grehan 1991). Essa sobreposição, promovida por mudanças históricas e ecológicas, pode culminar na formação de áreas com elevada biodiversidade (Ferro e Morrone, 2014). Em panbiogeografia, essas áreas são denominadas de nós biogeográficos (Morrone 2009).

Os insetos apresentam características que os tornam grupo foco para estudos biogeográficos históricos (Ferrari et al. 2010). Eles apresentam amplo padrão distributivo, alta diversidade e origem *gondwânicas* (Grimaldi e Engel 2005). Entre os insetos, destacamos os besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) com grande potencial para estudos em biogeografia. Além da origem *gondwânicas* (Krell 2006), eles apresentam alta diversidade nas regiões tropicais (Hanski e Cambefort 1991) e são facilmente encontrados, tanto em paisagens de formação aberta, quanto em florestas (Silva et al. 2010; Vaz-de-Mello et al. 2013). No Brasil, são estimadas mais de 800 espécies pertencentes a cerca de 90 gêneros (Vaz-de-Mello 2000; Vaz-de-Mello et al. 2011). Os besouros rola-bostas são facilmente amostrados, apresentam taxonomia relativamente acessível e respondem as mudanças ambientais (Halffter e Favila 1993; Spector 2006).

A região sudoeste do Brasil está na zona de transição entre as províncias biogeográficas de Rondônia e do Cerrado (Morrone 2014). A região apresenta alta heterogeneidade espacial, reflexo de uma complexa história paleoambiental, o que a torna propícia para uma abordagem em nível de zona de transição em uma perspectiva panbiogeográfica. Nesse contexto, esse trabalho teve por objetivo determinar os padrões de distribuição dos Scarabaeinae que ocorrem na região sudoeste de Mato Grosso, ao sul da Chapada dos Parecis e elencar os principais processos geradores desses padrões.

Material e Métodos

Área de estudo

A região de estudo está localizada no sudoeste do estado de Mato Grosso, Brasil (Fig. 1A). As coletas foram realizadas na parte alta da depressão do Alto Paraguai situada no sopé do Planalto dos Parecis, que pertence ao Escudo Brasileiro (Assine 2010). A região apresenta alta heterogeneidade espacial, com remanescentes de floresta semidecidual submontana. Ela está conectada ao sul e a leste com áreas de Cerrado, e com Florestas Tropicais Secas ao sudoeste e oeste, recebendo grande influência de vegetação de áreas abertas e secas (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010). Porém, nos últimos 80 anos grande parte da vegetação nativa foi substituída para introdução de pastagem (*Brachiaria* spp.) destinada a criação extensiva de gado (Fig. 1 B e C).

De acordo com a classificação climática de Köppen, a região tem clima do tipo Aw (Alvares et al. 2013). A temperatura média do mês menos quente está acima de 18 °C e o índice pluviométrico anual é relativamente elevado (1.400 mm), porém com estação seca bem definida (Dallacort et al. 2010).

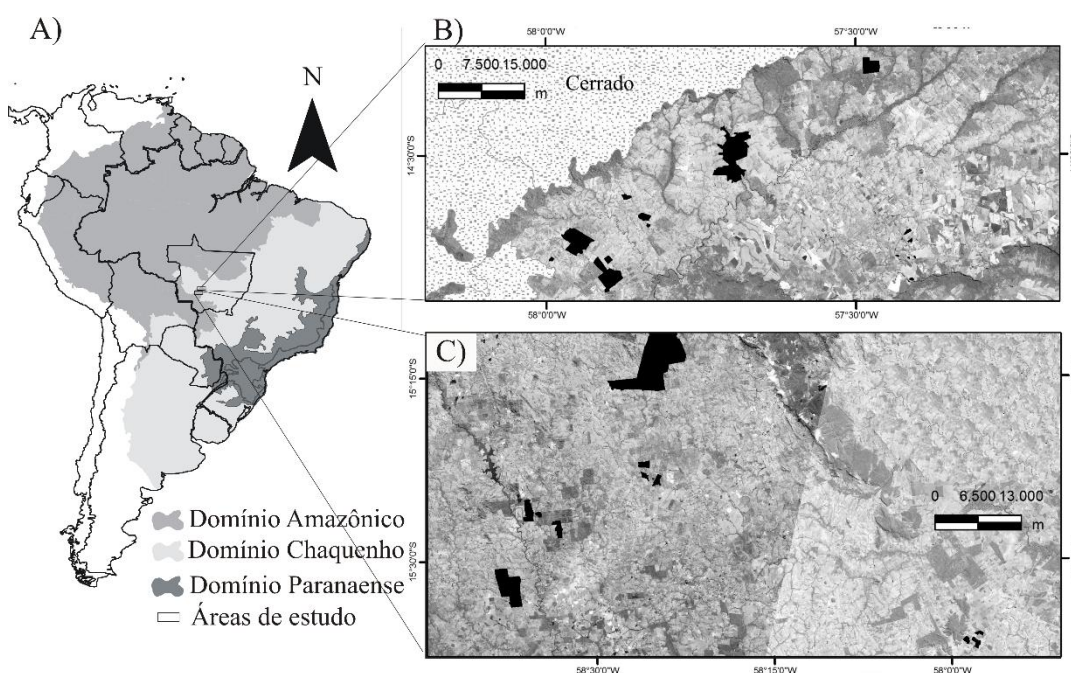


Figura 1. Localização da área de estudo com indicação dos principais domínios biogeográficos que influênciam o padrão de distribuição dos Scarabaeinae locais. Ver Morrone (2014) para nomes das províncias que compõem os domínios. B e C demonstram as áreas de florestas (polígonos pretos) estudadas e as pastagens adjacentes.

Coleta dos besouros

Os Scarabaeinae foram coletados em 26 fragmentos de Floresta Semidecidual que variaram de 3,7 a 4.300 há, e em 19 pastagens adjacentes as florestas. Todas as coletas foram realizadas na estação chuvosa entre os meses de novembro e março dos anos de 2011-2012 e 2012-2013. Para definir o número de armadilhas por fragmento foi considerado primeiramente o tamanho do fragmento, seu desenho e a logística de acesso. As armadilhas foram distribuídas em parcelas formadas por três transectos distanciados 100 m entre si, em cada transecto foram instaladas quatro armadilhas equidistantes 50 m. Assim, os fragmentos pequenos (< 12 ha) receberam uma parcela, os fragmentos médios (entre 20 e 50 ha) receberam duas parcelas, os fragmentos grandes (entre 70 e 200 ha) e as áreas contínuas (> 1.000 ha) receberam quatro parcelas.

Para a coleta dos Scarabaeinae foram utilizadas armadilhas tipo *pitfall* constituídas de recipiente plástico com capacidade de 1 L contendo 250 mL de solução salina e detergente (1%) para a conservação dos insetos. Para atraí-los, aproximadamente 20 gramas de fezes (50% fezes humanas e 50% fezes suínas, Marsh et al. 2013), foram depositadas em outro recipiente plástico (20 mL) posicionado na borda superior da armadilha. O tempo de exposição das armadilhas foi de 48 horas. Com o objetivo de complementar dos dados, foram instaladas armadilhas de interceptação em voo (FIT) em 20 fragmentos. Cada FIT foi composta por uma tela (1 m altura, 2 m de largura) firmemente esticada com bandejas com solução salina, detergente e formol dispostas logo abaixo da tela. Essas armadilhas ficaram expostas por sete dias.

Para identificação dos Scarabaeinae em nível de gênero foi utilizada a chave proposta por Vaz-de-Mello et al. (2011). Posteriormente, foram identificados a nível específico e depositados na coleção do Setor de Entomologia da Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso (CEMT), em Cuiabá – MT.

Dados de Distribuição Geográfica das espécies

Entre as espécies coletadas, 80 foram seguramente identificadas em nível específico (Tabela 1) e tiveram sua distribuição incorporada ao banco de dados da CEMT. Dentre essas, 57 apresentaram registros confiáveis de distribuição e foram utilizadas para as análises panbiogeográficas. Tais análises incluíam 4.477 registros de ocorrência georreferenciados destas espécies de Scarabaeinae. A Tabela 2 apresenta as espécies e as fontes dos dados de distribuição geográfica obtidos da CEMT ou de revisões bibliográficas.

As coordenadas geográficas para os registros de localidades foram tiradas e/ou confirmadas através da 1) etiqueta de identificação dos espécimes (quando presentes na CEMT); 2) e/ou dados fornecidos na bibliografia revisada. As referências foram confirmadas através do site do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística-IBGE (<http://www.cidades.ibge.gov.br/>, para localidades brasileiras). Quando a indicação das localidades não fornecia as coordenadas geográficas, as mesmas foram obtidas pela utilização do Google Earth versão 7; da ferramenta GeoLoc, disponível no site SpeciesLink (<http://splink.cria.org.br/>, para localidades brasileiras); do site Fallingrain Global Gazetteer (<http://www.fallingrain.com/world>, para localidades fora do Brasil). Na ausência de informações exatas ou de localização precisa do local de registro, a sede do município foi usada como ponto de georreferenciamento. Registros com informações duvidosas, dúbias ou para os quais não foi possível a obtenção das coordenadas geográficas, não foram considerados. Os dados de distribuição dos táxons foram plotados e analisados no programa ArcGis 10.1 (ESRI 2014).

Análise Panbiogeográfica

A abordagem panbiogeográfica, baseada nos trabalhos de Croizat (1958, 1964), consiste em plotar as distribuições de diferentes táxons em um mapa, conectando suas localidades com linhas chamadas de traços individuais. Quando traços individuais de diferentes táxons coincidem, as linhas resultantes são consideradas traços generalizados, que indicam a pré-existência de uma biota ancestral que se tornou fragmentada. Se dois ou mais traços generalizados se cruzam, isso determina os nós, que indicam uma relação no espaço e tempo de diferentes biotas ancestrais, constituindo áreas compostas. (Morrone 2004b, 2009). Esse método é recomendado para abordagens iniciais, para cunho exploratórios, com objetivo de determinar padrões gerais de distribuição da biota para futuros estudos de biogeografia evolutiva (Morrone 2015).

Através do mapeamento dos pontos de ocorrência de cada espécie, empregou-se o método panbiogeográfico, primeiramente pela construção dos traços individuais. Esses traços foram construídos empregando o programa MartiTracks (Echeverría-Londoño e Miranda-Esquível 2011), considerando o primeiro passo descrito pelos autores, que consiste na elaboração de árvores de distância mínima (MST, *Minimum Spanning Tree*) empregando um parâmetro de menor distância euclidiana entre pontos de ocorrência que reduz a redundância inicial do conjunto de dados de entrada e facilita a construção dos traços individuais (Quijano-Abril et al. 2014). Posteriormente, foram identificados os

traços generalizados de forma manual (Craw et al. 1999), através da comparação e sobreposição dos traços individuais, o que permite verificar a congruência topológica entre eles, resultando nas hipóteses de correspondência espaço-temporal entre as espécies formadoras dos traços generalizados (Quijano-Abril et al. 2014). A escolha do método manual em detrimento do programa MartiTracks, deve-se aos critérios de congruência entre traços individuais empregados pelo programa, que não se mostraram a melhor alternativa para a construção dos traços generalizados (Ferrari et al. 2013). Toda a nomenclatura das províncias biogeográficas foi baseada em Morrone (2014).

Resultados

No total foram coletados 162.537 indivíduos de 138 espécies pertencentes a 30 gêneros. As florestas apresentaram 130 espécies, das quais, 65 foram exclusivas. Dentre as espécies compartilhadas, 31 representaram menos de 10% de sua abundância nas pastagens, sendo consideradas ocasionais para áreas abertas (Tabela 1). Nas pastagens ocorreram 73 espécies, porém, apenas oito foram exclusivas. Dentre as espécies compartilhadas, 14 apresentaram menos de 10% de sua abundância nas florestas, podendo ser consideradas como de predominância de áreas abertas com ocorrência ocasional em florestas (Tabela 1).

Traços individuais

No total, foram gerados 57 traços individuais, que foram agrupados quanto à sua coerência de distribuição nas províncias biogeográficas propostas por Morrone, (2014). *Dichotomius nisus*, *Diabroctis mimas*, *Eurysternus caribaeus*, *Canthon lituratus*, *Ontherus appendiculatus* e *Ontherus azteca* apresentam ampla distribuição, por isso não foram inseridos nas análises de traços generalizados (TG). Já *Deltorhinum kempffmercadoi*, apresentou distribuição limitada ao bordo da Serra dos Parecis, por isso, foi excluída da análise de TG.

Dentre as espécies que foi possível fazer traços individuais, 33 foram coletadas exclusivamente em florestas, e oito espécies foram coletadas predominantemente em florestas (abundância > 90% em florestas), porém com ocorrência ocasional em pastagens (Tabela 1). Em pastagens, apenas *Dichotomius semiaeneus*, *Ontherus dentatus* e *Ontherus ulcopygus* foram consideradas espécies exclusivas e com traços individuais. Enquanto que nove espécies foram consideradas de ocorrência predominante em pastagens e ocasional em florestas (Tabela 1).

A região de estudo representa o ponto de amostragem mais ao sul para 11 espécies amazônicas. *Canthon bimaculatus*, *Deltochilum amazonicum*, *Dichotomius mamilatus*, *Dichotomius melzeri*, *Dichotomius nimuendaju*, *Dichotomius worontzowi*, *Eurysternus hypocrita*, *Eurysternus wittmerorum*, *Ontherus edentulus*, *Phanaeus sororibispinus*, *Phanaeus cambeforti*. Por outro lado, representa a distribuição mais ao norte para três espécies chaquenas: *Canthidium bokermanni*, *Canthon maldonadoi* e *Canthon quinquemaculatus* (Tabela 1).

Traços generalizados e nó biogeográfico

Foram obtidos seis traços generalizados (Fig. 2, Tabela 1). A região de estudo apresentou interseção dos traços generalizados e pode ser considerada um nó biogeográfico. Segue descrição dos TGs:

TG I - Formado por 23 espécies com distribuição amazônica, incluindo os domínios Brasileiros Boreal, Sul e Sudoeste (ver Fig. 3 e Tabela 1 para distribuições específicas);

TG II - Formado por três espécies com distribuição predominante para a província do Cerrado. Composto por *Canthon dives*, *Ontherus dentatus* e *Oxysternon palemo* (ver Fig. 4 para distribuições específicas);

TG III – Formado por cinco espécies com distribuição predominante para a província do Chaco e sul da província de Rondônia (ver Fig. 5 e Tabela 1 para distribuições específicas);

TG IV - Formado por quatro espécies com distribuição para a província do Cerrado, domínio Brasileiro Sul e Sudoeste e Mata Atlântica (ver Fig. 6 e Tabela 1 para distribuições específicas);

TG V - Formado por 10 espécies com distribuição predominante para o Cerrado com penetração no sul da província de Rondônia e áreas degradadas de Mata Atlântica (ver Fig. 7 e Tabela 1 para distribuições específicas).

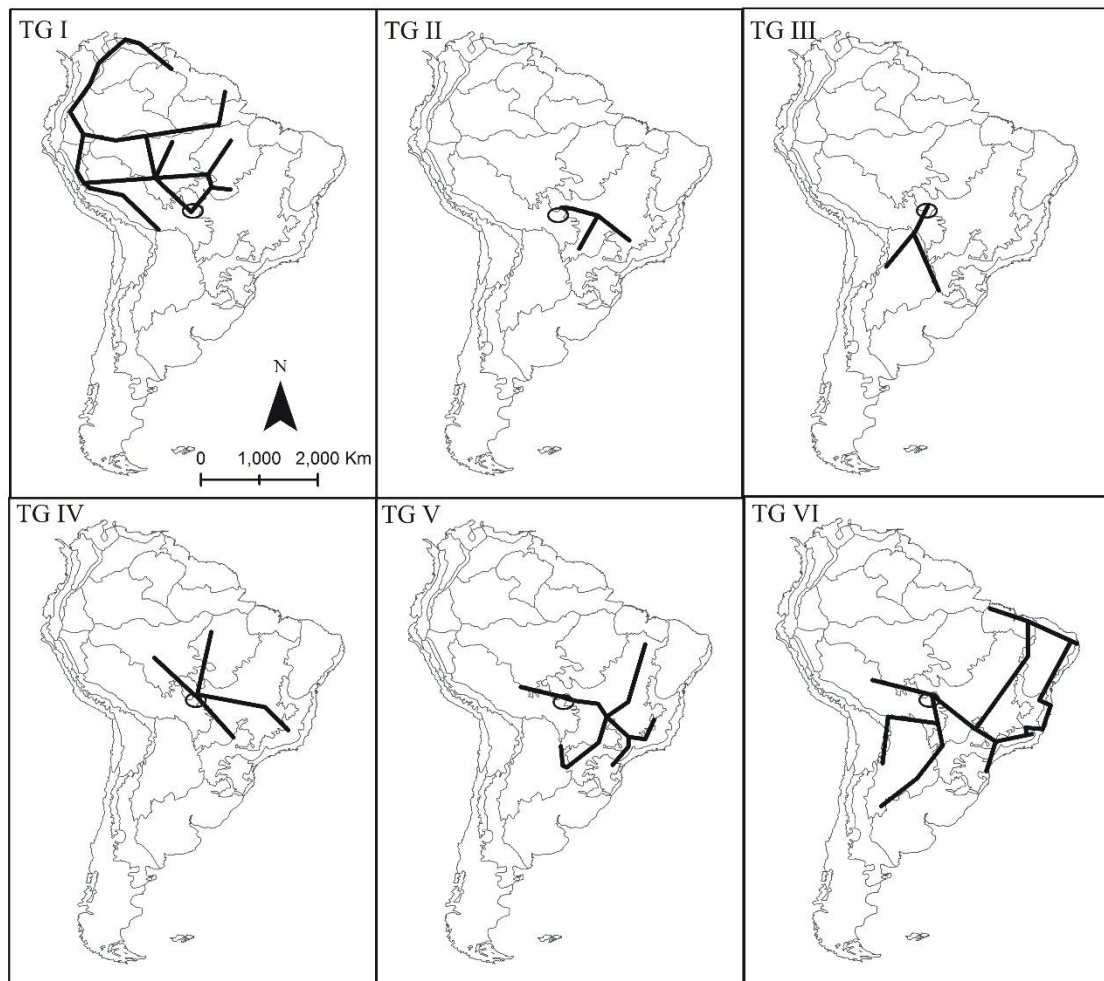


Figura 2. Traços generalizados (TG) das espécies de Scarabaeinae, representando os diferentes componentes bióticos encontrados na região de sudoeste de Mato Grosso.

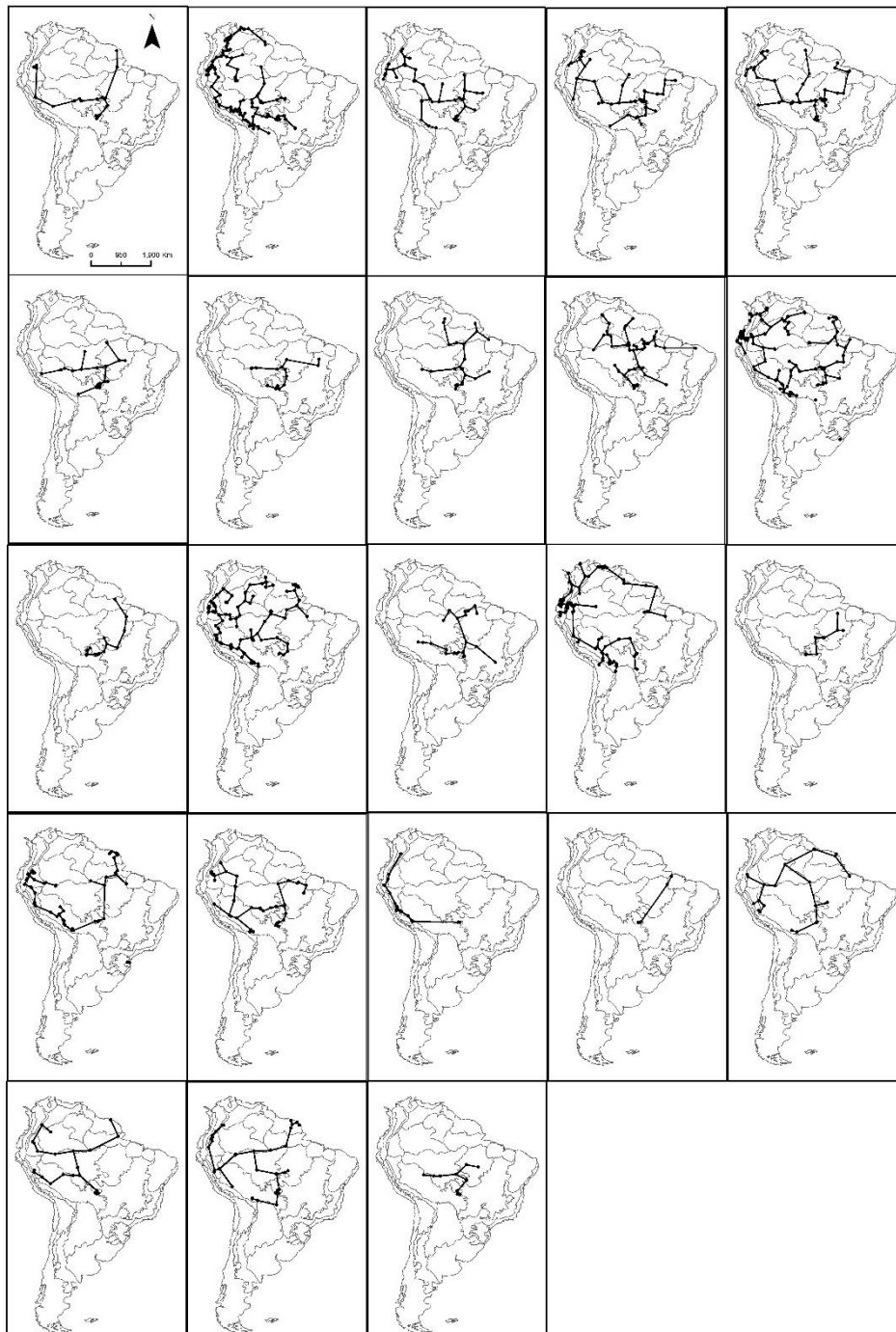


Figura 3. Traços individuais com pontos de ocorrência de 23 espécies de Scarabaeinae com distribuição Amazônica, formadoras do TG I. A - *Canthon bimaculatus*; B - *Coprophanaeus telamon*; C - *Deltochilum amazonicum*; D - *Deltochilum orbiculare*; E - *Dichotomius mamillatus*; F - *Dichotomius melzeri*; G - *Dichotomius nimuendaju*; H - *Dichotomius worontzowi*; I - *Eurysternus atrosericus*; J - *Eurysternus foedus*; k - *Eurysternus harlequin*; L - *Eurysternus howdeni*; M - *Eurysternus hypocrita*; N - *Eurysternus plebejus*; O - *Eurysternus uniformis*; P - *Eurysternus vastiorum*; Q - *Eurysternus wittmerorum*; R - *Ontherus edentulus*; S - *Oxysternon striatopunctatum*; T - *Phanaeus bispinus*; U - *Phanaeus cambeforti*; V - *Phanaeus chalcomelas*; W - *Phanaeus sororibispinus*.

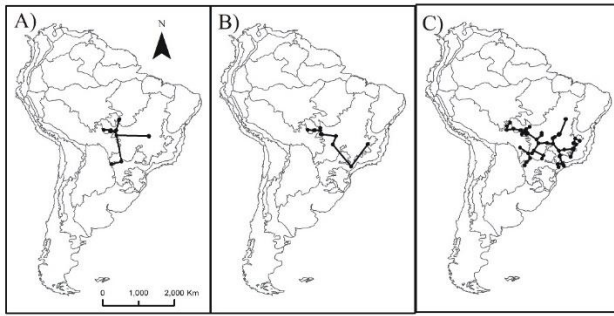


Figura 4. Traços individuais com pontos de ocorrência de três espécies de Scarabaeinae com distribuição para província do Cerrado, formadoras do TG II. A- *Canthon dives*; B - *Ontherus dentatus*; C - *Oxysternon palemo*

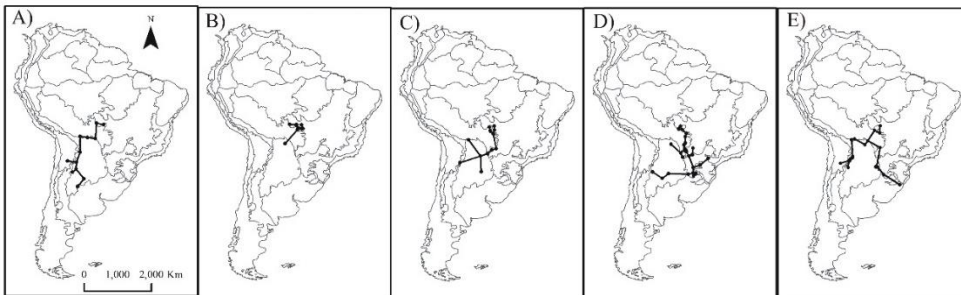


Figura 5. Traços individuais com pontos de ocorrência de cinco espécies de Scarabaeinae com distribuição para a província do Chaco e sul da província de Rondônia, formadoras do TG III. A – *Canthidium bokermanni*; B – *Canthidium prasinum*; C – *Canthon maldonadoi*; D- *Canthon quinquemaculatus*; E – *Zonocopriss gibbicollis*

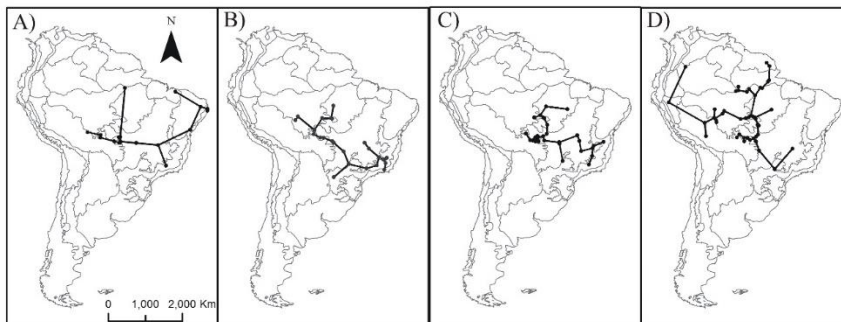


Figura 6. Traços individuais com pontos de ocorrência de quatro espécies de Scarabaeinae distribuição para a província do Cerrado, domínio brasileiro Sul e Sudoestes e Mata Atlântica, formadoras do TG IV. A – *Coprophanaeus acrisius*; B – *Dichotomius longiceps*; C – *Deltochilum enceladus*; D – *Sulcophanaeus faunus*

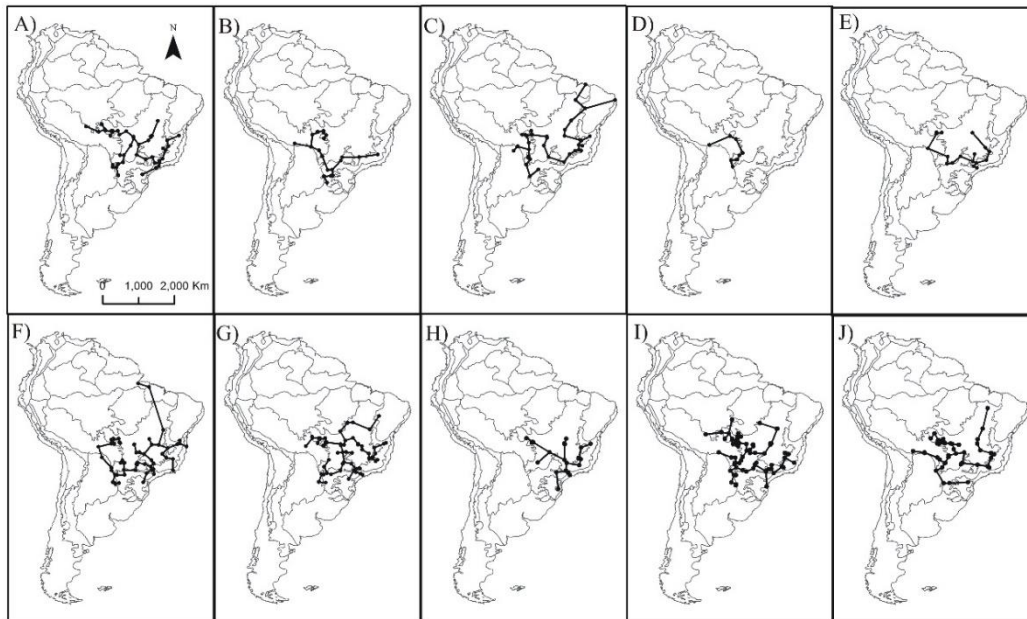


Figura 7. Traços individuais com pontos de ocorrência de 10 espécies de Scarabaeinae com distribuição predominante para o Cerrado com penetração no sul da província de Rondônia e áreas degradadas de Mata Atlântica, formadoras do TG V. A – *Coprophanaeus spitzzi*; B – *Deltochilum icaroides*; C – *Deltochilum pseudoicarus*; D – *Dichotomius opacipennis*; E – *Dichotomius semiaeneus*; F – *Genieridium bidens*; G – *Genieridium cryptops*; H – *Ontherus ulcopygus*; I – *Phanaeus palaeno*; J – *Phanaeus kirby*.

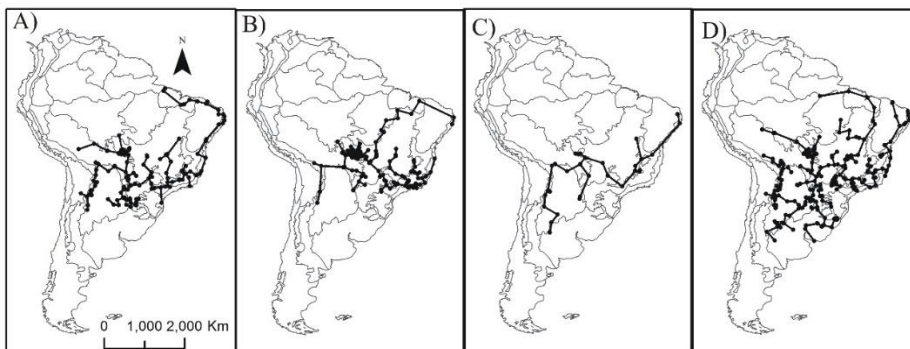


Figura 8. Traços individuais com pontos de ocorrência de quatro espécies de Scarabaeinae com distribuição para todo o domínio chaquenho, formadoras do TG VI. A – *Coprophanaeus cyanescens*; B – *Dichotomius bos*; C – *Ontherus digitatus*; D – *Trichillum externepunctatum*.

Tabela 1. Abundância por espécies de Scarabaeinae coletados em florestas (F) e pastagens adjacentes (P) no noroeste de Mato Grosso, extremo sul da Amazônia Brasileira. TG = Traços Generalizados; TI = indicação da confecção do Traço Individual, números e letras indicam a localização do TI ao longo do texto.

Espécies	F	P	TG	TI
<i>Agamopus</i> sp.1	77	102		
<i>Anomiopus</i> sp.1	5			
<i>Anomiopus</i> sp.2	1			
<i>Anomiopus</i> sp.3	1			
<i>Anomiopus</i> sp.4	1			
<i>Ateuchus</i> aff. <i>latus</i>	29475	511		
<i>Ateuchus</i> aff. <i>semicribratus</i>	454	318		
<i>Ateuchus</i> aff. <i>steinbachi</i>	39	12		
<i>Ateuchus</i> aff. <i>striatulus</i>	1260	228		
<i>Ateuchus pygidialis</i> (Harold, 1868)	121	4706		
<i>Ateuchus</i> sp.3	9			
<i>Ateuchus vividus</i> (Germar, 1823)		7		
<i>Besourengea</i> sp.1	1			
<i>Canthidium aeneolum</i> Harold, 1867	16	3		
<i>Canthidium</i> aff. <i>basale</i>	46	1		
<i>Canthidium</i> aff. <i>gerstaeckeri</i>	573	3		
<i>Canthidium</i> aff. <i>pullum</i>		1		
<i>Canthidium angulicolle</i> Balthasar, 1939	146	1144		
<i>Canthidium bokermanni</i> Martínez, Halffter & Pereira, 1964	2		III	5A
<i>Canthidium pinotoides</i> Balthasar, 1939	1961	719		
<i>Canthidium prasinum</i> Blanchard, 1846	22	16	III	5B
<i>Canthidium</i> sp.1	6	33		
<i>Canthidium</i> sp.2	3649	32		
<i>Canthidium</i> sp.3	103			
<i>Canthidium</i> sp.4	218	1		
<i>Canthidium</i> sp.5	10			
<i>Canthidium</i> sp.6	41	1		
<i>Canthidium</i> sp.7	22	180		
<i>Canthidium</i> sp.8	1512	62		
<i>Canthidium</i> sp.9	1	1		
<i>Canthidium</i> sp.10	75	2		
<i>Canthon</i> aff. <i>chalybaeus</i>	697	13		
<i>Canthon</i> aff. <i>chiriguanus</i>	551	2		
<i>Canthon</i> aff. <i>coloratus</i>	64			
<i>Canthon</i> aff. <i>marmoratus</i>	301	4		
<i>Canthon</i> aff. <i>rufocoeruleus</i>	23			
<i>Canthon</i> aff. <i>simulans</i>	1	110		
<i>Canthon</i> aff. <i>triangularis</i>	2414	3		
<i>Canthon bimaculatus</i> Schmidt, 1922	875		I	3A
<i>Canthon brunneus</i> Schmidt, 1922	489			
<i>Canthon cinctellus</i> Germar, 1824	1	287		
<i>Canthon curvodilatatus</i> Schmidt, 1920	4	151		
<i>Canthon dives</i> Harold, 1868	1	32	II	4A
<i>Canthon granuliceps</i> Felsche, 1910	1	17		
<i>Canthon histrio</i> (Le Peletier & Serville, 1828)	1899	125		
<i>Canthon lituratus</i> (Germar, 1813)	1	305		
<i>Canthon maldonadoi</i> Martínez, 1951	1		III	5C
<i>Canthon muticus</i> Harold, 1868		1		
<i>Canthon quinquemaculatus</i> Castelnau, 1840	54		III	5D
<i>Canthon</i> sp.1		2		
<i>Canthonella</i> sp.1	122	2		
<i>Copris</i> sp.1	1			
<i>Coprophanaeus acrisius</i> (MacLeay, 1819)	2		IV	6A
<i>Coprophanaeus</i> aff. <i>ensifer</i>	88	1		
<i>Coprophanaeus cyanescens</i> Olsoufieff 1924	367	10	VI	8A
<i>Coprophanaeus spitzii</i> (Pessôa, 1934)	6	6	V	7A
<i>Coprophanaeus telamon</i> (Linnaeus, 1767)	81		I	3B
<i>Deltotichilum</i> aff. <i>crenulipes</i>	35	2		

Espécies	F	P	TG	TI
<i>Deltochilum</i> aff. <i>komareki</i>	239	1		
<i>Deltochilum</i> aff. <i>valgum</i>	6			
<i>Deltochilum amazonicum</i> Bates, 1887	53		I	3C
<i>Deltochilum enceladum</i> Kolbe, 1893	948	1	IV	6C
<i>Deltochilum icaroides</i> Balthasar, 1939	6		V	7B
<i>Deltochilum orbiculare</i> Lansberge, 1874	22		I	3D
<i>Deltochilum pseudoicarus</i> (Balthasar, 1939)	1	1	V	7C
<i>Deltorhinum kempfmercadoui</i>	3			
<i>Dendropaemon</i> sp.1	1			
<i>Diabroctis mimas</i> (Linnaeus, 1758)	9	1		
<i>Dichotomius</i> aff. <i>crenatipennis</i>	58			
<i>Dichotomius</i> aff. <i>imitator</i>	1			
<i>Dichotomius</i> aff. <i>lucasi</i>	5034			
<i>Dichotomius</i> aff. <i>lucasi</i> 2	1720			
<i>Dichotomius</i> aff. <i>quadraticipes</i>	1			
<i>Dichotomius bos</i> (Blanchard, 1846)	860	2046	VI	8B
<i>Dichotomius carbonarius</i> (Mannerheim, 1929)	6812	32		
<i>Dichotomius carinatus</i> (Luederwaldt, 1925)	32			
<i>Dichotomius cuprinus</i> (Felsche, 1901)	181	14		
<i>Dichotomius longiceps</i> (Taschenberg, 1870)	1		IV	6B
<i>Dichotomius lycas</i> (Felsche, 1901)	88	13		
<i>Dichotomius mamillatus</i> (Felsche, 1901)	386		I	3E
<i>Dichotomius melzeri</i> (Luederwaldt, 1922)	323		I	3F
<i>Dichotomius nimuendaju</i> (Luederwaldt, 1925)	21		I	3G
<i>Dichotomius nisis</i> (Olivier, 1789)	834	2416		
<i>Dichotomius opacipennis</i> (Luederwaldt, 1931)	26		V	7D
<i>Dichotomius semiaeneus</i> Germar, 1824		66	V	7E
<i>Dichotomius</i> sp.1	2			
<i>Dichotomius</i> sp.2	3			
<i>Dichotomius worontzowi</i> (Pereira, 1942)	83		I	3H
<i>Digitonthophagus gazella</i> Fabricius 1787	3	688		
<i>Eurysternus atrosericus</i> Génier, 2009	4486	59	I	3I
<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst, 1789)	10399	6		
<i>Eurysternus foedus</i> Guérin-Ménéville, 1844	140		I	3J
<i>Eurysternus harlequin</i> Génier, 2009	132		I	3K
<i>Eurysternus howdeni</i> Génier, 2009	13		I	3L
<i>Eurysternus hypocrita</i> Balthasar, 1939	29		I	3M
<i>Eurysternus plebejus</i> Harold, 1880	245		I	3N
<i>Eurysternus uniformis</i> Génier, 2009	2		I	3O
<i>Eurysternus vastiorum</i> Martínez, 1988	44		I	3P
<i>Eurysternus wittmerorum</i> Martínez, 1988	5643	5	I	3Q
<i>Eutrichillum</i> sp.1	16	4		
<i>Genieridium bidens</i> (Balthasar, 1942)	48	2034	V	7F
<i>Genieridium cryptops</i> (Arrow, 1913)	155	8	V	7G
<i>Malagoniella</i> aff. <i>punctatostriata</i>	9			
<i>Ontherus appendiculatus</i> (Mannerheim, 1829)	155	1781		
<i>Ontherus azteca</i> Harold, 1869	160	2		
<i>Ontherus dentatus</i> Luederwaldt, 1930		1	II	4B
<i>Ontherus digitatus</i> Harold, 1868	97	1	VI	8C
<i>Ontherus edentulus</i> Génier, 1996	2		I	3R
<i>Ontherus planus</i> Génier, 1996	7			
<i>Ontherus ulcopygus</i> Génier, 1996		2	V	7H
<i>Onthophagus</i> aff. <i>buculus</i>	102	1058		
<i>Onthophagus</i> aff. <i>clypeatus</i>	4			
<i>Onthophagus</i> aff. <i>hirculus</i>	690	1311		
<i>Onthophagus digitifer</i> Boucomont, 1932	4			
<i>Onthophagus onthochromus</i> Arrow, 1913	64			
<i>Onthophagus rubescens</i> (Blanchard, 1846)	8635	154		
<i>Onthophagus</i> sp.1	2597	69		
<i>Onthophagus</i> sp.2	6			
<i>Oxysternon conspicillatum</i> Weber, 1801	1400		I	3S
<i>Oxysternon palemo</i> Castelnau, 1840	1	17	II	4C
<i>Oxysternon silenus</i> (Laporte, 1840)	111			
<i>Oxysternon striatopunctatum</i> Olsoufieff, 1924	5			
<i>Phanaeus bispinus</i> Bates, 1868	3		I	3T
<i>Phanaeus cambeforti</i> Arnaud, 1982	84		I	3U

Espécies	F	P	TG	TI
<i>Phanaeus chalcomelas</i> (Perty, 1830)	39		I	3V
<i>Phanaeus kirbyi</i> Vigors, 1825	1	1	V	7J
<i>Phanaeus palaeno</i> Blanchard, 1843	1	12	V	7I
<i>Phanaeus sororibispinus</i> Edmonds & Zidek, 2012	9		I	3W
<i>Scybalocanthon aereus</i> (Schmidt, 1922)	8			
<i>Scybalocanthon uniplagiatus</i> (Schmidt, 1922)	266			
<i>Sinapisoma</i> sp.1		1		
<i>Sulcoplanaeus faunus</i> (Fabricius, 1775)	10		IV	6D
<i>Sylvicanthon</i> sp.1	1524			
<i>Trichillum externepunctatum</i> Preudhomme de Borre, 1886	9866	24372	VI	8D
<i>Uroxys</i> sp.1	1004	119		
<i>Uroxys</i> sp.2	3003	101		
<i>Uroxys</i> sp.3	67			
<i>Zonocoprís gibbicollis</i> Harold, 1868	14		III	5E

Tabela 2. Lista das espécies utilizadas na elaboração dos traços individuais e generalizados e as fontes dos dados de distribuição geográfica. CEMT: Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso - Setor de Entomologia.

Espécie	Fonte
<i>Canthidium bokermanni</i>	CEMT; Martínez et al. 1964; Montereisino et al. 1996
<i>Canthidium prasinum</i>	CEMT; Vidaurre e Gonzales 2008
<i>Canthon bimaculatus</i>	CEMT; Chamorro com. pess.; Vaz-de-Mello com. pess.
<i>Canthon dives</i>	CEMT
<i>Canthon lituratus</i>	CEMT; Rodrigues e Flechtmann 1997; Silva et al. 2007; Vidaurre e Gonzales 2008
<i>Canthon maldonadoi</i>	CEMT; Martínez 1951
<i>Canthon quinquemaculatus</i>	CEMT
<i>Coprophanaeus acrisius</i>	CEMT; Edmonds e Zídek 2010
<i>Coprophanaeus cyanescens</i>	CEMT; Edmonds e Zídek 2010
<i>Coprophanaeus spitzi</i>	CEMT; Edmonds e Zídek 2010
<i>Coprophanaeus telamon</i>	CEMT; Cupello e Vaz-de-Mello, 2013; Edmonds e Zídek 2010
<i>Deltochilum amazonicum</i>	CEMT; González et al. 2009
<i>Deltochilum enceladus</i>	CEMT
<i>Deltochilum icaroides</i>	CEMT; Silva et al. 2014
<i>Deltochilum orbiculare</i>	CEMT; González et al. 2009
<i>Deltochilum pseudoicarus</i>	CEMT; Vidaurre e Gonzales 2008
<i>Deltorhinum kempffmercadoi</i>	CEMT; Génier 2010
<i>Diabroctis mimas</i>	CEMT; Silva et al. 2007
<i>Dichotomius bos</i>	CEMT; Nunes et al. 2012; Silva et al. 2007
<i>Dichotomius longiceps</i>	CEMT
<i>Dichotomius mamillatus</i>	CEMT
<i>Dichotomius melzeri</i>	CEMT
<i>Dichotomius nimuendaju</i>	CEMT; Spector e Ayzama 2003; Spector e Forsyth 1998
<i>Dichotomius nisus</i>	CEMT; Montereisino et al. 1996; Nunes et al. 2012; Silva et al. 2007; Vidaurre e Gonzales 2008
<i>Dichotomius opacipennis</i>	CEMT
<i>Dichotomius semiaeneus</i>	CEMT; Montereisino et al. 1996
<i>Dichotomius worontzowi</i>	CEMT
<i>Eurysternus atrosericus</i>	CEMT; Génier 2009
<i>Eurysternus caribaeus</i>	CEMT; Génier 2009
<i>Eurysternus foedus</i>	CEMT; Génier 2009
<i>Eurysternus harlequin</i>	CEMT; Génier 2009
<i>Eurysternus howdeni</i>	CEMT; Génier 2009
<i>Eurysternus hypocrita</i>	CEMT; Génier 2009
<i>Eurysternus plebejus</i>	CEMT; Génier 2009; Vaz-de-Mello com. pess.
<i>Eurysternus uniformis</i>	CEMT; Génier 2009
<i>Eurysternus vastiorum</i>	CEMT; Génier 2009
<i>Eurysternus wittmerorum</i>	CEMT; Génier 2009
<i>Genieridium bidens</i>	CEMT; Vaz-de-Mello 2008
<i>Genieridium cryptops</i>	CEMT; Vaz-de-Mello 2008
<i>Ontherus appendiculatus</i>	CEMT; Génier 1996; Montereisino et al. 1996; Vidaurre e Gonzales 2008
<i>Ontherus azteca</i>	CEMT; Génier 1996
<i>Ontherus dentatus</i>	CEMT; Génier 1996
<i>Ontherus digitatus</i>	CEMT; Génier 1996; Silva <i>et al.</i> , 2007; Vidaurre e Gonzales, 2008
<i>Ontherus edentulus</i>	CEMT; Génier 1996
<i>Ontherus planus</i>	CEMT; Génier 1996
<i>Ontherus ulcopygus</i>	CEMT; Génier 1996
<i>Oxysternon palemo</i>	CEMT; Edmonds e Zídek 2004; Nunes et al. 2012
<i>Oxysternon striatopunctatum</i>	CEMT; Vaz-de-Mello com. pess.
<i>Phanaeus bispinus</i>	CEMT; Edmonds 1994
<i>Phanaeus cambeforti</i>	CEMT; Edmonds 1994
<i>Phanaeus chalcomelas</i>	CEMT; Edmonds 1994
<i>Phanaeus kirbyi</i>	CEMT; Edmonds 1994
<i>Phanaeus palaeno</i>	CEMT; Edmonds 1994; Nunes et al. 2012
<i>Phanaeus sororibispinus</i>	CEMT
<i>Sulcophanaeus faunus</i>	CEMT; Edmonds 2000
<i>Trichillum externepunctatum</i>	CEMT; Montereisino et al. 1996; Vaz-de-Mello 2008
<i>Zonocoprpris gibbicollis</i>	CEMT; Vaz-de-Mello 2007; Vidaurre e Gonzales 2008

Discussão

A caracterização da área de estudo como um nó biogeográfico é uma demonstração da alta complexidade biótica da mesma. O contexto biogeográfico da região resultou na formação de uma biota mista, com elementos bióticos predominantemente do domínio brasileiro (*sensu* Morrone 2014), seguido do elemento chaquenho, incluindo espécies restritas ao Cerrado e de ampla distribuição pela diagonal aberta (Caatinga, Cerrado e Chaco). Aqui, tentaremos demonstrar de forma resumida os principais cenários geobióticos geradores dos padrões atuais de distribuição dos Scarabaeinae para a região estudada.

O efeito do soerguimento andino sobre os Scarabaeinae coletados na área de estudo fica evidente com observações no TG I, no qual é possível constatar a nítida distribuição das espécies margeando o bordo leste dos Andes. Das espécies amazônicas, apenas *Eurysternus foedus* e *Eurysternus plebejus* apresentam registro na parte oeste dos Andes, o que demonstra o papel da cadeia de montanhas como barreira para os Scarabaeinae amazônicos. Nossos resultados confirmam a importância dos Andes como importante barreira para a biota Sul Americana, separando-a em parte oriental e ocidental (Posadas e Ortiz-Jaureguizar 2011).

O processo de formação do Chaco também está intimamente relacionado ao soerguimento andino (Silva 1995). Apesar de pertencerem a diagonal seca, o Chaco e o Cerrado possuem características distintas (Pennington et al. 2009). A presença do TG III na região do Chaco demonstra a influência do elemento biótico chaquenho na biota do sudoeste do Mato Grosso. A área de estudo pode ser caracterizada como a parte mais ao norte que sofreu processo de subsidência do Chaco. Apesar da região não ser caracterizada como Chaco ela recebeu grande influência da biota chaquenha durante o Quaternário tardio. Com o clima mais frio e seco, elementos bióticos do Chaco penetraram no sul e sudoeste do Pantanal e migraram pelo Pantanal e Gran-Chaco Boliviano até o sul de Rondônia (Brown e Ab'Sáber 1979). Com a tomada da tropicalidade, as áreas abertas recuaram devido a expansão da floresta Amazônica, principalmente pelo vale de Rio Guaporé (Ab'Sáber 2007). Assim, a presença de elementos bióticos chaquenhos na região de estudo deve ter se intensificado nos períodos de glaciação.

Outro processo que influenciou a formação do atual padrão da biota da região de estudo, assim como em toda a biota Neotropical, foram as mudanças climáticas do Quaternário (Prado e Gibbs 1993). As mudanças climáticas do Quaternário tiveram efeito

direto na formação das florestas e das savanas Neotropicais. Durante os períodos mais frios e secos, as formações savânicas se expandiram sobre as formações florestais. Concomitantemente, as florestas retraíram para regiões mais úmidas, formando refúgios de floresta. Por outro lado, durante os períodos quentes e úmidos as florestas se expandiram sobre as formações savânicas limitando-as a refúgios em locais mais secos (Mayle et al. 2000; Pennington et al. 2000; Haffer e Prance 2002). Essas flutuações climáticas no Quaternário, principalmente relacionados ao período tardio, podem ter influenciado na modelar do padrão distributivo as espécies atuais (Hortal et al. 2011) incluindo os Scarabaeinae Neotropicais (Daniel et al. 2014).

A teoria dos refúgios, subsidiada pelas mudanças climáticas, pode ser utilizada para explicar diversos padrões distributivos que encontramos. Incluindo o endemismo para o Cerrado, pois mesmo durante os períodos mais quentes e úmidos o Cerrado sempre manteve sua área central de ocorrência, fato relacionado ao tempo de formação e estabilidade morfoclimática desse domínio, principalmente sobre Escudo Brasileiro (Ab'Sáber 1982). Essa característica se reflete no alto índice de endemismo de espécies (Morrone 2000; Zanella 2011), que também pode ser observado em Scarabaeinae. Espécies como *Canthon dives*, *Ontherus dentatus* e *Oxysternon palemo* (TG II) são exclusivas de Cerrado e foram coletadas apenas em áreas abertas. Daniel et al. (2014) demonstraram que a maioria dos Scarabaeinae coletados em formações savânicas na parte alta da Chapada dos Guimarães, apresentam ampla distribuição para o Cerrado. O endemismo das espécies de Cerrado também pode ser visualizado nas espécies que formaram o TG V. Tais espécies ocorrem apenas em ambientes de formação savânicas, mas não penetram no Chaco e apenas *Deltochilum pseudoicarus* penetra na Caatinga.

A predominância de espécies com distribuição Amazônica neste trabalho se justifica pela conexão das florestas estudadas com as áreas de Floresta Amazônica pelo vale do Rio Guaporé. Essa região serviu de corredor para a biota amazônica durante o processo de recolonização das florestas com o final do último período glacial (Ab'Sáber 2007). Isso, pode ser visualizado no TG I, e nos traços individuais de *Coprophanaeus telamon* e *Phanaeus cambeforti*. O vale do Rio Guaporé é um importante corredor entre a região sul da Amazônia e leste do Cerrado e noroeste do Pantanal (Ab'Sáber 1964). Durante os períodos glaciais, o vale do Guaporé funcionou como refúgio para a fauna e flora amazônica (Brown e Ab'Sáber 1979). Porém, destacamos também a importância o vale do Rio Juruena como importante corredor de elementos bióticos amazônicos durante os processos de retração e expansão das florestas no Quaternário.

As distribuições disjuntas de *Coprophanaeus acrisius*, *Dichotomius longiceps*, *Deltochillum enceladus* e *Sulcophanaeus faunus*, formadoras do TG IV, também pode ser explicada pela Teoria dos Refúgios. Durante as fases interglaciais, a Floresta Amazônica e a Mata Atlântica já estiveram conectadas por várias vezes através da retração da diagonal seca da América do Sul (Auler e Smart 2001; Auler et al. 2004; Wang et al. 2004). Esse processo explica as distribuições disjuntas de Scarabaeinae de Floresta Amazônica e Mata Atlântica. Daniel et al. (2014) também coletaram *Deltochillum enceladus*, *Dichotomius longiceps* e *Sulcophanaeus faunus* em formações florestais na Chapada dos Guimarães, MT. A presença dessas espécies com distribuição para Floresta Amazônica e para a Mata Atlântica nessas áreas de florestas sempre verdes e úmidas é prova de uma conexão pleistocênica entre Amazônia e Mata Atlântica. Outro fato digno de nota, é a constatação de *Sulcophanaeus faunus* em ambientes com maior umidade, como as matas de galeria. Durante o desenvolvimento desse e de outros trabalhos com Scarabaeinae na região de Tangará da Serra, MT, coletamos *Sulcophanaeus faunus* apenas em ambientes florestais com elevado grau de conservação (como fragmentos > 200 ha), e via de regra, próximo a corpos d'água.

Conclusão

A região de estudo apresentou elevada riqueza de Scarabaeinae e pode ser caracterizada como um nó biogeográfico devido a interseção dos traços generalizados. A interação entre os componentes bióticos amazônico, chaquenho, cerrado e paranaense demonstra a complexidade de eventos históricos que levaram a formação da biota atual. A região de estudo também se caracteriza como zona de transição entre a biota amazônica e chaquenha sendo a região de distribuição terminal para diversas espécies. Os processos de destropicalização e retropicalização relacionados aos eventos climáticos do Quaternário apresentaram grande influência na configuração da atual biota regional. Esses eventos podem ser elencados com os principais processos modeladores da atual biota regional.

Agradecimentos

Os autores agradecem a Fapemat pela ajuda financeira (Processo n. 756935/2011). A UNEMAT pelo aporte logístico. A Rafael V. Nunes, Ricardo R. C. Solar, Malva I. M. Hernández, Josué Raizer e Rogério Silvestre pelas contribuições no manuscrito. A Higor V. Ribeiro, Lucas Sawaris e Alex M. Barbão pelo apoio no desenvolvimento dos trabalhos.

Referências

- Ab'Sáber AN. 1964. O relevo brasileiro e seus problemas. In: Azevedo A, ed. Brasil - A terra e o homem. São Paulo: Companhia Editora Nacional.
- Ab'Sáber AN. 1982. Domínios morfoclimáticos atuais e quaternários na região dos Cerrados. *Paleoclimas*: 1–31.
- Ab'Sáber AN. 2007. Brasil: Paisagens de exceção: o litoral e o Pantanal Mato-grossense: patrimônio básicos. Cotia: Ateliê Editorial.
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Moraes Gonçalves JL, Sparovek G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22: 711–728.
- Assine ML. 2010. Pantanal Mato-Grossense: uma paisagem de exceção. In: Modenesi-Gauttieri MMC, Bartorelli A, Mantesso-Neto V, Carneiro CDR, Lisboa MBAL, eds. A obra de Aziz Nacib Ab'Sáber. São Paulo: Beca, 464–488.
- Auler AS, Smart PL. 2001. Late Quaternary paleoclimate in semiarid northeastern Brazil from U-series dating of travertine and water-table speleothems. *Quaternary Research* 55: 159–167.
- Auler AS, Wang X, Edwards RL, Cheng H, Cristalli PS, Smart PL, Richards DA. 2004. Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. *Journal of Quaternary Science* 19: 693–701.
- Brown KSJ, Ab'Sáber AN. 1979. Ice-age forest refuges and evolution in the neotropics: correlation of paleoclimatological, geomorphological and pedological data with modern biological endemism. *Paleoclimas*: 1–30.
- Craw RC, Grehan JR, Heads MJ. 1999. *Panbiogeography tracking the history of life*. Oxford: Oxford University Press.
- Croizat L. 1958. *Panbiogeography*. Caracas: Published by the author.
- Croizat L. 1964. *Space, Time, Form: The Biological Synthesis*. Caracas: Published by the autor.
- Cupello M, Vaz-de-Mello FZ. 2013. New evidence for the validity of *Coprophanæus* (C.) *terrali* Arnaud, 2002 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Phanaeini), a dung beetle from Brazil. *Zootaxa* 3717: 359–368.

- Dallacort R, Martins JA, Inoue MH, Freitas PSL de, Krause W. 2010. Aptidão agroclimática do pinhão manso na região de Tangará da Serra, MT. *Revista Ciência Agronômica* 41: 373–379.
- Daniel GM, Nunes LGOA, Vaz-de-Mello FZ. 2014. Species composition and functional guilds of dung beetles (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in different vegetational types in the Brazilian shield – Chacoan Depression Border. *Annales de la Société entomologique de France* N.S.: 37–41.
- De Vivo M, Carmignotto AP. 2004. Holocene vegetation change and the mammal faunas of South America and Africa. *Journal of Biogeography* 31: 943–957.
- Echeverría-Londoño S, Miranda-Esquivel DR. 2011. MartiTracks: a geometrical approach for identifying geographical patterns of distribution. *PLoS one* 6: e18460.
- Edmonds WD. 1994. Revision of *Phanaeus* Macleay, a New World genus of scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Contributions in Science* 443: 1–105.
- Edmonds WD. 2000. Revision of the Neotropical dung beetle genus *Sulcophanaeus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Heyrovskyana* 6: 1–60.
- Edmonds WD, Zídek J. 2004. Revision of the Neotropical dung beetle genus *Oxysternon* (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Phanaeini). *Folia Heyrovskyana Supplementum* 11: 1–58.
- Edmonds WD, Zídek J. 2010. A taxonomic review of the neotropical genus *Coprophanaeus* Olsoufieff, 1924 (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Insecta Mundi* 0129: 1–111.
- ESRI (Environmental Systems Research Institute). 2014. ArcGis 10.1.
- Ferrari A, Paladini A, Schwertner CF, Grazia J. 2010. Endemism analysis of Neotropical Pentatomidae (Hemiptera, Heteroptera). *Iheringia. Série Zoologia* 100: 449–462.
- Ferrari A, Barão KR, Simões FL. 2013. Quantitative panbiogeography: was the congruence problem solved? *Systematics and Biodiversity* 11: 285–302.
- Ferro I, Morrone JJ. 2014. Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society* 113: 1–12.
- Génier F. 1996. A revision of the Neotropical genus *Ontherus* Erichson (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 170: 1–169.
- Génier F. 2009. *Le genre Eurysternus Dalman, 1824 (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Oniticellini), revision taxonomique et clés de détermination illustrées*. Sofia: Pensoft.
- Génier F. 2010. A review of the Neotropical dung beetle genera *Deltorhinum* Harold, 1869, and *Lobidion* gen. nov. (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Zootaxa* 2693: 35–48.
- Grehan JR. 1991. Panbiogeography 1981-91: development of an earth/life synthesis. *Progress in Physical Geography* 15: 331–363.
- Grimaldi D, Engel MS. 2005. *Evolution of the Insects*. New York, USA: Cambridge University Press.

- González FA, Molano F, Medina CA. 2009. Los subgéneros *Calhyboma*, *Hybomidium* y *Telhyboma* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Deltochilum) en Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 35: 253–274.
- Haffer J, Prance GT. 2002. Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. *Estudos avançados* 16: 175–206.
- Halfpter G, Favila ME. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International* 27: 15–21.
- Hortal J, Diniz-Filho JAF, Bini LM, Rodríguez MÁ, Baselga A, Nogués-Bravo D, Rangel TF, Hawkins BA, Lobo JM. 2011. Ice age climate, evolutionary constraints and diversity patterns of European dung beetles. *Ecology letters* 14: 741–8.
- Krell F. 2006. Fossil record and evolution of Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga). *The Coleopterists Bulletin* 60: 120–143.
- Marsh CJ, Louzada J, Beiroz W, Ewers RM. 2013. Optimising bait for pitfall trapping of Amazonian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *PloS one* 8: e73147.
- Martínez A. 1951. Scarabaeidae nuevos o poco conocidos. I. *Misión de Estudios de Patalogía Regional Argentina* 22: 31–40.
- Martínez A, Halfpter G, Pereira FS. 1964. Notes on the genus *Canthidium* and allied genera: part I. *Studia Ent.* 7: 161–178.
- Mayle FE, Burbridge R, Killeen TJ. 2000. Millennial-scale dynamics of southern Amazonian rain forests. *Science (New York, N.Y.)* 290: 2291–4.
- Monteresino E, Martinez A, Zunino M. 1996. Los Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) de la provincia de Córdoba, Argentina. In: di Tada IE, Bucher EH, eds. Biodiversidad de la provincia de Córdoba. Fauna. Vol. I. Río Cuarto: Universidad Nacional de Río Cuarto y Centro de Zoología Aplicada, 101–117.
- Morrone JJ. 2000. What is the Chacoan subregion? *Neotrópica* 46: 51–68.
- Morrone JJ. 2004a. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48: 149–162.
- Morrone JJ. 2004b. La zona de transición sudamericana: caracterización y relevancia evolutiva. *Acta Entomológica Chilena* 28: 41–50.
- Morrone JJ. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual review of entomology* 51: 467–94.
- Morrone JJ. 2009. *Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies*. New York: Columbio University Press.
- Morrone JJ. 2014. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782: 1–110.
- Morrone JJ. 2015. Track analysis beyond panbiogeography. *Journal of Biogeography* 42: 413–425.
- Nunes R V, Frizzas MR, Vaz-de-Mello FZ. 2012. Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) of a rupestrian field at Cafuringa, Distrito Federal, Brazil: commented list of species. *Biota Neotropica* 12 (4): 125-129.

- Pennington RT, Lavin M, Oliveira-Filho A. 2009. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 437–457.
- Pennington TR, Prado DE, Pendry CA. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261–273.
- Portillo-Quintero CA, Sánchez-Azofeifa GA. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143: 144–155.
- Posadas P, Ortiz-Jaureguizar E. 2011. Evolução da região Andina da América do Sul. In: Carvalho CJB, B. AEA, eds. *Biogeografia da América do Sul: padrões e processos*. São Paulo, 175–188.
- Prado DE, Gibbs PE. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of south america. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902–927.
- Quijano-Abril MA, Mejía-Franco FG, Callejas-Posada R. 2014. Análisis panbiogeográfico de *Enckea* (Piperaceae), un pequeño clado de bosques secos en la filogenia de un gran género de bosques húmedos. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 98–107.
- Rodrigues SR, Flechtmann CAH. 1997. Aspectos biológicos de *Canthon lituratus* (German, 1813) e *Canthidium* (*Canthidium*) *megathopoides* Boucomont, 1928 (Coleoptera, Scarabaeidae). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 70: 1–12.
- Silva RJ, Coletti F, Costa DA, Vaz-de-mello FZ. 2014. Rola-bostas (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de florestas e pastagens no sudoeste da Amazônia brasileira: levantamento de espécies e guildas alimentares. *Acta Amazonica* 44: 345–352.
- Silva RJ, Diniz S, Vaz-de-Mello FZ. 2010. Heterogeneidade do habitat, riqueza e estrutura da assembléia de besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) em áreas de cerrado na Chapada dos Parecis, MT. *Neotropical Entomology* 39: 934–940.
- Silva FAB, Hernández MIM, Ide S, Moura RC. 2007. Comunidade de escarabeíneos (Coleoptera, Scarabaeidae) copro-necrófagos da região de Brejo Novo, Caruaru, Pernambuco, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 51: 228–233.
- Silva FAB. 2011. First record of *Coprophanæus bellicosus* (Olivier) (Coleoptera, Scarabaeidae) in a “Brejo de Altitude” forest in northeastern Brazil: a historical biogeographical approach. *Revista Brasileira de Entomologia* 55: 615–617.
- Silva JMC. 1995. Biogeographic analysis of the South American Cerrado avifauna. *Steenstrupia* 21: 49–67.
- Spector S, Ayzama S. 2003. Rapid turnover and edge effects in dung beetle assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian Neotropical forest–savanna ecotone. *Biotropica* 35: 394–404.
- Spector S, Forsyth AB. 1998. Indicator taxa in the vanishing tropics. In: Mace GM, Balmford A, Ginsberg JR, eds. *Conservation in a Changing World*. London, 181–209.
- Spector S. 2006. Scarabaeine Dung Beetles (coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): An Invertebrate Focal Taxon for Biodiversity Research and Conservation. *The Coleopterists Bulletin* 60: 71–83.

- Vaz-de-Mello FZ. 2007. Revision and phylogeny of the dung beetle genus *Zonocopriss* Arrow 1932 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), a phoretic of land snails. *Annales de la Société Entomologique de France* 43: 231–239.
- Vaz-de-Mello FZ. 2008. Synopsis of the new subtribe Scatimina (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Ateuchini), with descriptions of twelve new genera and review of *Genieridium*, new genus. *Zootaxa* 1955: 1–75.
- Vaz-de-Mello FZ, Edmonds WD, Ocampo FC, Schoolmeesters P. 2011. A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa* 2854: 1–73.
- Vaz-de-mello FZ, Silva RLR, Nunes LGOA, Corrêa PROA. 2013. Os besouros rola-bosta (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) da Fazenda São Nicolau. In: Rodrigues DDJ, Izzo TJ, Battirola LD, eds. *Descobrimos a Amazônia Meridional: Biodiversidade da fazenda São Nicolau*. Campo Grande, 75–98.
- Vaz-de-Mello FZ. 2000. Estado atual de conhecimento dos Scarabaeidae S. Str. (Coleoptera: Scarabaeoidea) do Brasil. In: Martín-Piera F, Morrone JJ, Melic A, eds. *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PRIBES 2000*. Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa, 183–195.
- Wang X, Auler AS, Edwards RL, Cheng H, Cristalli PS, Smart PL, Richards DA, Shen CC. 2004. Wet periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies. *Nature* 432: 740–3.
- Zanella FCV. 2011. Evolução da biota da diagonal de formações abertas secas da América do Sul. In: Carvalho CJB, Almeida EAB, eds. *Biogeografia da América do Sul: padrões e processos*. São Paulo: Roca, 198–220.
- Vidaurre T, Gonzales L. 2008. Escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) del palmar de las islas, Santa Cruz – Bolivia. *Kempffiana* 4: 3–20.

"Sente-se diante do fato como uma criancinha"

(Thomas Henry Huxley)

Capítulo III. Como os rola-bostas (Coleoptera: Scarabaeinae) respondem ao isolamento, perda e modificação do habitat: um estudo sobre as implicações da capacidade de dispersão pela matriz, da qualidade do habitat e do contexto biogeográfico

Ricardo José da Silva e Fernando Z. Vaz-de-Mello

Referências e citações nas normas do periódico *Diversity and Distributions*

Resumo

Objetivo Os efeitos da fragmentação e da modificação do habitat são percebidos de forma diferente e independente pelas espécies. Aqui nós investigamos como os rola-bostas (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) com diferentes capacidades de dispersão pela matriz de pastagem respondem ao isolamento, perda e modificação do habitat.

Localização Extremo sul da Amazônia brasileira

Método Nós coletamos os Scarabaeinae, mensuramos as variáveis formadoras do habitat e geramos preditores espaciais (eixos de PCNMs) em 48 parcelas, distribuídas em 26 fragmentos (de 3,4 a 4200 ha) de floresta estacional no sul da Amazônia brasileira.

Resultados As espécies capazes de dispersar-se pela matriz (generalistas de habitat), não foram afetadas pela redução da área dos fragmentos. Já as espécies especialistas em florestas (intolerantes à matriz de pastagem) apresentaram redução da riqueza, da abundância e da biomassa com a redução da área dos fragmentos. A contribuição da diversidade beta para a diversidade regional foi elevada tanto para especialistas quanto para generalistas. Contudo, os efeitos das variáveis ambientais e da distância entre os fragmentos exerceram efeitos diferentes sobre as espécies especialistas em florestas e generalistas de habitat. As espécies especialistas em florestas responderam às modificações, principalmente das variáveis de paisagem, que influenciam na manutenção da qualidade do habitat. Por outro lado, a diversidade beta das espécies generalistas é mantida pela constante colonização dos Scarabaeinae das áreas abertas circunvizinhas (Cerrado).

Principais conclusões O tamanho e isolamento dos fragmentos foram importantes apenas para as espécies intolerantes a matriz. Destacamos também, que uma abordagem que mescle os efeitos ecológicos locais, regionais e biogeográficos permite melhor entendimento da dinâmica das comunidades e das respostas das espécies às mudanças das variáveis ambientais e espaciais.

Palavras-chave: Efeitos da fragmentação do habitat, análises espaciais, particionamento da variância, efeitos da matriz, floresta semidecidual amazônica, Scarabaeidae: Scarabaeinae

How dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) respond to isolation, loss and habitat modification: a study about the implications capabilities in dispersing across the matrix, habitat quality and biogeographical context

Abstract

Aim The effects of fragmentation and habitat modification are perceived differentially by the species. Here, we analysed how do dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) with different capabilities in dispersing across the matrix, respond to isolation, loss and habitat modification.

Location Southern Brazilian Amazon

Methods To achieve this, we collected dung beetles, measured the habitat variables and generated spatial predictors (PCNMs axes) in 48 plots distributed in 26 fragments ranging from 3.4 to 4200 ha of deciduous forest in the southern Brazilian Amazon.

Results Species able to disperse across the matrix (habitat generalists) were not affected by the reduction of the fragments. The increasing isolation of fragments increased the abundance and biomass of generalist habitat species. Already, the forest specialist species (unable to disperse across the matrix) showed a reduction of richness, abundance and biomass with the reduction of the fragments. The contribution of beta diversity to regional diversity was high for both forest specialists and habitat generalists. However, the effects of environmental variables and the distance between the fragments had different effects on specialist and generalist species. The forest specialists responded especially to landscape variables related to the habitat quality. Meanwhile, beta diversity of generalist species is maintained by constant colonization of dung beetles from the surrounding open areas (Cerrado).

Main conclusions The size and isolation of the fragments were important only to forest specialists. One approach that merges local, regional and biogeographic ecological effects allows better understanding of the dynamics of communities and species responses to changing environmental and spatial variables.

Keywords: Effects of habitat fragmentation, spatial analysis, variance partitioning, and matrix effects, semi-deciduous forest Amazon, Scarabaeidae: Scarabaeinae

Introdução

A composição das comunidades atuais de espécies é o resultado de múltiplas interações entre fatores históricos e ecológicos ao longo de uma escala espacial e temporal (Ricklefs, 1987; Hillebrand & Blenckner, 2002). Os padrões de coexistência e distribuição das espécies são afetados por fatores em escala local e regional (Chase, 2003; Dray *et al.*, 2012; Tschardtke *et al.*, 2012). Os fatores locais estão relacionados as condições ambientais pontuais que as espécies requerem para manter as taxas de crescimento populacional positiva dentro da comunidade, assim como as interações bióticas intra e interespecíficas pelo recurso e relação presa-predador (Logue *et al.*, 2011). Os fatores espaciais estão relacionados à capacidade de dispersão das espécies na paisagem e operam como facilitadores ou barreira desse processo (Chase, 2003). Portanto, a capacidade de dispersão das espécies pela paisagem é um importante mecanismo para manter a dinâmica de metacomunidade e a manutenção da diversidade regional (Cottenie & De Meester, 2004; Heino, 2013).

As ações antrópicas como a fragmentação, redução e modificação do habitat também exercem grande influência na composição das comunidades de espécies (Fahrig, 2013; Laurance, 2004; Fischer & Lindenmayer, 2007). Tais fatores são as maiores causas de extinção e representam grande ameaça à conservação da biodiversidade (Reid *et al.*, 2005). O tamanho e isolamento do fragmento influenciam diretamente a presença de espécies e o tamanho de suas populações (Ewers & Didham, 2006). O contexto da paisagem e a permeabilidade da matriz na qual o fragmento está inserido, também exerce influência na riqueza e composição das espécies dos fragmentos. Para muitas espécies, tais fatores são mais importantes que o tamanho do fragmento isoladamente (Uezu *et al.*, 2005; Umetsu *et al.*, 2008; Pardini *et al.*, 2010; Uezu & Metzger, 2011). A vulnerabilidade à fragmentação é inversamente relacionada à capacidade das espécies de usar a matriz (Gascon *et al.*, 1999). Assim, espécies tolerantes a matriz mantêm à conectividade entre os fragmentos e são menos suscetíveis a extinção local (Fahrig & Merriam, 1994; Estavillo *et al.*, 2013). Trabalhos recentes demonstram que além dos clássicos efeitos da fragmentação, como os descritos acima, outros impactos podem influenciar na estrutura das comunidades locais, tais como, existência de caça (Peres, 2001), ocorrência de fogo (Cochrane, 2003), extração seletiva de madeira (Broadbent *et al.*, 2008) e penetração de gado no fragmento (Lees & Peres, 2008). Tanto que podem agir sinergisticamente com a fragmentação e causar efeitos diretos e indiretos na estrutura das comunidades locais (Cochrane, 2001; Peres, 2001; Andresen & Laurance, 2007).

Diferentes espécies, ou grupo de espécies, podem responder de forma diferente e independente aos efeitos da perda e da fragmentação do habitat (Ewers & Didham, 2006; Fischer & Lindenmayer 2007; Laurance, 2008). As diferentes respostas podem estar

relacionadas à densidade da população, à capacidade de dispersão (Driscoll & Weir, 2005) e outras características ecológicas e até morfológicas das espécies (Nichols *et al.*, 2013a). Devido as variações interespecíficas, generalizações sobre os efeitos da perda e fragmentação do habitat são pouco precisas (Laurance, 2008). Tais características, também devem ser consideradas para estudos que busquem o entendimento dos mecanismos (teorias e modelos) propostos como modeladores da composição de espécies e dos padrões de diversidade beta (variação na composição de espécies entre os diferentes locais) das metacomunidades (Vellend, 2010; Vellend *et al.*, 2014).

A Teoria de Metacomunidade surgiu com a necessidade de explicar os mecanismos que mantêm os padrões de diversidade das comunidades em escala mais abrangente, não somente em escala do habitat local (Logue *et al.*, 2011; Heino, 2013). Metacomunidades podem ser definidas como um conjunto de comunidades locais ligadas entre si por dispersão de espécies que potencialmente interagem (Leibold *et al.* 2004). Os estudos com metacomunidade, assim como os estudos de ecologia de comunidade, buscam analisar, principalmente, os efeitos dos processos de deriva (mudanças aleatórias na abundância relativa de espécies em um determinado local), seleção, especiação e dispersão sobre os padrões de distribuição das espécies (Vellend, 2010; Vellend *et al.*, 2014, Heino *et al.*, 2015).

Quatro paradigmas teóricos (modelos) são frequentemente elencados para descrever as dinâmicas de metacomunidades embasando-se nos diferentes efeitos dos processos acima citados sobre a diversidade beta das metacomunidades: classificação de espécies (*species sorting*), efeito de massa (*mass effects*), dinâmica de mancha (*patch-dynamics*) e neutro (*neutral*) (Leibold *et al.*, 2004; Winegardner *et al.*, 2012). A neutralidade, (explicação baseada na capacidade de dispersão), e a classificação de espécies (respostas à variação no habitat local) são vistos como dois extremos de um gradiente de processos que determinam os padrões de metacomunidade, com comunidades reais posicionados em algum lugar no meio desse contínuo e, possivelmente, sendo influenciadas por ambos (Leibold, McPeck 2006). Por isso, estudos de metacomunidade que analisam as espécies quanto a sua capacidade de dispersão, apresentam descrições mais claras dos modelos de metacomunidade e dos possíveis processos estruturantes. A teoria de metacomunidade representou um salto no entendimento das dinâmicas das comunidades espacialmente e temporalmente estruturadas, com mudanças significativas sobre interpretação dos fenômenos ecológicos em diferentes escalas (Leibold *et al.*, 2004; Logue *et al.*, 2011; Heino, 2013).

Nas últimas décadas, diversos organismos têm sido propostos para estudos de dinâmica de metacomunidades, efeitos da fragmentação e perda de habitat (Heink & Kowarik, 2010).

Recentemente, os besouros rola-bostas (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) tem sido indicado como organismos alvo para estudos de metacomunidade (Silva & Hernández, 2014, 2015). Eles possuem características que os tornam organismos viáveis para esses estudos (Spector, 2006; Nichols & Gardner, 2011). Os Scarabaeinae apresentam ampla distribuição geográfica (Scholtz *et al.*, 2009), respondem as mudanças naturais na estrutura do habitat (Almeida, Louzada, 2009; Silva, *et al.*, 2010), aos diferentes usos da paisagem (Gardner *et al.*, 2008) e são sensíveis à perda e fragmentação do habitat (Nichols *et al.*, 2007). Muitas espécies são restritas a ambientes abertos ou fechados, porém algumas apresentam maior tolerância à modificação ambiental (Spector & Ayzama, 2003; Tshikae *et al.*, 2013, Silva & Hernández, 2014, 2015). Os Scarabaeinae apresentam alta associação com mamíferos, principalmente, primatas, o que os tornam possíveis substitutos para estudos de biodiversidade (Nichols *et al.*, 2009; Culot *et al.*, 2013). Tais características são fundamentais para elencar um organismo como bom bioindicador (Heink & Kowarik, 2010). Por isso, os Scarabaeinae são considerados excelentes modelos para investigar os principais processos que influenciam as estruturas das comunidades (Nichols & Gardner, 2011).

Portanto, o objetivo no nosso estudo foi analisar os efeitos do isolamento, perda e modificação do habitat na riqueza, na abundância, na biomassa e na composição de Scarabaeinae com diferentes capacidades de dispersão pela matriz de pastagem e expor possíveis implicações para a conservação dessa fauna. Particularmente nós estamos interessados em responder as seguintes perguntas: 1) Como as espécies generalistas de habitat (capazes de dispersar-se pela matriz) e as especialistas em florestas (intolerantes à matriz de pastagem) respondem ao isolamento, perda e modificação do habitat?; 2) Qual a contribuição das variáveis ambientais formadoras do habitat local (cobertura de dossel, área basal de árvores, presença de corpos d'água, presença de gado, ocorrência de fogo e granulometria do solo), das variáveis de paisagem (tamanho, isolamento e idade dos fragmentos) e dos preditores espaciais (distância entre os fragmentos) para a diversidade beta dos Scarabaeinae especialistas em florestas e generalistas de habitat?

Para isso nós coletamos os Scarabaeinae e medimos as variáveis formadoras do habitat em 26 fragmentos de floresta estacional. Nós partimos de duas hipóteses: 1) As espécies especialistas em florestas são mais afetadas com o aumento do isolamento e com a redução da área dos fragmentos, pois são mais exigentes quanto à qualidade do habitat e conseqüentemente reduzirão a riqueza, abundância e biomassa em fragmentos menores e com maior grau de isolamento, enquanto espécies generalistas de habitat são mais tolerantes a modificação do habitat e são indiferentes aos efeitos do isolamento e redução dos fragmentos, principalmente

devido ao fato de manter maior capacidade de migração entre os fragmentos (Heino, 2013); 2) A variação na composição das espécies especialistas em florestas apresenta maior dependência espacial (maior efeito dos preditores espaciais na diversidade beta), enquanto a variação na composição das espécies generalistas é menos dependente espacialmente devido a maior capacidade de dispersão pela matriz de pastagem.

Métodos

Área de estudo

Os dados foram coletados no extremo sul da região amazônica, no sudoeste de Mato Grosso /Brasil. A região está localizada na província biogeográfica de Rondônia e faz divisas com as províncias do Cerrado e do Chaco (Morrone, 2014). Foram definidas duas grandes áreas de estudo, distanciadas aproximadamente 70 Km, uma na região de Tangará da Serra (14°35' S, 57°27' W, 390 m de altitude), com 15 fragmentos amostrados, e outra na região de Araputanga (15°26' S, 58°22' W, 290 m de altitude) onde foram amostrados 11 fragmentos (Fig. 1). A região de Tangará da Serra apresenta processo de colonização e de desmatamento recente com maior intensidade nas décadas de 70 e 80. Já a região de Araputanga e demais cidades circunvizinhas possuem processo de colonização mais antigo, aproximadamente 60 anos.

De acordo com a classificação climática de Köppen, a região pertence ao tipo Aw (Alvares *et al.*, 2013). A temperatura média do mês menos quente está acima de 18 °C e o índice pluviométrico anual é relativamente elevado (1.400 mm) porém com estação seca bem definida (Dallacort *et al.*, 2010). A vegetação da região é caracterizada como Floresta Estacional Semidecidual Submontana. Originalmente essas florestas correspondiam a 3,5% da vegetação do estado de Mato Grosso, mas atualmente são apenas fragmentos inseridos em matriz de pastagem (Fearnside & Barbosa, 2003). Essas florestas são semelhantes à Floresta Amazônica, porém não pertencem ao domínio morfoclimático amazônico, pois a precipitação é inferior e a floresta não permanece úmida durante todo ano. A área de estudo está conectada ao sul e a leste com áreas de Cerrado e com Florestas Tropicais Secas ao sudoeste e oeste, recebendo grande influência de vegetação de áreas abertas e secas (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010). Atualmente, a região é um mosaico altamente heterogêneo, com

remanescentes florestais de diferentes tamanhos e idades circundados por áreas abertas nativas e introduzidas.

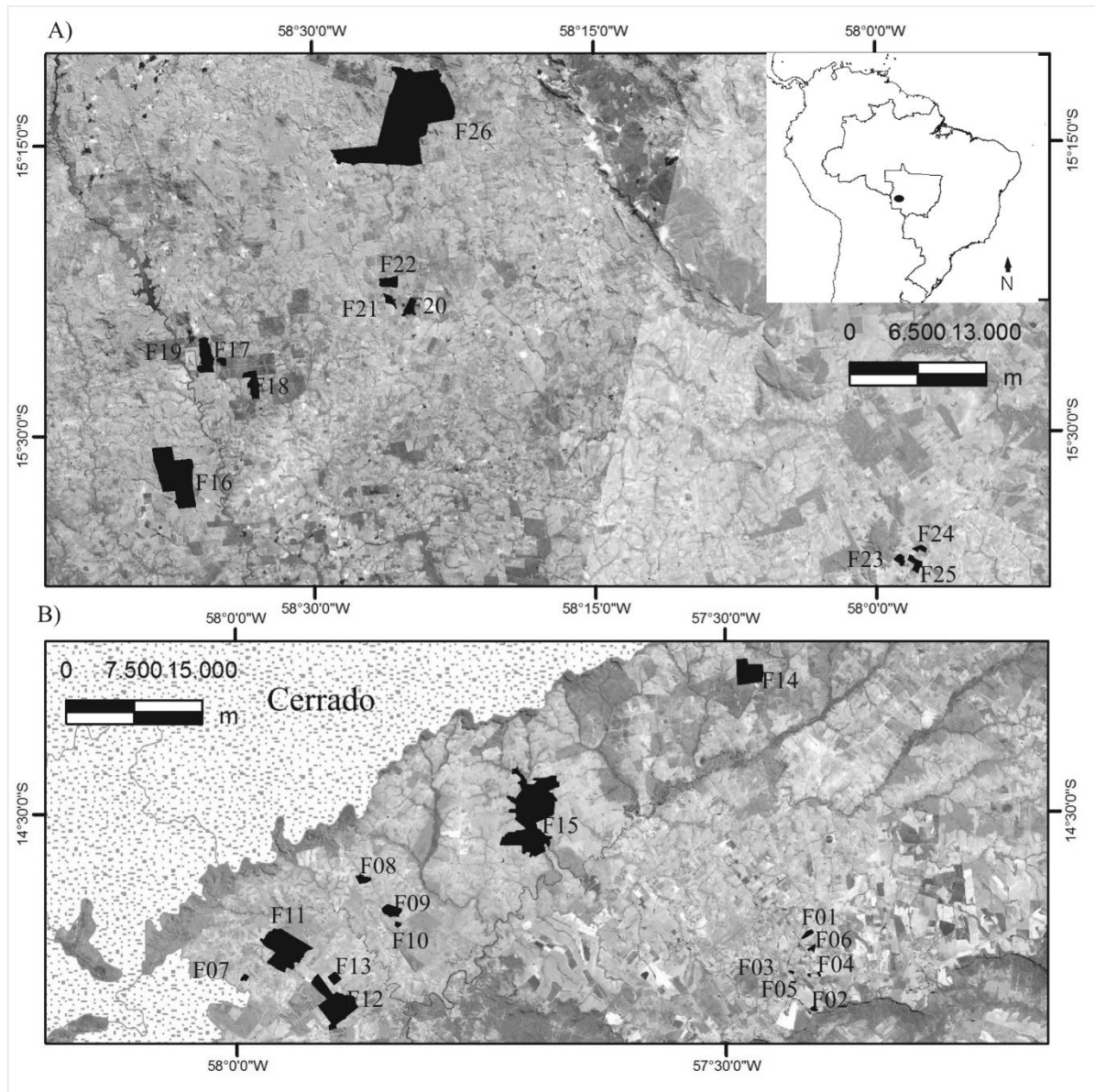


Figura 1 Localização dos fragmentos estudados no sudoeste de Mato Grosso, Brasil. Os fragmentos estudados estão em preto, os demais fragmentos estão representados em cinza escuro e as pastagens estão indicadas por cinza claro. A) região de Araputanga, B) região de Tangará da Serra.

Desenho amostral

Nós consideramos cada parcela com seis armadilhas *pitfall* como uma unidade amostral. Essas foram distribuídas em 26 fragmentos que variaram de 3,7 a 4.300 ha (Tabela 1). Para definir o número de unidades amostrais por fragmento foi considerado primeiramente o tamanho do fragmento, seu desenho e a logística de acesso. As parcelas foram formadas por dois transectos distanciados 50 m entre si, em cada transecto foram instaladas três armadilhas equidistantes 50 m. A distância mínima de 50 m reduz o risco de autocorrelação espacial entre as armadilhas, aumentando a independência entre elas (Larsen & Forsyth, 2005). Para evitar possíveis efeitos de bordas o primeiro transecto foi instalado no mínimo a 100 m da borda, exceto nos fragmentos menores de 30 ha. Nesses, os transectos foram colocados na parte mais central do fragmento. Já nos fragmentos maiores de 100 ha, os transectos foram instalados à 300 m da borda. No total foram instaladas 48 parcelas, 31 na região de Tangará da Serra e 17 na região de Araputanga totalizando 288 armadilhas *pitfall*.

Coleta dos Scarabaeinae

A coleta dos Scarabaeinae foi realizada com armadilha *pitfall* constituídas de recipiente plástico com capacidade de 1 L contendo 250 mL de solução salina e detergente (1%) para a conservação dos insetos. Para atrai-los, aproximadamente 20 gramas de fezes (50% fezes humanas e 50% fezes suínas, Marsh *et al.*, 2013), foram depositadas em outro recipiente plástico (20 mL) posicionado na borda superior da armadilha. O tempo de exposição das armadilhas foi de 48 horas. Todas as coletas foram realizadas na estação chuvosa entre os meses de novembro e março (estação chuvosa) dos anos de 2010-2011, 2011-2012 e 2012-2013.

Os Scarabaeinae foram identificados até gênero, seguindo Vaz-de-Mello *et al.*, (2011). Para a identificação em nível de espécie foi utilizado a coleção do Setor de Entomologia da Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT-CEMT), Cuiabá- MT, onde foi depositado todo o material coletado. A biomassa das espécies foi mesurada através da pesagem (sempre que possível) de 30 indivíduos de cada espécie em balança analítica (0,0001g).

Variáveis formadoras do habitat local e da paisagem

No âmbito da paisagem foram utilizadas as seguintes métricas: tamanho do fragmento (Tf), índice de isolamento (Is) e idade do fragmento (anos) (Id). Já no âmbito

do habitat local foram utilizadas as seguintes variáveis ambientais: cobertura de dossel (Ds), área basal (Ab), presença de corpos d'água (Pa), presença de gado na parcela (Pb), ocorrência de fogo nos últimos cinco anos (Fg) e proporção de areia no solo (Ar) (Tabela 1).

O Tf foi obtido através do site <http://www.acme.com/planimeter/>, que utiliza a base de dados do “Google Maps”. Para a análise com Tf foi utilizado a transformação por log. O Is foi obtido baseado no trabalho de Audino (2011). Esse índice é a razão entre a distância (em metros) dos quatro fragmentos vizinhos mais próximos, e seus respectivos tamanhos (ha), segue fórmula: $Is = d(n)/a(n) + d(s)/a(s) + d(l)/a(l) + d(o)/a(o)$ onde Is = índice de isolamento, d=distância em metros, a= área em ha, n = norte, s = sul, l = leste, o = oeste. O Is expressa o grau de isolamento do fragmento em escala fina, a nível dos fragmentos mais próximos na paisagem, porém não apresenta poder de explicação para efeitos em escala biogeográfica. As variáveis Id e Fg foram obtidas através de questionários semiestruturados aplicados a moradores das proximidades dos fragmentos estudados.

As variáveis Ds e Ab foram mensuradas em todos os locais de instalação da armadilha *pitfall*. Para mensurar a Ds foi utilizado esferodensiómetro convexo. Os valores demonstrados expressam a porcentagem média (seis repetições) de cobertura do dossel em cada parcela. A Ab foi estimada utilizando a razão entre a área basal de todas as árvores (>10 cm DAP) em um raio de 10 m do local de instalação do *pitfall* e o número de árvores neste local. Em cada parcela foi observada a presença de corpo d'água (Pa) e presença de gado no interior das parcelas (Pb).

Preditores espaciais

Nesse processo, utilizamos a Análise de Coordenadas Principais para Matrizes de Vizinhaça (*principal coordinates of neighbor matrices* – PCNM), para analisar a estrutura espacial das unidades amostrais e criar preditores espaciais em diferentes escalas (Borcard & Legendre, 2002). A PCNM é baseada em matriz de distância euclidiana, submetida a Análise de Coordenadas Principais (PCoA) na qual os eixos (auto-vetores) representam o padrão espacial dos dados. Os eixos da PCNM podem ser utilizados como “filtros espaciais” em teste de hipóteses, pois são mutuamente ortogonais (Griffith & Peres-Neto, 2006). Eles podem ser utilizados como substitutos (*proxys*) da capacidade de dispersão das espécies. Os primeiros eixos gerados representam as escalas maiores de amplitude sendo que cada eixo sucessivo representa escalas mais finas de variação

espacial (Jacobson & Peres-Neto, 2009). Para rodar essa análise utilizamos a função “PCNM” do pacote de mesmo nome no programa R versão (2.15.0). Para aumentar o número de eixos e o poder de explicação da análise foram incluídos os valores negativos (Dray *et al.*, 2006, 2012). Para criar os preditores espaciais, foram utilizadas as coordenadas geográfica de cada parcela (UTM-Universal Transversa de Mercator) usando um GPS de mão.

Capacidade de dispersão das espécies

As espécies foram selecionadas quanto a sua capacidade de dispersar-se através da matriz de pastagem. As espécies que ocorreram no interior dos fragmentos e nas pastagens adjacentes e/ou que apresentavam registro na literatura e coleção para áreas abertas como Cerrado, Chaco e Caatinga foram consideradas generalistas de habitat (generalistas). As espécies que ocorreram apenas no interior dos fragmentos e com registro para ambientes florestais (Floresta Amazônica e/ou Mata Atlântica) foram consideradas especialistas de florestas (especialistas). Para a seleção das espécies especialistas e generalistas foram utilizadas apenas as espécies com abundância igual ou maior a dez indivíduos.

Análise dos dados

Para analisar os efeitos das variáveis da paisagem e do habitat local (exceto Ar, que foi utilizado apenas nas análises de composição) na riqueza, abundância e biomassa dos Scarabaeinae foi utilizado Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) (Bates *et al.*, 2014). Nesse trabalho, o GLMM foi utilizado para comparar os modelos utilizando Critérios de Informação de Akaike (AIC), com correção para pequenas amostras (AICc). O número de parcelas em cada fragmento, que variou de uma a quatro, foi considerado como fator aleatório no modelo (Tabela 1). Para a confecção dos modelos foram utilizadas as funções “lmer” com distribuição gaussiana para biomassa (log) e “glmer” com distribuição poisson, para riqueza e abundância (log+1). Posteriormente, ranqueamos todos os modelos informativos possíveis utilizando o AICc. Para isso foi utilizado a função “dredge” do pacote “MuMIn” (Burnham & Anderson 2002) no programa R.

O GLMM foi aplicado para os dados totais e posteriormente para as espécies especialistas e generalistas separadamente. Previamente, os dados das variáveis dependentes foram submetidos a análises de adequação de distribuição. Todos os modelos

foram analisados quanto a adequação ao erro de distribuição. Para distribuição gaussiana foi utilizado teste de normalidade (Shapiro) do software R (R Development Core Team, 2014).

Para compreender qual a contribuição das variáveis da paisagem (Tf, Id, Is), das variáveis locais (Ds, Ab, Ar, Pa, Pb, Fg) e dos preditores espaciais (PCNMs) na variação da diversidade beta foi utilizado Análise de Redundância Parcial (RDAP). Para analisar as implicações da capacidade de dispersão (capacidade de transpor a matriz) as análises foram feitas com as espécies especialistas e generalistas separadamente.

A RDAP com quatro matrizes (uma dependente e três independentes) particiona a variância em sete frações, sendo quatro com valores independentes: a fração [a] representa a variância explicada somente pelos preditores em escala da paisagem; a fração [b] representa a variância explicada pelas variáveis do habitat local; a fração [c] representa a variância explicada somente pelo espaço (PCNMs) e a fração [h] representa a variância residual (Borcard *et al.*, 2012). Todas as variáveis ambientais utilizadas nas RDAP foram padronizadas em uma distribuição com média 0 e desvio padrão 1, de modo que todas as variáveis influenciaram o modelo igualmente. Os dados de composição foram transformados utilizando a transformação de Hellinger (raiz quadrada da abundância relativa). Isso é necessário para minimizar o grande número de zeros na matriz de espécies. Para evitar o inflacionamento do R^2 foi utilizado apenas as variáveis com efeito significativo ($\alpha = 0,05$). Para isso, as variáveis foram previamente selecionadas empregando modelos lineares de seleção de variáveis (*forward selection*) proposto por Blanchet *et al.*, (2008). Todas as análises de composição e diversidade beta foram feitas com os pacotes Vegan (Oksanen *et al.*, 2014) e Packfor (Dray *et al.*, 2014) do programa R (R Development Core Team, 2014).

Tabela 1. Identificação e caracterização dos fragmentos e das parcelas. Fragmento, Propriedade, Cidade, Coordenadas geográficas e variáveis mensuradas. Fg=ocorrência de fogo nos últimos cinco anos (1), Pb= presença de gado na parcela, Pa= presença de corpo d'água, Ab= área basal, Ds = cobertura de dossel, Ar= proporção de areia no solo, Tf= tamanho do fragmento (ha), Is= índice de isolamento, Id= idade do fragmento(anos). TS= Tangará da Serra, FO = Figueiropolis d' Oeste, I= Indiavaí, A= Araputanga, MO = Mirassol d' Oeste.

Frag	Propriedade	Cidade	lat.	long.	Fg	Pb	Pa	Id	Tf	Is	Ar	Ab	Ds
F1a	Faz. Bahia	TS	14°37'20"	57°25'5"	0	0	0	15	45	142,1	390	22,22	71,50
F1b	Faz. Bahia	TS	14°37'14"	57°24'52"	0	0	0	15	45	142,1	423	28,49	73,00
F2	Faz. Paraíso	TS	14°41'47"	57°24'39"	0	1	0	12	16	43,99	723	24,03	74,00
F3	Kartódromo	TS	14°39'34"	57°26'2"	1	1	0	10	7	259	123	26,06	64,66
F4	Sítio Mauá	TS	14°39'39"	57°24'20"	1	0	0	14	3,7	344,7	356	36,48	68,66
F5	Filé do Boi	TS	14°38'11"	57°24'42"	0	1	0	15	26	282,9	523	22,88	74,66
F6	Chácara Paraíso	TS	14°39'44"	57°24'58"	1	1	0	13	4,53	338,2	223	28,70	48,66
F7	Sítio Clemente	TS	14°39'46"	57°59'35"	0	0	0	20	32	72,08	790	31,17	62,75
F8	Faz. Rosa Branca	TS	14°34'1"	57°52'15"	1	0	1	25	76	84,69	798	30,83	76,83
F8b	Faz. Rosa Branca	TS	14°33'57"	57°52'31"	0	0	1	25	76	84,69	780	37,00	58,16
F9	Faz. Fontora	TS	14°35'55"	57°50'15"	0	1	0	23	154	90,49	823	35,92	62,16
F9b	Faz. Fontora	TS	14°35'59"	57°50'36"	1	1	1	23	154	90,49	823	33,68	74,50
F9c	Faz. Fontora	TS	14°35'47"	57°50'36"	1	1	1	23	154	90,49	823	32,21	79,66
F10	Sítio Boa Vista	TS	14°36'39"	57°50'12"	1	0	1	22	22	77,28	790	22,47	72,00
F11	Faz. Sudamata	TS	14°37'35"	57°58'13"	0	0	0	21	1112	42,97	280	21,42	59,20
F11b	Faz. Sudamata	TS	14°38'11"	57°56'1"	0	0	1	21	1112	42,97	790	22,67	66,50
F11c	Faz. Sudamata	TS	14°37'18"	57°58'1"	0	0	1	21	1112	42,97	190	46,55	71,50
F11d	Faz. Sudamata	TS	14°38'40"	57°57'48"	0	0	1	21	1112	42,97	240	34,68	71,00
F12	Faz. Netolândia	TS	14°39'54"	57°55'5"	1	0	1	29	1164	23,64	223	43,92	89,00
F12b	Faz. Netolândia	TS	14°41'2"	57°54'10"	1	0	0	29	1164	23,64	230	42,64	80,50
F12c	Faz. Netolândia	TS	14°42'2"	57°54'26"	1	0	1	29	1164	23,64	190	48,68	84,00
F12d	Faz. Netolândia	TS	14°42'21"	57°54'14"	1	0	1	29	1164	23,64	180	32,57	66,42
F13a	Faz. Netolândia	TS	14°39'48"	57°54'13"	1	0	1	29	94	32,73	223	52,57	76,00
F13b	Faz. Netolândia	TS	14°39'56"	57°54'8"	1	0	0	29	94	32,73	223	59,02	79,33
F14a	Faz. Curitiba	TS	14°21'33"	57°28'6"	1	0	0	15	617	12,01	840	22,58	64,50
F14b	Faz. Curitiba	TS	14°22'19"	57°29'21"	1	0	0	15	617	12,01	830	20,40	66,33
F14c	Faz. Curitiba	TS	14°21'27"	57°28'59"	1	0	0	15	617	12,01	840	22,35	47,16
F14d	Faz. Curitiba	TS	14°22'41"	57°29'12"	1	0	0	15	617	12,01	790	24,75	45,16
F15a	Faz. Fontes	TS	14°31'38"	57°42'52"	0	0	0	20	2756	12,01	790	32,36	62,50
F15b	Faz. Fontes	TS	14°32'1"	57°42'3"	0	0	0	20	2756	7,017	780	26,48	70,83
F15c	Faz. Fontes	TS	14°31'39"	57°42'49"	0	1	1	20	2756	7,017	690	34,89	76,33
F16a	Faz. Monte Fusco	FO	15°32'44"	58°36'57"	0	0	1	40	1393	236	723	53,82	73,20
F16b	Faz. Monte Fusco	FO	15°33'31"	58°36'53"	0	0	0	40	1393	236	723	52,25	67,83
F16c	Faz. Monte Fusco	FO	15°31'46"	58°38'12"	0	0	1	40	1393	236	710	35,25	57,50
F17a	Faz. Alto Jaurú	I	15°26'15"	58°34'52"	0	0	0	40	40	29,33	600	43,33	69,33
F18a	Faz. Alto Jaurú	I	15°27'19"	58°33'14"	0	0	1	40	201	129,4	556	63,80	64,66
F19a	Faz. Alto Jaurú	I	15°26'31"	58°35'52"	1	0	0	60	318	15,73	756	49,25	53,50
F19b	Faz. Alto Jaurú	I	15°26'3"	58°35'32"	1	0	0	60	318	15,73	756	42,52	69,66
F20a	Faz Bandeirante	A	15°23'28"	58°24'54"	0	0	0	40	96	244,5	556	33,36	64,83
F21a	Faz Bandeirante	A	15°23'6"	58°26'0"	0	0	1	28	53	244,5	556	39,36	69,50
F22a	Faz Bandeirante	A	15°22'12"	58°26'2"	0	1	0	40	138	326,5	590	33,85	67,83
F22b	Faz Bandeirante	A	15°22'11"	58°26'22"	0	1	1	40	138	240,4	590	47,00	65,75
F23a	Faz. Sta. Helena	MO	15°36'3"	57°57'45"	1	0	0	23	43	161,4	790	21,00	35,66
F24a	Faz. Sta. Helena	MO	15°36'39"	57°58'49"	1	1	0	27	45	83,83	790	32,20	46,83
F25a	Faz. Sta. Helena	MO	15°37'1"	57°57'56"	1	1	0	20	97,53	148,2	790	26,26	52,50
F25b	Faz. Sta. Helena	MO	15°36'35"	57°58'11"	1	1	0	20	97,53	148,2	790	31,08	57,75
F26a	Faz Sudam	A	15°15'22"	58°27'8"	0	0	1	20	4825	22,27	707	59,78	73,50
F26b	Faz Sudam	A	15°15'45"	58°26'19"	0	0	1	20	4825	22,27	790	47,75	69,66

Resultados

Efeitos do isolamento, redução da área e modificação do habitat na riqueza, abundância e biomassa

No total foram coletadas 101 espécies e 40.745 indivíduos. Quanto a capacidade de dispersão, 23 espécies (12.124 indivíduos) foram classificadas como especialistas em florestas e 26 espécies (25.889 indivíduos) como generalistas de habitat (Tabela 2).

O melhor modelo para explicar a riqueza total de espécies foi composto pelas variáveis Pb+Pa+Tf+Id (positivo) e Fg+Ds (negativo) ($R^2_{adj} = 0,57$; $w = 0,10$) (Tabela 3). Para a riqueza das espécies especialistas o melhor modelo foi composto pelas variáveis Pa+Tf (positivo) e Fg+Is (negativo) ($R^2_{adj} = 0,49$; $w = 0,17$). As espécies generalistas apresentaram melhor ajuste do modelo ($R^2_{adj} = 0,62$; $w = 0,25$), que foi composto pelas variáveis Pb+Pa+Id (positivo) e Ds (negativo) (Tabela 3). Quando analisado o efeito separadamente do Tf ($F = 12,74$; $gl = 46$; $R^2 = 0,21$; $P < 0,01$, Fig. 2) e do Is ($F = 4$; $gl = 46$; $R^2 = 0,08$; $P < 0,05$, Fig. 3) estes apresentaram efeito apenas para as espécies especialistas com relação positiva e negativa, respectivamente.

Para abundância total o melhor modelo foi composto pelas variáveis Pb+Id+Pa (positivo) e Ds (negativo) ($R^2_{adj} = 0,37$; $w = 0,20$). Para a abundância das espécies especialistas o melhor modelo apresentou Pa (positivo) e Fg (negativos) ($R^2_{adj} = 0,35$; $w = 0,09$). O segundo modelo acrescenta Tf com relação positiva ($R^2_{adj} = 0,38$; $w = 0,07$) (Tabela 2). Para a abundância das espécies generalistas o melhor modelo foi composto pelas Pb+Id+Pa (positivo) e Ds (negativo) ($R^2_{adj} = 0,70$; $w = 0,32$). O segundo melhor modelo acrescenta Tf com efeito negativo ($R^2_{adj} = 0,70$; $w = 0,13$) (Tabela 2). O Tf teve efeito, isoladamente, apenas sobre a abundância de especialistas ($F = 10,1$; $gl = 46$; $R^2 = 0,18$; $P < 0,01$, Fig. 2). O Is não apresentou efeito significativo, porém influenciou na redução das espécies especialistas e aumento das espécies generalistas (Fig. 3).

Para biomassa total, a Id apresentou o maior poder de explicação ($R^2_{adj} = 0,22$; $w = 0,12$). O segundo e terceiro modelo acrescentam Fg (negativo) e Pb (positivo) para biomassa respectivamente (Tabela 3). Para biomassa das especialistas a variável Pa apresentou efeito positivo e Fg negativo ($R^2_{adj} = 0,29$; $w = 0,44$). O melhor modelo para biomassa das generalistas apresentou Ds (negativo) e Pb+Pa+Id (positivo) ($R^2_{adj} = 0,51$; $w = 0,16$). O Tf separadamente aumentou a biomassa das espécies especialistas ($F = 4,29$; $gl = 46$; $R^2 = 0,08$; $P < 0,04$, Fig. 2) e o Is dos fragmentos aumentou a biomassa das espécies generalistas ($F = 4,11$; $gl = 46$; $R^2 = 0,08$; $P < 0,05$, Fig. 3).

		Fragmentos																									
Espécies	BM	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
<i>Oxysternon conspicillatum</i> Weber, 1801	E 0,6089		1					2	2	8	4	23	3	4		2	19	7	15	21	63	112	184	6	4	2	9
<i>Oxysternon palemo</i> Castelnau, 1840	- 0,218	1																									
<i>Oxysternon silenus</i> (Laporte, 1840)	E 0,1662	8	1		2					1		2	1	3			2	3	1	1	1	1	1				
<i>Phanaeus cambeforti</i> Arnaud, 1982	E 0,1935							1													14	6	5			1	
<i>Phanaeus chalconelas</i> (Perty, 1830)	E 0,2295								1				1						2			2	2				1
<i>Phanaeus palaeno</i> Blanchard, 1843	- 0,1043	1																									
<i>Phanaeus sororibispinus</i> Edmonds e Zidek, 2012	- 0,168							1				2															
<i>Scybalocanthon aereus</i> (Schmidt, 1922)	- 0,0232										1																
<i>Scybalocanthon uniplagiatus</i> (Schmidt, 1922)	- 0,0237				6				2	1		31	37	44		1	2					4	17				
<i>Sulcophanaeus faunus</i> (Fabricius, 1775)	- 23,392										4									1							
<i>Sylvicanthon</i> sp.1	- 0,0209	1	3		97	1	5		9			81	89	72		23	1		1		15	81	93				81
<i>Trichillum externepunctatum</i> Borre, 1886	G 0,0032					8	1	1	485	2							86		38	7		2		82	10	143	
<i>Uroxys</i> sp.1	- 0,0042		198				8		101	17	9	20	10	3			1	1			5	12	5		7		
<i>Uroxys</i> sp.2	- 0,0031	6							142	593	132	1			1	82								84	13	46	
<i>Uroxys</i> sp.3	- 0,0047	6														1							6				

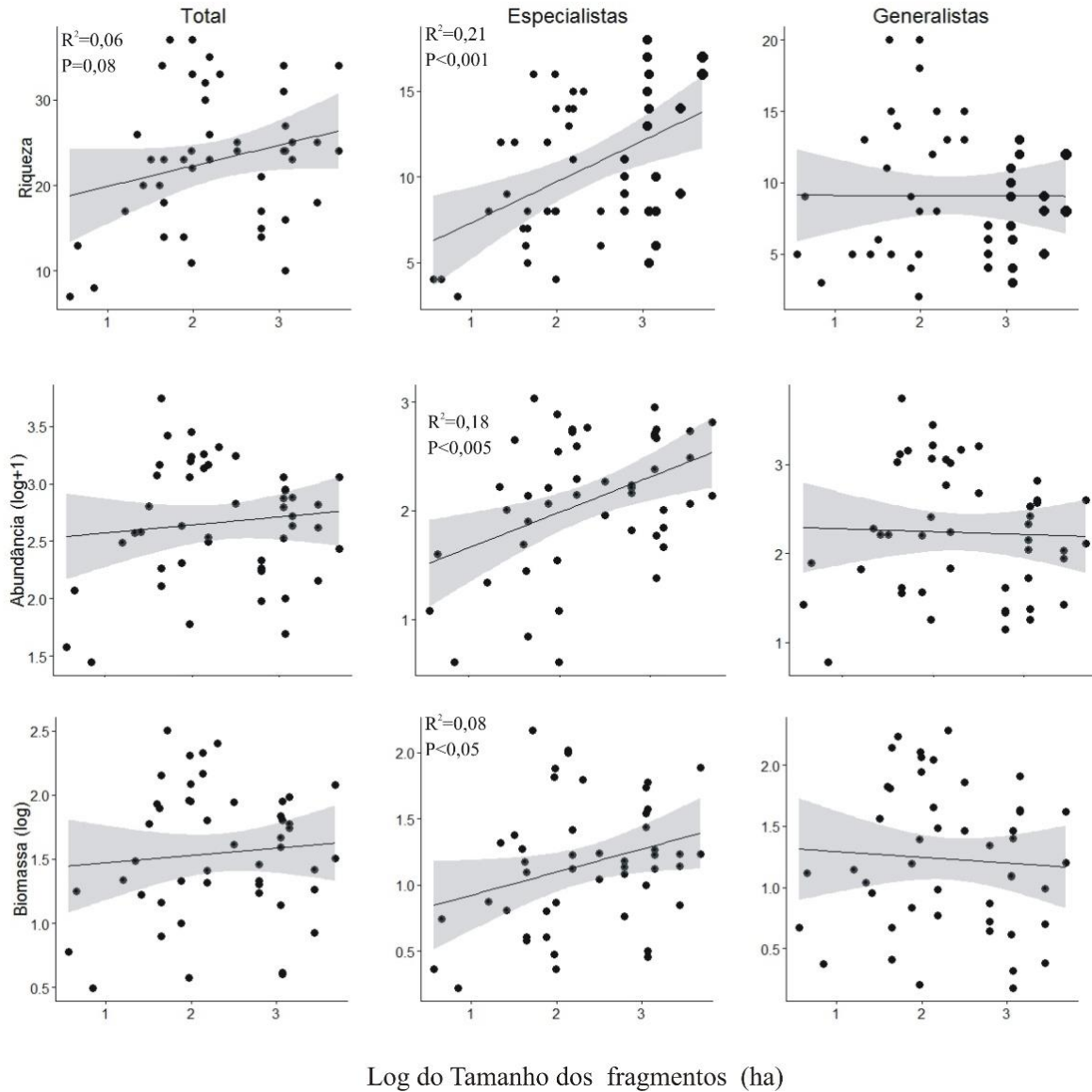
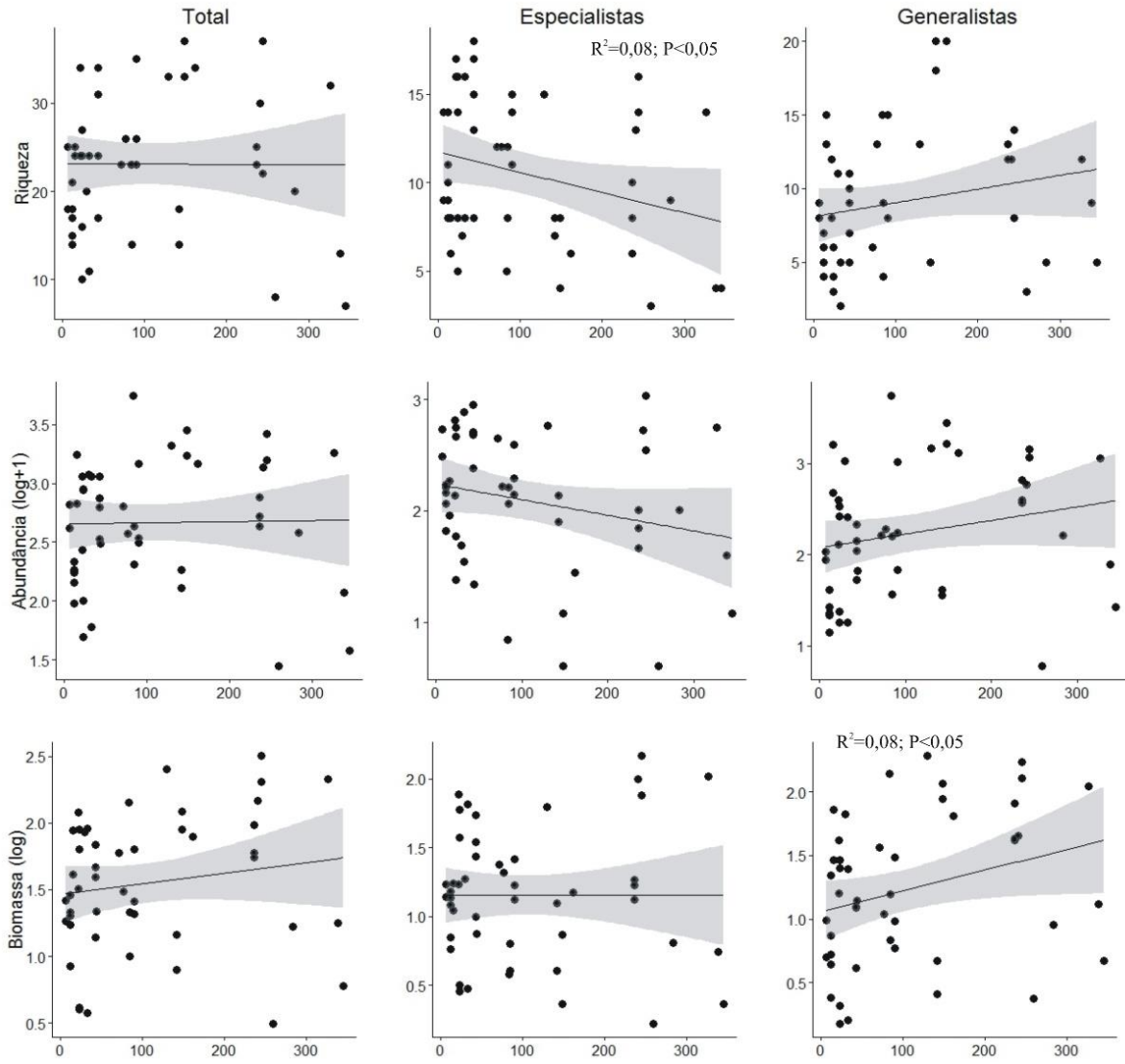


Figura 2 Efeitos do tamanho do fragmento na riqueza, abundância e biomassa de Scarabaeinae. Análises realizadas para os dados totais e para as espécies especialistas e generalistas. Dados coletados em 48 parcelas distribuídas em 26 fragmentos de floresta estacional no sul da região Amazônica.



Isolamento na paisagem

Figura 3 Efeitos do isolamento dos fragmentos na paisagem sobre a riqueza, abundância e biomassa de Scarabaeinae. Análises realizadas para os dados totais e para as espécies especialistas e generalistas. Dados coletados em 48 parcelas distribuídas em 26 fragmentos de floresta estacional no sul da região Amazônica.

Tabela 3 Seleções de modelos baseados em AICc para riqueza, abundância e biomassa de Scarabaeinae. O Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) usou as parcelas como fator aleatório. Foram utilizadas 48 parcelas distribuídas em 26 fragmentos de floresta estacional semidecidual no extremo sul da região Amazônica

	R. M.	Modelo	R ² adj	K	AICc	Δ	w	wi		
Riqueza	Total	1	Pb+Ds*+Fg*+Id+Pa+Tf	0,57	8	347,1	0	0,10	0,10	
		2	Pb+Ds*+Id+Pa+Tf	0,54	7	347,4	0,34	0,08	0,19	
		3	Pb+Ab*+Ds*+Fg*+Id+Pa+Tf	0,59	9	347,8	0,65	0,07	0,26	
	4	Pb+Ab*+Ds*+Id+Pa+Tf	0,56	8	348	0,82	0,06	0,33		
	5	Pb+Ds*+Fg*+Id+Pa	0,53	7	348,1	0,96	0,06	0,4		
	6	Pb+Ds*+Fg*+Id+Is+Pa	0,56	8	348,4	1,23	0,05	0,45		
	7	Pb+Ab*+Ds*+Fg*+Id+Pa	0,55	8	348,9	1,79	0,04	0,40		
	8	Ds*+Fg*+Id+Pa	0,49	6	349,3	2,12	0,03	0,53		
	Especialistas	1	Fg*+Is*+Pa+Tf	0,49	6	259,5	0	0,17	0,17	
		2	Fg*+Pa+Tf	0,46	5	259,6	1,01	0,06	0,23	
		3	Ds+Fg*+Is*+Pa	0,482	6	260,5	1,91	0,04	0,27	
	4	Pb*+Fg*+Is*+Pa	0,487	6	261	2,39	0,03	0,31		
	Generalistas	1	Pb+Ds*+Id+Pa	0,62	6	260,7	0	0,25	0,25	
		2	Pb+Sb*+Ds*+Id+Pa	0,63	7	262	1,28	0,13	0,39	
		3	Pb+Ds*+Id+Is+Pa	0,62	7	263	2,54	0,07	0,46	
Abundância	Total	1	Pb+Ds*+ Id+Pa	0,37	7	736,9	0	0,20	0,20	
		2	Pb+Ds*+Fg*+Id+Pa	0,38	8	739,2	2,31	0,06	0,26	
		3	Pb+Ab*+Ds*+Id+Pa	0,37	8	739,7	2,75	0,05	0,31	
	Especialistas	1	Fg*+Pa	0,35	5	616,7	0	0,09	0,09	
		2	Fg*+Pa+Tf	0,38	6	617,2	0,48	0,07	0,16	
		3	Pb*+Fg*+Pa	0,37	6	617,7	0,99	0,05	0,22	
	4	Fg*+Is*+Pa	0,37	6	617,8	1,14	0,05	0,27		
	5	Fg*+Id+Pa	0,36	6	618,2	1,56	0,04	0,31		
	6	Fg*+Id+Is*+Pa	0,40	7	618,5	1,81	0,03	0,35		
	7	Fg*+Id+Pa+Tf	0,39	7	618,7	2,00	0,03	0,38		
	Generalistas	1	Pb+Ds*+Id+Pa	0,70	7	659	0	0,32	0,32	
		2	Pb+Ds*+Id+Pa+Tf*	0,709	8	660,7	1,72	0,13	0,46	
		3	Pb+Ds*+Id+Is+Pa	0,702	8	661,4	2,45	0,095	0,55	
	Biomassa (log)	Total	1	Id	0,22	4	156	0	0,12	0,12
			2	Fg*+Id	0,26	6	157	0,81	0,08	0,20
3			Pb+Id	0,26	5	157,2	1,03	0,07	0,27	
4		Id+Pa	0,25	5	157,9	1,25	0,06	0,34		
5		Pb+Fg*+Id	0,30	6	157,8	1,66	0,05	0,39		
6		Ds*+Id+Pa	0,39	6	158,1	1,95	0,04	0,44		
Especialistas		1	Fg*+Pa	0,29	5	144,6	0	0,44	0,44	
		2	Pb*+Fg*+Pa	0,30	6	147	2,7	0,11	0,55	
Generalistas		1	Pb+Ds*+Id+Pa	0,51	7	163,3	0	0,17	0,17	
		2	Ds*+Id+Pa	0,45	6	164,3	1,09	0,10	0,27	
		3	Pb+Id	0,32	5	164,4	1,13	0,10	0,37	
		4	Pb+Ds*+Fg*Id+Pa	0,53	8	165	2,01	0,06	0,44	

Legenda das variáveis usada no modelo: variáveis ambientais locais: Ds = cobertura do dossel; Ab = área basal; Pb = presença de gado na parcela; Pa = presença de corpo d'água na parcela; Fg = ocorrência de fogo nos últimos cinco anos. Variáveis do âmbito da paisagem: Tf = tamanho do fragmento (ha); Id = idade do fragmento (anos), Is = índice de isolamento.

RM = Ranque dos melhores modelos; R^2_{adj} = adequação dos dados ao modelo; K = número de parâmetros usados em cada modelo; AICc = valor de AIC corrigido para amostras pequenas; Δ = diferença entre os valores de AICc; w = peso do critério de Akaike; w_i peso de Akaike acumulado (w_i); * variáveis com efeito negativo no modelo.

Efeitos espaciais em diferentes escalas sobre as espécies generalistas e especialistas de habitat

No total, foram gerados 48 PCNMs que representam o padrão espacial das parcelas. Destes, 17 apresentaram efeito na variação da composição de Scarabaeinae (Apêndice S1). O PCNM 1 capturou a variação entre as duas grandes regiões estudadas e formou dois grupos distintos separando as regiões de Tangará da Serra e Araputanga, podendo ser interpretado e utilizado como uma variável biogeográfica na distribuição das espécies. O PCNM 1 explicou 33% da variação das espécies generalistas e 13% das especialistas (Apêndice S1). O efeito biogeográfico deve-se a grande quantidade de espécies exclusivas, 21 para a região de Tangará da Serra e 19 para Araputanga. Entre as espécies que influenciaram no efeito biogeográfico, as espécies *Dichotomius cuprinus*, *Ateuchus* aff. *latus*, *Ateuchus* aff. *semicribratus* e *Canthidium pinotoides* ocorreram apenas na região de Araputanga. Dentre os fragmentos estudados nesta região, os fragmentos F23, F24 e F25 são as áreas de coleta mais ao sul e apresentaram forte influência de áreas de Cerrado e de Chaco. Esses fragmentos apresentaram sete espécies exclusivas: *Anomiopus* sp.1, *Canthidium* sp.12, *Canthidium* sp.15, *Deltochilum* aff. *crenulipes*, *Coprophanæus spitzzi*, *Dichotomius lycas*, *Dichotomius opacipennis*.

O PCNM 3 capturou a variação em meso-escala na região de Tangará da Serra e formou dois grupos: o primeiro composto pelos fragmentos um a seis, e o segundo formado pelos fragmentos sete à 15. O PCNM 4 capturou a variação em meso-escala na região de Araputanga, com destaque aos fragmentos 23, 24 e 25 e explicou 4 e 6% da variação para as espécies especialistas e generalistas respectivamente. Os demais PCNMs representaram variações em meso e microescala com diferentes efeitos sobre a variação na composição de especialistas e generalistas (Apêndice S1)

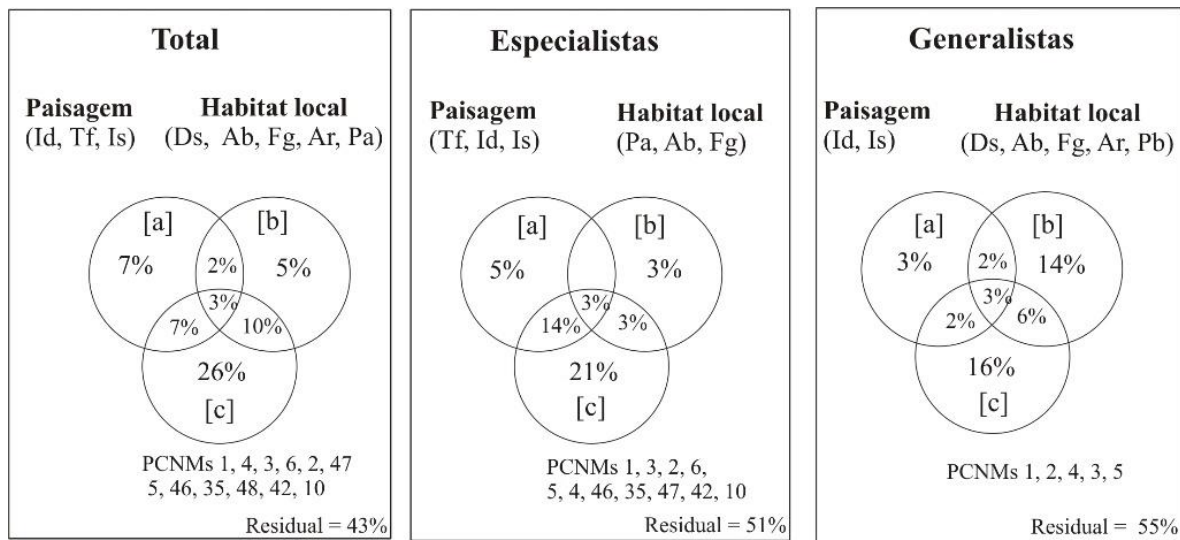
Particionamento da variância: importância das variáveis ambientais e espaciais

Aproximadamente 57% da variação da composição total de Scarabaeinae foi explicada pela junção das variáveis da paisagem, variáveis ambientais locais e os preditores espaciais. Para os dados totais os preditores espaciais (fração [c]) apresentaram maior poder de

explicação, seguido das variáveis da paisagem (fração [a]) e ambientais locais (fração [b]) (Fig. 5). Os preditores espaciais também apresentaram maior poder de explicação para a variação na composição das espécies especialistas (21%, PCNMs 1, 3, 2, 6, 5, 4, 46, 35, 47, 42, 10), seguido das variáveis da paisagem (5%, Tf, Id, Is) e variáveis ambientais locais (3%, Pa, Ab, Fg) (Ver Apêndice S2 e S3 para resultados dos modelos de seleção de variáveis). Os preditores espaciais explicaram 16% da variação da composição das espécies generalistas (PCNMs 1, 2, 6, 3, 5) e foram selecionados apenas os primeiros PCNMs que representaram variações espaciais em maior escala. As variáveis ambientais locais explicaram 14% (Ds, Ab, Fg, Ar, Pb) da variação na composição de espécies generalistas, enquanto que as variáveis da paisagem explicaram apenas 2,5% (Id, Is) (Fig. 5).

A configuração entre os preditores espaciais e a porção compartilhada entre paisagem e espaço (fração [c+f]) explicou 35% da variação na composição de espécies especialistas e 18% da variação das espécies generalistas. Já a configuração entre as variáveis da paisagem e a porção compartilhada com o espaço (fração [a+f]) explicou 19% para espécies especialistas e 4% para generalistas (Fig. 6). Por outro lado, a configuração entre as variáveis do habitat e os preditores espaciais (fração [b+e]) explicou 20% para generalistas e 6% para especialistas e a configuração entre as variáveis do habitat mais a explicação compartilhada com paisagem (fração [b+d]) explicou 16% para generalistas e apenas 3% para especialistas (Fig. 6).

Todas as frações apresentaram efeito significativo por permutação de Monte-Carlo, exceto as variáveis da paisagem (fração [a]) para as espécies generalistas (Tabela 4), o que demonstra a não importância dessas variáveis para a composição dessas espécies.



Valores > 0,05 não demonstrados

Figura 5 Resultados do particionamento da variância para as espécies de Scarabaeinae. Resultados baseados em Análise de Redundância Parcial (RDAP). Valores demonstrados são os R^2 ajustados. Análises realizadas para os dados totais e para as espécies especialistas e generalistas separadamente. Dados coletados em 48 parcelas distribuídas em 26 fragmentos de floresta estacional semidecidual no sul da região Amazônica.

Legenda

Variáveis formadoras do habitat local: Ds = cobertura do dossel; Ab = área basal; Pb = Presença de gado; Pa = Presença de corpo d'água na parcela; Fg = ocorrência de fogo nos últimos cinco anos; Ar = proporção de areia no solo.

Variáveis formadoras da paisagem: Tf = área do fragmento (ha), Is = isolamento do fragmento, Id = Tempo de isolamento do fragmento.

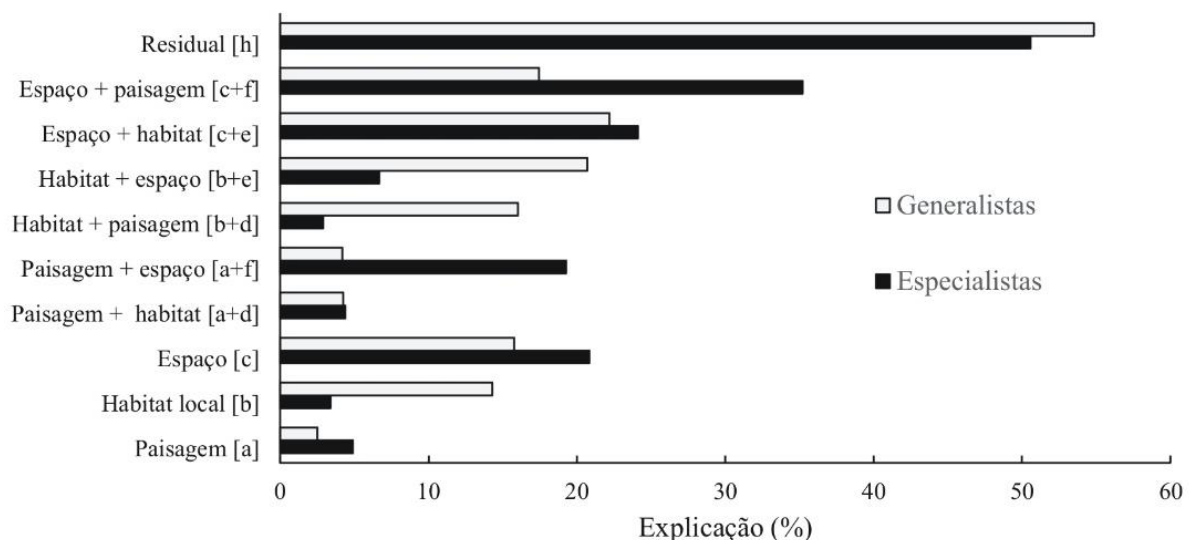


Figura 6 Porcentagens de explicação das frações da RDAP para Scarabaeinae especialistas (barras pretas) e generalistas (barra cinzas) coletados em 48 parcelas distribuídas em 26 fragmentos de floresta estacional semidecidual no sul da Amazônia brasileira, sudoeste de Mato Grosso, Brasil.

Tabela 4. Resultados da Análise de Particionamento de Variância (RDAP), com os dados para todas as espécies (Total) e para as espécies especialistas e generalistas. Valores demonstrados, R^2 Ajustado (R^2_{adj}), valores correspondentes P e F baseado em permutação de Monte-Carlo com 1.000 randomizações para cada fração da RDAP.

Fração	Matriz utilizada	Dados totais		Especialistas		Generalistas	
		R^2_{adj}	F	R^2_{adj}	F	R^2_{adj}	F
[a+d+f+g]	Paisagem	0,188	4,62**	0,219	5,39**	0,087	3,23**
[b+d+e+g]	Habitat	0,200	3,21**	0,093	2,6**	0,252	4,16**
[c+e+f+g]	Espaço	0,434	4**	0,416	3,57**	0,266	3,84**
[a+b+d+e+f+g]	Paisagem + Habitat	0,341	3,83**	0,286	4,13**	0,294	3,79**
[a+c+d+e+f+g]	Paisagem + espaço	0,519	4,38**	0,460	3,5**	0,309	3,62**
[b+c+d+e+f+g]	Habitat + espaço	0,500	3,68**	0,445	3,35**	0,426	4,17**
[a+b+c+d+e+f+g]	Paisagem+Habitat+espaço	0,568	4,09**	0,494	3,41**	0,452	3,97**
[a] (só paisagem)	Paisagem Habitat+ espaço	0,068	2,08**	0,049	1,99**	0,025	1,23
[b] (só habitat)	Habitat Paisagem + espaço	0,049	1,66**	0,034	1,69**	0,143	3,14**
[c] (só espaço)	Espaço Paisagem + Habitat	0,228	2,94**	0,208	2,19**	0,158	2,91**
[e]		0,104		0,033		0,064	
[f]		0,072		0,144		0,017	
[g]		0,031		0,031		0,028	
[h] (Residual)	Residuais	0,432		0,506		0,548	
[a+d]	Paisagem espaço	0,085		0,044		0,042	
[a+f]	Paisagem habitat	0,140		0,193		0,042	
[b+d]	Habitat espaço	0,066		0,029		0,160	
[b+e]	Habitat paisagem	0,152		0,067		0,207	
[c+e]	espaço paisagem	0,331		0,241		0,222	
[c+f]	espaço habitat	0,299		0,352		0,175	

[a+d+f+g] fração baseada na matriz com as variáveis de paisagem;

[b+d+e+g] fração baseada na matriz com variáveis do habitat local;

[c+e+f+g] fração baseada na distância entre as parcelas (espaço, eixos de PCNMs);

[a] variância explicada somente pelas variáveis da paisagem;

[b] variância explicada somente pelas variáveis do habitat local;

[c] variância explicada somente pelo espaço;

[h] variância residual;

[a+d] variância explicada pela paisagem mais interação com o habitat sem o efeito do espaço;

[a+f] variância explicada pela paisagem mais interação com o espaço sem o efeito do habitat;

[b+d] variância explicada pelo habitat com interação com a paisagem sem efeito do espaço;

[b+e] variância explicada pelo habitat local mais interação com o espaço sem efeito da paisagem;

[c+e] variância explicada pelo espaço com interação com o habitat sem efeito da paisagem;

[c+f] variância explicada pelo espaço mais interação com a paisagem sem efeito do habitat local.

*Significativo a 0,05

**Significativo a 0,01

*** Significativo a 0,001

Discussão

Este estudo com Scarabaeinae neotropicais aborda os efeitos da fragmentação e da modificação do habitat, utilizando preditores espaciais para analisar as respostas dos besouros com diferentes capacidades de dispersão pela matriz. A separação das espécies em especialistas em florestas e generalistas de habitat possibilitou melhor compreensão dos efeitos da fragmentação e da modificação do habitat na riqueza, abundância e variação da composição de espécies. Isso possibilitou melhor interpretação dos resultados e permitiu a formulação de previsões dos efeitos da fragmentação. Nessa discussão iremos focar, principalmente, nas diferentes respostas que as espécies especialistas e generalistas apresentaram diante das análises realizadas.

Efeitos do isolamento, perda e estrutura do habitat na riqueza, abundância e biomassa

O efeito negativo da redução da área e do isolamento na riqueza e na abundância de Scarabaeinae já é bem registrado na literatura (Klein, 1989; Estrada *et al.*, 1999; Hingrat & Feer, 2002; Andresen, 2003; Feer & Hingrat, 2005; Nichols *et al.*, 2007; Filgueiras *et al.*, 2011). Porém, nossos resultados demonstram que os efeitos da fragmentação estão relacionados principalmente com a capacidade de transposição da matriz. Como constatado, as espécies generalistas são menos sensíveis que as especialistas aos efeitos da fragmentação, devido a capacidade de transpor a matriz e manter a conectividade entre os fragmentos (Tscharrntke *et al.*, 2002; Öckinger *et al.*, 2012). Isto é evidenciado com as diferentes respostas apresentadas pelas espécies especialistas e generalistas aos efeitos do isolamento, da redução da área e da modificação das variáveis formadoras do habitat.

O tamanho do fragmento apresentou efeito positivo apenas para as espécies especialistas. Fragmentos maiores, de maneira geral, representam habitats mais bem conservados e com estrutura mais semelhante ao seu estado original (floresta semidecidual). Essas características permitem a existência de habitats favoráveis para as espécies nativas de florestas e a manutenção dessas comunidades. Fragmentos maiores também são capazes de manter maior diversidade de mamíferos, principalmente de médio e grande porte (Michalski & Peres, 2005; Canale *et al.*, 2012) e, por consequência, permite a coexistência de maior diversidade de Scarabaeinae (Culot *et al.*, 2013; Nichols *et al.*, 2013b). Além disso, esses fragmentos disponibilizam maior diversidade de habitat e recursos alimentares secundários,

como carcaças (de vertebrados e invertebrados) e fezes de aves e répteis, o que permite maior diversidade de Scarabaeinae por parcela amostrada.

Nossos resultados demonstram que o isolamento dos fragmentos na paisagem exerce efeito negativo apenas na riqueza de especialistas. O isolamento é considerado um dos melhores preditores para a riqueza de espécies em fragmentos (Fahrig, 2013), e apresenta relação negativa com a riqueza de espécies para diversos grupos (Uezu *et al.*, 2005; Öckinger *et al.*, 2012), principalmente para os intolerantes a matriz (Pardini *et al.*, 2005; Estavillo *et al.*, 2013). As espécies generalistas de habitat não são afetadas pelo isolamento devido a capacidade de transpor a matriz e manter a dinâmica de colonização e recolonização (Bender & Fahrig, 2005; Åström & Pärt, 2013; Estavillo *et al.*, 2013).

Já a incapacidade das espécies especialistas em transpor a matriz ocasiona o seu isolamento na paisagem, o que pode levar a redução da população, com consequente aumento da estocasticidade genética, demográfica e ambiental (Lande, 1988; Etienne *et al.*, 2004; Berry *et al.*, 2005). Esses fatores contribuem para o aumento da possibilidade de extinção local (Burkey & Reed, 2006; Estavillo *et al.*, 2013). Para diversas espécies a permeabilidade da matriz e a conectividade da paisagem são mais relevantes que o tamanho do fragmento isoladamente (Umetsu *et al.*, 2008; Tabarelli *et al.*, 2010; Tschardtke *et al.*, 2012). A redução da área, a fragmentação e suas implicações podem ter levado as espécies especialistas à extinção local. Espécies incapazes de transpor a matriz, reduzem suas populações e apresentam maiores taxas de extinção em fragmentos isolados (Antongiovanni & Metzger, 2005), principalmente devido as alterações como efeito de borda e espécies invasoras (Tschardtke *et al.*, 2002; Laurance *et al.*, 2011).

A permanência das populações na paisagem só será assegurada por meio da dispersão de indivíduos das diferentes subpopulações. A dispersão permite que fragmentos que anteriormente tenham sofrido extinções locais sejam recolonizados. Isso promove o equilíbrio entre extinções e recolonização de fragmentos e promove a manutenção a longo prazo da diversidade regional (Clobert *et al.*, 2004; Etienne *et al.*, 2004; Gaggiotti & Hanski, 2004). As espécies generalistas conseguem usar a matriz como habitat secundário, fazendo com que estas populações permaneçam em paisagens fragmentadas (Öckinger *et al.*, 2012). Assim, essas espécies, por tolerarem a matriz e apresentarem maior capacidade de dispersão, são capazes de permanecer e dominar fragmentos menores e mais isolados. As espécies especialistas de habitat tendem a reduzir nos fragmentos menores e com maior tempo de isolamento (Huxel & Hastings, 1998), o que favorece a estabilização das espécies generalistas.

A penetração de gado (Pb) causa desestruturação da vegetação dos fragmentos, principalmente do sub-bosque, devido ao pastejo e quebra de plântulas (Belsky & Blumenthal, 1997). A presença do gado também aumenta a compactação do solo que dificulta o processo de regeneração da vegetação. Tais alterações levam a modificações microclimáticas (aumento da temperatura e insolação e redução da umidade). Especificamente, neste trabalho, a presença de gado e a abertura do dossel aumentaram a riqueza, abundância e biomassa das espécies generalistas. Isso evidencia que o processo de abertura dos fragmentos (savanização) devido a redução de árvores grandes, raleamento da vegetação e abertura do dossel. Esses fatores propiciam habitats mais adequados para as espécies generalistas e especialistas de áreas abertas que utilizam os fragmentos depauperados como habitat secundário. Dentre as espécies generalistas de habitat *Ateuchus* aff. *semicribratus*, *Canthidium pinotoides*, *Canthidium* sp.1, *Dichotomius carbonarius*; *Dichotomius lycas*; *Dichotomius nisus*; *Genieridium cryptops*; *Onthophagus* aff. *hirculus*; *Trichillum externepunctatum* e *Uroxys* sp.2 apresentaram aumento expressivo de sua abundância em parcelas com presença de gado. Por outro lado, todas as especialistas apresentaram menor abundância nessas condições (Tabela 4).

A ocorrência, principalmente de *Dichotomius carbonarius*, *Dichotomius lycas*, *Dichotomius nisus* e *Dichotomius bos* explica o efeito positivo da presença de gado (Pb) no aumento da biomassa de espécies generalistas. Essas espécies são especialistas de áreas abertas, comumente encontradas em pastagens (Koller *et al.*, 2007; Louzada & Silva, 2009) e estão associadas a fezes de bovinos (Marchiori *et al.*, 2003; Mendes & Linhares, 2006; Koller *et al.*, 2007).

A ocorrência de fogo é outro fator que proporciona o processo de abertura dos fragmentos (Barlow & Peres, 2008). O fogo ocasiona mortalidade de aves e mamíferos, principalmente de primatas (Peres *et al.*, 2003; Michalski & Peres, 2007), juntamente com os efeitos de borda, leva à mortalidade das árvores de grande porte (Peres, 1999; Laurance *et al.*, 2000) e influencia no crescimento e dominância de arbustos (Barlow & Peres, 2008). Esse processo tende a agravar-se com o tempo de isolamento, o que justifica o aumento da riqueza, da abundância e da biomassa das espécies generalistas nessas áreas. Essa variável também contribui para a extinção local dos Scarabaeinae especialistas, o que reduz a competição e disponibiliza mais habitat para as generalistas nos fragmentos com maior grau de perturbação.

Padrão da diversidade beta: possíveis processos geradores

O particionamento da variância (RDAP) permitiu analisar quais características formadoras do habitat influenciaram na mudança da composição de espécies considerando as

implicações espaciais inerentes ao aumento da diversidade beta (Dray *et al.*, 2012). A separação dos componentes espaciais e formadores do habitat sobre a diversidade beta permite melhor interpretação dos efeitos das variáveis ambientais nas comunidades espacialmente estruturadas (Logue *et al.*, 2011; Grönroos *et al.*, 2013; Heino, 2013). Essa modelagem da diversidade beta é uma boa ferramenta para o entendimento dos processos geradores dos padrões de distribuição das espécies (Anderson *et al.*, 2011). Porém, ela ainda é pouco utilizada para a modelagem da diversidade beta de Scarabaeinae (Louzada *et al.*, 2010; Silva & Hernández, 2014, 2015). Uma das críticas ao modelo é que as variáveis escolhidas podem não representar as variáveis importantes para as espécies em questão, gerando assim resultados equivocados ou ruídos na interpretação dos dados (Gilbert & Bennett, 2010).

Silva & Hernández (2014, 2015) demonstraram que as heterogeneidades ambientais apresentam grande importância para diversidade beta dos Scarabaeinae em diferentes escalas espaciais. Porém, em escalas intermediária, os efeitos espaciais apresentam maior implicação sobre a diversidade beta que as variáveis ambientais locais. Essa dependência da importância dos efeitos espaciais com a escala de estudo é comum para as comunidades espacialmente estruturadas (Vellend *et al.*, 2014). Porém, nossos resultados demonstram que filtros ambientais (variáveis da paisagem + variáveis ambientais locais) e os filtros espaciais (PCNMs) exerceram efeitos distintos sobre a variação na composição de espécies de Scarabaeinae. Isso evidencia que os processos que geraram o atual padrão de distribuição das espécies estão relacionados as respostas das mesmas aos fatores determinísticos formadores do habitat e a processos puramente espaciais. As respostas a esses filtros estão relacionadas à capacidade das espécies em tolerar as modificações no habitat, principalmente modificações bruscas como substituição de florestas por pastagens.

Para as espécies especialistas, as variáveis da paisagem apresentaram maior contribuição que as variáveis ambientais locais. Isso fica evidente com a maior proporção de explicação compartilhada entre o espaço e a paisagem demonstrando que o tamanho, a idade e o isolamento na paisagem, juntamente com a distância entre os fragmentos, são os principais responsáveis pela mudança na composição das espécies.

Os efeitos das variáveis ambientais locais sobre os Scarabaeinae são bem discutidos (Nichols *et al.*, 2007; Davis *et al.*, 2008; Gardner *et al.*, 2008; Hernández & Vaz-de-Mello, 2009; Almeida & Louzada, 2009; Louzada *et al.*, 2010; Silva *et al.*, 2010, 2014, Hernández *et al.*, 2014, 2015). Contudo, nossos resultados demonstram que a variação espacial também influencia a diversidade beta e que os filtros em maior escala (Paisagem) são mais importantes que os filtros locais (habitat local) para as espécies especialistas. Esse resultado remete ao

conceito de “classificação das espécies” (*species sorting*) atrelado ao conceito Hutchinsoniano de nicho (Leibold *et al.*, 2004; Winegardner *et al.*, 2012), que é o modelo mais adequado para explicar o padrão de diversidade regional de comunidades contendo espécies com baixa capacidade de dispersão (Tscharrntke *et al.*, 2012). Silva e Hernández (2015) demonstraram que o modelo de *species sorting* é o mais adequado para explicar o padrão de metacomunidades em áreas de Mata Atlântica no sul do Brasil. Isso evidencia que os filtros ambientais exercem importante influência na estruturação das metacomunidades dos Scarabaeinae.

Por outro lado, o modelo mais adequado para a explicação do padrão de diversidade beta das espécies generalistas (principalmente das especialistas em áreas abertas) é o modelo de dinâmica de fonte sumidouro (ver *mass effects* em Leibold *et al.*, (2004)). Podemos inferir, que as áreas de Cerrado, que circundam os fragmentos, são a fonte de indivíduos que migram para os fragmentos e dependendo das condições locais podem ou não estabelecer uma população viável. Entre as variáveis locais a abertura do dossel (Ds) e a presença de gado (Pb) apresentaram maior contribuição para a ocorrência das espécies generalistas nos fragmentos, o que comprova o oportunismo dessas espécies quanto a utilização dos fragmentos depauperados como habitat. Silva e Hernández (2015) argumentam que locais próximos podem apresentar alta troca de espécies de Scarabaeinae, favorecendo a estruturação das metacomunidades por *mass effects*. Porém, a carência de dados sobre a capacidade de distribuição das espécies é um dificultador para testar tais hipótese. Aqui, demonstramos que a identificação e separação das espécies quanto a capacidade de migrar pela matriz pode ser utilizada como um substituto (*proxy*) da capacidade de dispersão nos modelos de metacomunidade para paisagens florestais fragmentadas.

Com isso, podemos inferir que as espécies generalistas são capazes de colonizar e viver em habitats subótimos, contribuindo para o aumento da diversidade beta regional nas florestas estacionais estudadas. As espécies com alta capacidade de dispersão são capazes de permanecer em mancha de habitat, mesmo que elas não possam manter uma população viável, desde que haja imigração suficiente de outras populações fontes (Tscharrntke *et al.*, 2012). Essa discussão, em parte, condiz com a afirmação de que metacomunidades apresentam dinâmicas complexas e que a separação entre espécies especialistas e generalistas de habitat possibilita uma melhor interpretação dessa dinâmica (Pandit *et al.*, 2009).

Contexto biogeográfico e implicações sobre os efeitos da fragmentação

Os fragmentos estudados são as áreas de florestas estacionais amazônicas mais ao sul que mantiveram conexões recentes com Florestas Amazônicas. Tais conexões foram

interrompidas a menos de 80 anos com o processo de fragmentação. As paisagens estudadas, além da influência amazônica, recebem influência do Cerrado e do Chaco (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010). A proximidade com áreas abertas influenciou no grande número de espécies generalistas com distribuição para áreas abertas. As paisagens com elevada variação natural (heterogêneas) selecionam espécies adaptadas a viverem em diferentes tipos de habitats (abertos e fechados). Assim, a resposta dos Scarabaeinae a fragmentação do habitat está ligada a fatores biogeográficos históricos e não somente a fatores ecológicos e antropogênicos. Davis *et al.*, (2000) demonstraram que espécies com distribuição biogeográfica mais ampla são mais abundantes em locais com alta heterogeneidade de habitat e sujeitas a modificações constantes, tendo também maior tolerância a substituição da floresta por áreas agrícolas.

A proximidade dos fragmentos com as áreas de Cerrado e de Mata Seca permitem a penetração de espécies generalistas de habitat e/ou especialista em áreas abertas através da pastagem. O processo de fragmentação e possível “savanização” dos fragmentos possibilita que espécies de áreas abertas utilizem estes fragmentos depauperados como habitat secundário ou como área de transição e ou forrageamento (espécies visitantes). Tal fato é evidenciado pela ocorrência de espécies consideradas especialistas em áreas abertas dentro dos fragmentos, principalmente nos menores, tais como *Canthidium pinotoides*, *Ontherus appendiculatus*, *Dichotomius bos*, *Dichotomius nisus*, *Genieridium cryptops* e *Trichillum externepunctatum*.

Conclusão

A separação entre espécies especialistas e generalistas demonstrou ser fundamental para o melhor entendimento dos efeitos da fragmentação e da modificação do habitat sobre as espécies de Scarabaeinae. Informações sobre a distribuição geográfica das espécies são essenciais para melhor compreensão dos efeitos da fragmentação sobre os mesmos, como sugerido por Nichols *et al.*, (2007). Esse refinamento da informação nos possibilita afirmar que: 1) apenas as espécies especialistas em florestas são afetadas negativamente pela redução do tamanho do fragmento e pelo aumento do seu isolamento na paisagem; 2) as espécies generalistas de habitat apresentam maior riqueza e abundância em fragmentos mais velhos e apresentam maior adaptabilidade a paisagem fragmentada e heterogênea.

Podemos concluir também que os padrões de diversidade beta das espécies de Scarabaeinae especialistas e generalistas foram gerados por processos distintos. As espécies

especialistas responderam aos processos de seleção ambiental (*species sorting*), principalmente em nível de paisagem, que influenciam na manutenção da qualidade do habitat. Por outro lado, a diversidade beta das espécies generalistas é mantida pela constante colonização das espécies das áreas abertas circunvizinhas (*mass effects*). Esses diferentes mecanismos selecionam as características distintas das espécies com forte processo de extinção local determinístico sobre as espécies especialistas em florestas (Püttker *et al.*, 2014).

Estudos que mesclam efeitos ecológicos locais e regionais e biogeográficos na busca pelo entendimento da composição das comunidades locais apresentam resultados mais robustos que estudos com perspectiva unicamente ecológica local/pontual (Davis *et al.*, 2000; Jenkins & Ricklefs, 2011; Ricklefs & Jenkins, 2011; Wiens, 2011). Tal abordagem permite entendimento da dinâmica das comunidades e das respostas das espécies as mudanças das variáveis ambientais (antropogênicas e/ou naturais) e espaciais em diferentes escalas (Hillebrand & Blenckner, 2002; Tschardtke *et al.*, 2012, Silva & Hernández, 2014, 2015). O entendimento desses fatores permitirá testar as teorias ecológicas (ex. metacomunidades) possibilitando melhor aplicação dessas teorias na conservação da biodiversidade (Heino *et al.*, 2014).

Agradecimentos

Os autores agradecem a Júlio Louzada, Lívia Audino, Vaneska Korasaki, Izaias Fernandes e Thiago J. Izzo pela ajuda nos modelos estatísticos e nas discussões. A Ricardo R.C. Solar e Malva I.M. Hernández pelas contribuições no manuscrito. A Fapemat pela ajuda financeira (Processo n. 756935/2011). A UNEMAT pela aporte logístico e liberação para qualificação. A Higor Vendrame, Lucas Sawaris e Alex M. Barbão pelo apoio no desenvolvimento dos trabalhos.

Referências

- Almeida, S.S.P. & Louzada, J.N.C. (2009) Estrutura da comunidade de Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) em fitofisionomias do cerrado e sua importância para a conservação. *Neotropical Entomology*, **38**, 32–43.
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L., & Sparovek G. (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, **22**, 711–728.
- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen,

- J.C., & Swenson N.G. (2011) Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology letters*, **14**, 19–28.
- Andresen, E. & Laurance, S.G.W. (2007) Possible indirect effects of mammal hunting on dung beetle assemblages in Panama. *Biotropica*, **39**, 141–146.
- Andresen, E. (2003) Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography*, **26**, 87–97.
- Antongiovanni, M. & Metzger, J. (2005) Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, **122**, 441–451.
- Åström, J. & Pärt, T. (2013) Negative and matrix-dependent effects of dispersal corridors in an experimental metacommunity. *Ecology*, **94**, 72–82.
- Barlow, J. & Peres, C.A. (2008) Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **363**, 1787–94.
- Bates, D., Mächler, M. Bolker, B. & Walker, S. (2014) Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. *Journal of Statistical Software*. arXiv:1406.5823v1
- Belsky, A.J., & Blumenthal, D.M. (1997) Effects of Livestock Grazing on Stand Dynamics and Soils in Upland Forests of the Interior West. Efectos del Pastoreo sobre la Dinamica de Arboles y Suelos en Bosques en el Altiplano del Occidente Interior. *Conservation Biology*, **11**, 315–327.
- Bender, D.J., & Fahrig, L. (2005) Matrix structure obscures the relationship between interpatch movement and patch size and isolation. *Ecology*, **86**, 1023–1033.
- Berry, O., Tocher, M.D., Gleeson, D.M., & Sarre, S.D. (2005) Effect of Vegetation Matrix on Animal Dispersal: Genetic Evidence from a Study of Endangered Skinks. *Conservation Biology*, **19**, 855–864.
- Blanchet, F.G., Legendre, P., & Borcard, D. (2008) Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, **89**, 2623–2632.
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2012) Numerical ecology with R. Springer, Washington.
- Borcard, D. & Legendre, P. (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, **153**, 51–68.
- Broadbent, E., Asner, G., Keller, M., Knapp, D., Oliveira, P., & Silva, J. (2008) Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. *Biological Conservation*, **141**, 1745–1757.
- Burkey, T.V., & Reed, D.H. (2006) The effects of habitat fragmentation on extinction risk : Mechanisms and synthesis. *Songklanakarin Journal of Science and Technology*, **28**, 9–37.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York.
- Canale, G.R., Peres, C.A., Guidorizzi, C.E., Gatto, C.A.F., & Kierulff, M.C.M. (2012) Pervasive defaunation of forest remnants in a tropical biodiversity hotspot. *PLoS one*, **7**, e41671.
- Chase, J.M. (2003) Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, **136**, 489–98.

- Clobert, J., Ims, R.A., & Rousset, F. (2004) Causes, mechanisms and consequences of dispersal. *Ecology, genetics, and evolution of Metapopulations* (ed. by I. Hanski and O.E. Gaggiotti), pp. 307–335. San Diego.
- Cochrane, M. A. (2001) Synergistic Interactions between Habitat Fragmentation and Fire in Evergreen Tropical Forests. *Conservation Biology*, **15**, 1515–1521.
- Cochrane, M.A. (2003) Fire science for rainforests. *Nature*, **421**, 913–919.
- Cottenie, K. & Meester, L. (2004) Metacommunity structure: synergy of biotic interactions as selective agents and dispersal as fuel. *Ecology*, **85**, 114–119.
- Cottenie, K. (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology letters*, **8**, 1175–82.
- Culot, L., Bovy, E., Vaz-de-Mello, F.Z., Guevara, R., & Galetti, M. (2013) Selective defaunation affects dung beetle communities in continuous Atlantic rainforest. *Biological Conservation*, **163**, 79–89.
- Dallacort, R., Martins, J.A., Inoue, M.H., Freitas, P.S.L., & Krause, W. (2010) Aptidão agroclimática do pinhão manso na região de Tangará da Serra, MT. *Revista Ciência Agronômica*, **41**, 373–379.
- Davis, A.J., Huijbregts, H., & Krikken, J. (2000) The role of local and regional processes in shaping dung beetle communities in tropical forest plantations in Borneo. *Global Ecology and Biogeography*, **9**, 281–292.
- Davis, A.L.V., Scholtz, C.H., & Deschodt, C. (2008) Multi-scale determinants of dung beetle assemblage structure across abiotic gradients of the Kalahari-Nama Karoo ecotone, South Africa. *Journal of Biogeography*, **35**, 1465–1480.
- Dray, S., Legendre, P., & Blanchet, F.G. (2014) packfor: Forward Selection with permutation (Canoco p.46). .
- Dray, S., Legendre, P., & Peres-Neto, P.R. (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling*, **196**, 483–493.
- Dray, S., Péliissier, R., Couteron, P., Fortin, M.-J., Legendre, P., Peres-Neto, P.R., Bellier, E., Bivand, R., Blanchet, F.G., De Cáceres, M., Dufour, A.-B., Heegaard, E., Jombart, T., Munoz, F., Oksanen, J., Thioulouse, J., & Wagner, H.H. (2012) Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs*, **82**, 257–275.
- Driscoll, D.O.N.A. & Weir, T.O.M. (2005) Beetle Responses to Habitat Fragmentation Depend on Ecological Traits, Habitat Condition, and Remnant Size. *Conservation Biology*, **19**, 182–194.
- Estavillo, C., Pardini, R., & Rocha, P.L.B. (2013) Forest loss and the biodiversity threshold: an evaluation considering species habitat requirements and the use of matrix habitats. *PloS one*, **8**, e82369.
- Estrada, A., Anzures, D.A., & Coates-Estrada, R. (1999) Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*), and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. *American journal of primatology*, **48**, 253–62.
- Etienne, R.S., Braak, C.J.F., & Vos, C.C. (2004) Application of stochastic patch occupancy models to real metapopulations. *Ecology, genetics, and evolution of Metapopulations* (ed. by I. Hanski and O.E. Gaggiotti), pp. 105–132. San Diego.

- Ewers, R.M. & Didham, R.K. (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **81**, 117–42.
- Fahrig, L. & Merriam, G. (1994) Conservation of Fragmented Populations. *Conservation Biology*, **8**, 50–59.
- Fahrig, L. (2013) Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, **40**, 1649–1663.
- Fearnside, P.M. & Barbosa, R.I. (2003) Avoided deforestation in Amazonia as a global warming mitigation measure: The case of Mato Grosso. *World Resource Review*, **15**, 352–361.
- Feer, F. & Hingrat, Y. (2005) Effects of Forest Fragmentation on a Dung Beetle Community in French Guiana. *Conservation Biology*, **19**, 1103–1113.
- Filgueiras, B.K.C., Iannuzzi, L., & Leal, I.R. (2011) Habitat fragmentation alters the structure of dung beetle communities in the Atlantic Forest. *Biological Conservation*, **144**, 362–369.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. (2007) Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 265–280.
- Gaggiotti, O.E. & Hanski, I. (2004) Mechanisms of population extinction. *Ecology, genetics, and evolution of Metapopulations* (ed. by I. Hanski and O.E. Gaggiotti), pp. 337–366. San Diego.
- Gardner, T.A., Barlow, J., Araujo, I.S., Avila-Pires, T.C., Bonaldo, A.B., J.E., Esposito, M.C., Ferreira, L. V, Hawes, J., Hernandez, M.I.M., Hoogmoed, M.S., Leite, R.N., Lo-Man-Hung, N.F., Malcolm, J.R., Martins, M.B., Mestre, L.A.M., Miranda-Santos, R., Overal, W.L., Parry L., Peters, S.L., Ribeiro-Junior, M.A., Silva, M.N.F., Motta, C., & Peres, C.A. (2008). The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. *Ecology Letters*, **11**(2), 139–50.
- Gascon, C., Lovejoy, T.E., Bierregaard, R.O., Malcolm, J.R., Stouffer, P.C., Vasconcelos, H.L., Laurance, W.F., Zimmerman, B., Tocher, M., & Borges, S. (1999) Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation*, **91**, 223–229.
- Gilbert, B. & Bennett, J.R. (2010) Partitioning variation in ecological communities: do the numbers add up? *Journal of Applied Ecology*, **47**, 1071–1082.
- Griffith, D.A. & Peres-Neto, P.R. (2006) Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology*, **87**, 2603–13.
- Grönroos, M., Heino, J., Siqueira, T., Landeiro, V.L., Kotanen, J., & Bini, L.M. (2013) Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. *Ecology and evolution*, **3**, 4473–87.
- Heink, U. & Kowarik, I. (2010) What are indicators? On the definition of indicators in ecology and environmental planning. *Ecological Indicators*, **10**, 584–593.
- Heino, J. (2013) The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **88**, 166–78.
- Heino J., Melo A.S., & Bini L.M. (2015) Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology*, 223–235.

- Heino J., Melo A.S., Siqueira T., Soininen J., Valanko S., & Bini L.M. (2014) Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*.
- Hernández, M.I.M. & Vaz-de-Mello, F.Z. (2009) Seasonal and spatial species richness variation of dung beetle (Coleoptera, Scarabaeidae s. str.) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, **53**, 607–613.
- Hernández, M.I.M., Barreto, P.S.C.S., Costa, V.H., Creão-Duarte, A.J., & Favila, M.E. (2014) Response of a dung beetle assemblage along a reforestation gradient in Restinga forest. *Journal of Insect Conservation*, **18**, 539–546.
- Hillebrand, H. & Blenckner, T. (2002) Regional and local impact on species diversity - from pattern to processes. *Oecologia*, **132**, 479–491.
- Hingrat, Y. & Feer, F. (2002) Effets de la fragmentation forestière sur l'activité des coléoptères coprophages: dispersion secondaire des graines en Guyane Française. *Revue d'Ecologie – La Terre et la Vie*, **57**, 165–179.
- Huxel, G.R. & Hastings, A. (1998) Population size dependence, competitive coexistence and habitat destruction. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 446–453.
- Jacobson, B. & Peres-Neto, P.R. (2009) Quantifying and disentangling dispersal in metacommunities: how close have we come? How far is there to go? *Landscape Ecology*, **25**, 495–507.
- Jenkins, D.G. & Ricklefs, R.E. (2011) Biogeography and ecology: two views of one world. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **366**, 2331–5.
- Klein, B.C. (1989) Effects of Forest Fragmentation on Dung and Carrion Beetle Communities in Central Amazonia. *Ecology*, **70**, 1715.
- Koller, W.W., Gomes A., Rodrigues S.R., Felipe P., & Goiozo I. (2007) Scarabaeidae e Aphodiidae coprófagos em pastagens cultivadas no cerrado sul-mato-grossense. *Zoociências*, **9**, 81–93.
- Lande, R. (1988) Genetics and demography in biological conservation. *Science*, **241**, 1455–1460.
- Larsen, T.H. & Forsyth, A. (2005) Trap Spacing and Transect Design for Dung Beetle Biodiversity Studies. *Biotropica*, **37**, 322–325.
- Laurance, W. (2008) Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation*, **141**, 1731–1744.
- Laurance, W.F. (2004) Forest-climate interactions in fragmented tropical landscapes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **359**, 345–352.
- Laurance, W.F., Camargo, J.L.C., Luizão, R.C.C., Laurance, S.G., Pimm, S.L., Bruna, E.M., Stouffer, P.C., Williamson, B.G., Benítez-Malvido, J. & Vasconcelos, H.L. (2011) The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation*, **144**, 56–67.
- Laurance, W.F., Delamônica, P., Laurance, S.G., Vasconcelos, H.L., & Lovejoy, T.E. (2000) Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*, **404**, 836.
- Lees, A.C. & Peres, C.A. (2008) Conservation value of remnant riparian forest corridors of varying quality for amazonian birds and mammals. *Conservation biology*, **22**, 439–49.

- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F.F., Holt, R.D.D., Shurin, J.B.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601–613.
- Leibold, M.A. & McPeck, M.A. (2006). Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, **87**(6), 1399–410.
- Logue, J.B., Mouquet, N., Peter, H. & Hillebrand, H. (2011) Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in ecology & evolution*, **26**, 482–91.
- Louzada J., Lima A.P., Matavelli R., Zambaldi L., & Barlow J. (2010) Community structure of dung beetles in Amazonian savannas: role of fire disturbance, vegetation and landscape structure. *Landscape Ecology*, **25**, 631–641.
- Louzada J.N.C. & Silva, P.R.C. (2009) Utilisation of introduced Brazilian pastures ecosystems by native dung beetles: diversity patterns and resource use. *Insect Conservation and Diversity*, **2**, 45–52.
- Marchiori, C.H., Caldas, E. & Almeida, K.G.S. (2003) Succession of Scarabaeidae on bovine dung in Itumbiara, Goiás, Brazil. *Neotropical entomology*, **32**, 173–176.
- Marsh, C.J., Louzada, J., Beiroz, W. & Ewers, R.M. (2013) Optimising bait for pitfall trapping of Amazonian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *PloS one*, **8**, e73147.
- Mendes, J. & Linhares, A.X. (2006) Coleoptera associated with undisturbed cow pats in pastures in Southeastern Brazil. *Neotropical Entomology*, **35**, 715–723.
- Michalski, F. & Peres, C.A. (2005) Anthropogenic determinants of primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia. *Biological Conservation*, **124**, 383–396.
- Michalski, F. & Peres, C.A. (2007) Disturbance-mediated mammal persistence and abundance-area relationships in Amazonian forest fragments. *Conservation biology*, **21**, 1626–40.
- Morrone, J.J. (2014) Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, **3782**, 1–110.
- Nichols, E., Gardner, T.A., Peres, C.A. & Spector, S. (2009) Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos*, **118**, 481–487.
- Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A.L., Escobar, F., Favila, M. & Vulinec, K. (2007) Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*, **137**, 1–19.
- Nichols, E., Uriarte, M., Bunker, D.E., Favila, M.E., Slade, E.M., Vulinec, K., Larsen, T., Vaz-de-Mello, F.Z., Louzada, J., Naeem, S. & Spector S.H. (2013a) Trait-dependent response of dung beetle populations to tropical forest conversion at local and regional scales. *Ecology*, **94**, 180–189.
- Nichols, E., Uriarte, M., Peres, C.A., Louzada, J., Braga, R.F., Schiffler, G., Endo, W. & Spector S.H. (2013b) Human-induced trophic cascades along the fecal detritus pathway. *PloS one*, **8**, e75819.
- Nichols, E.S. & Gardner, T.A. (2011) Dung Beetles as a candidate study taxon in applied biodiversity conservation research. *Ecology and Evolution of Dung Beetles* (ed. by L.W. Simmons and T.J. Ridsdill-smith), pp. 267–291. Oxford.

- Öckinger, E., Lindborg, R., Sjödin, N.E. & Bommarco, R. (2012) Landscape matrix modifies richness of plants and insects in grassland fragments. *Ecography*, **35**, 259–267.
- Oksanen, J., Blanchet, F., Guillaume, K.R., Legendre, P., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2014) vegan: Community Ecology Package.
- Pandit, S.N., Kolasa, J. & Cottenie, K. (2009) Contrasts between habitat generalists and specialists : an empirical extension to the basic metacommunity framework. *Ecology*, **90**, 2253–2262.
- Pardini, R., Bueno, A.D.A., Gardner, T.A., Prado, P.I. & Metzger J.P. (2010) Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PloS one*, **5**, e13666.
- Pardini, R., Marques, S., Souza, D., Braga-Neto, R. & Paul, J. (2005) The role of forest structure , fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation*, **124**, 253–266.
- Peres, C.A. (1999) Ground fires as agents of mortality in a Central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology*, **15**, 535–541.
- Peres C.A. (2001) Synergistic Effects of Subsistence Hunting and Habitat Fragmentation on Amazonian Forest Vertebrates. *Conservation Biology*, **15**, 1490–1505.
- Peres C.A., Barlow J. & Haugaasen T. (2003) Vertebrate responses to surface wildfires in a central Amazonian forest. *Oryx*, **37**, 97–109.
- Portillo-Quintero, C.A. & Sánchez-Azofeifa, G.A. (2010) Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, **143**, 144–155.
- R Development Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. .
- Reid, W. V., Mooney, H.A., Cropper, A., Capistrano, D., Carpenter, S.R., Chopra, K., Dasgupta, P., Dietz, T., Kumar, A., Hassan, R., Kasperson, R., Leemans, R., May, R.M., Tony, A.J., Pingali, P., Samper, C., Scholes, R., Watson, R.T., Zakri, A.H., Shidong, Z., Ash, N.J., Bennett, E., Kumar, P., Lee M.J., Raudsepp, C., Simons, H., Thonell, J. & Zurek, M.B. (2005) *Millennium Ecosystem Assessment Synthesis Report*. United Nations.
- Ricklefs, R.E. & Jenkins, D.G. (2011) Biogeography and ecology: towards the integration of two disciplines. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **366**, 2438–48.
- Ricklefs, R.E. (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**, 167–71.
- Silva, P.G. & Henandéz, M.I.M. (2014) Local and regional effects on community structure of dung beetles in a mainland-island scenario. *Plos one*, **9**(7) e111883.
- Silva P.G. & Hernández M.I.M. (2015) Scale-dependence of processes structuring dung beetle metacommunities using functional diversity and community deconstruction approaches. *Plos One*, **10**, e0123030.
- Silva, R.J., Diniz, S. & Vaz-de-Mello, F.Z. (2010) Heterogeneidade do habitat, riqueza e estrutura da assembléia de besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) em áreas de cerrado na Chapada dos Parecis, MT. *Neotropical Entomology*, **39**, 934–940.

- Silva, R.J., Coletti, F., Costa, D.A. & Vaz-De-Mello, F.Z. (2014) Rola-bostas (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de florestas e pastagens no sudoeste da Amazônia brasileira: Levantamento de espécies e guildas alimentares. *Acta Amazonica*, **44**, 345–352.
- Spector, S. & Ayzama, S. (2003) Rapid Turnover and Edge Effects in Dung Beetle Assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian Neotropical Forest-Savanna Ecotone. *Biotropica*, **35**, 394–404.
- Spector, S. (2006) Scarabaeine Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): An Invertebrate Focal Taxon for Biodiversity Research and Conservation. *The Coleopterists Bulletin*, **60**, 71–83.
- Tabarelli, M., Aguiar, A.V., Ribeiro M.C., Metzger, J.P. & Peres C. A. (2010) Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation*, **143**, 2328–2340.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A. & Thies C. (2002) Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research*, **17**, 229–239.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T. A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D. A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., Van-der-Putten, W.H. & Westphal C. (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological reviews*, **87**, 661–85.
- Tshikae, B.P., Davis, A.L.V. & Scholtz, C.H. (2013) Dung beetle assemblage structure across the aridity and trophic resource gradient of the Botswana Kalahari: patterns and drivers at regional and local scales. *Journal of Insect Conservation*, **17**, 623–636.
- Uezu, A. & Metzger, J.P. (2011) Vanishing bird species in the Atlantic Forest: relative importance of landscape configuration, forest structure and species characteristics. *Biodiversity and Conservation*, **20**, 3627–3643.
- Uezu, A., Metzger, J.P. & Vielliard, J.M.E. (2005) Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biological Conservation*, **123**, 507–519.
- Umetsu, F., Metzger, J.P. & Pardini, R. (2008) Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic forest small mammals. *Ecography*, **31**, 359–370.
- Vaz-de-Mello, F.Z., Edmonds, W.D., Ocampo, F.C. & Schoolmeesters, P. (2011) A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa*, **2854**, 1–73.
- Vellend, M. (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology*, **85**, 183–206.
- Vellend, M., Srivastava, D.S., Anderson, K.M., Brown, C.D., Jankowski, J.E., Kleynhans, E.J., Kraft, N.J.B., Letaw, A.D., Macdonald, A.A.M., Maclean, J.E., Myers-Smit, I.H., Norris A.R. & Xue X (2014) Assessing the relative importance of stochasticity in ecological communities. *Oikos*, **123**, 1420–1430.
- Winegardner, A.K., Jones, B.K., Ng I.S.Y., Siqueira T. & Cottenie K. (2012) The terminology of metacommunity ecology. *Trends in ecology & evolution*, **27**, 253–4.

Apêndice

Apêndice S1. Resultados da seleção de variância para o efeito dos PCNMs na composição de espécies de Scarabaeinae com todos os dados totais e para as espécies especialistas e generalistas.

	Variáveis	R ²	F	P
Total	PCNM 1	0,218	12,85	0,0001
	PCNM 4	0,108	7,21	0,0001
	PCNM 3	0,065	4,66	0,0002
	PCNM 6	0,053	4,14	0,0002
	PCNM 2	0,034	2,78	0,0107
	PCNM 47	0,033	2,79	0,0023
	PCNM 5	0,031	2,67	0,0020
	PCNM 46	0,024	2,20	0,0111
	PCNM 35	0,023	2,12	0,0149
	PCNM 48	0,019	1,84	0,0375
	PCNM 42	0,019	1,81	0,0352
	PCNM 10	0,018	1,73	0,0428
	PCNM 14	0,016	1,65	0,0531
	PCNM 23	0,015	1,56	0,0797
Especialistas	PCNM 1	0,136	7,23	0,0002
	PCNM 3	0,123	7,46	0,0002
	PCNM 2	0,055	3,53	0,0076
	PCNM 6	0,051	3,42	0,0038
	PCNM 5	0,050	3,60	0,0020
	PCNM 4	0,049	3,73	0,0031
	PCNM 46	0,035	2,82	0,0107
	PCNM 35	0,032	2,62	0,0156
	PCNM 47	0,029	2,47	0,0162
	PCNM 48	0,026	2,28	0,0340
	PCNM 42	0,025	2,35	0,0232
	PCNM 14	0,023	2,15	0,0333
	PCNM 10	0,023	2,23	0,0264
	PCNM 8	0,016	1,59	0,1183
Generalistas	PCNM 1	0,333	22,99	0,0001
	PCNM 2	0,019	2,02	0,0570
	PCNM 4	0,062	5,99	0,0001
	PCNM 3	0,021	2,18	0,0134
	PCNM 5	0,017	1,92	0,0429
	PCNM 34	0,017	1,93	0,0912
	PCNM 38	0,015	1,77	0,0941

Apêndice S2. Resultados da seleção de variâncias para o efeito das variáveis ambientais formadoras do habitat local sobre a composição de espécies de Scarabaeinae com todos os dados Totais e para as espécies especialistas e generalistas. Variáveis usada no modelo: Ds = cobertura do dossel; Ab = área basal; Ar = proporção de areia no solo; Pb= presença de gado na parcela; Pa= presença de corpo d'água na parcela

	Variáveis	R ²	F	P
Total	Id	0,1290	6,81	0,0001
	Tf	0,0606	3,37	0,0020
	Is	0,0438	2,51	0,0121
Especialistas	Tf	0,0991	5,06	0,0002
	Id	0,1050	5,94	0,0001
	Is	0,0391	2,27	0,0397
Generalistas	Id	0,1607	8,81	0,0003
	Is	0,0481	2,73	0,0255
	Tf	0,0374	2,18	0,1104

Apêndice S3. Resultados da seleção de variância para o efeito das variáveis do tamanho do fragmento (Tf), do isolamento do fragmento na paisagem (Is) e da idade dos fragmentos (Id) sobre a composição de Scarabaeinae com os dados Totais e para as espécies especialistas e generalistas. Variáveis usadas no modelo: Id = idade dos fragmentos; Tf = tamanho dos fragmentos (ha); Is= índice de isolamento dos fragmentos.

	Variáveis	R ²	F	P
Total	Ds	0,0877	4,42	0,001
	Ab	0,0806	4,36	0,000
	Fg	0,0578	3,28	0,001
	Ar	0,0460	2,70	0,004
	Pa	0,0348	2,03	0,029
	Pb	0,0265	1,56	0,105
Especialista	Pa	0,1177	6,14	0,000
	Ab	0,0691	3,82	0,001
	Fg	0,0528	3,06	0,007
	Ds	0,0297	1,45	0,097
	Pb	0,0200	1,18	0,292
Generalista	Ds	0,1138	5,91	0,001
	Ab	0,0871	4,90	0,001
	Fg	0,0664	3,99	0,003
	Ar	0,0500	3,18	0,010
	Pb	0,0331	2,04	0,049
	Pa	0,0184	1,14	0,393

Capítulo IV. Besouros rola-bostas (Coleoptera: Scarabaeinae) de fragmentos florestais e de pastagens no extremo sul da Amazônia: implicações biogeográficas para as diversidades alfa e beta

Ricardo José da Silva, Fernando Z. Vaz-de-Mello

Referências e citações nas normas do periódico *Journal of Insect Conservation*

Resumo

O objetivo desse trabalho foi analisar efeitos da substituição da floresta nativa por pastagens e os efeitos da redução da área dos fragmentos sobre a diversidade alfa e beta, abundância, biomassa, composição de espécies e estrutura dos grupos funcionais de besouros rola-bostas. Os Scarabaeinae foram coletados em 19 fragmentos e em pastagens adjacentes entre os anos de 2011 à 2013 no sudoeste do estado de Mato Grosso, Brasil. Os fragmentos variaram de 3,7 a 4.825 ha e foram agrupados em quatro categorias: pequenos (3,7 a 12 ha); médios (22 a 53 ha); grandes (76 a 201 ha) e áreas contínuas (> 1.000 ha). No total foram coletados 35.048 indivíduos e 102 espécies, destas 80 foram coletadas em área de floresta e 60 em áreas de pastagens. A substituição da floresta por pastagens reduziu a riqueza de espécies, porém devido à proximidade e conectividade com áreas de Cerrado, as pastagens apresentaram elevada riqueza e composição de espécies independente dos fragmentos adjacentes. Quanto aos efeitos da redução da área, apenas os fragmentos pequenos apresentaram redução na riqueza e na abundância. Nossos resultados destacam que a proximidade e conectividade das áreas estudadas com o Cerrado influenciaram no padrão da diversidade alfa e beta dos Scarabaeinae. Além disso, ressaltamos que a capacidade de transpor a matriz de pastagem é um forte traço adaptativo para espécies que vivem em paisagens antropizadas. Assim, espécies com essas características são menos suscetíveis aos efeitos da fragmentação com menor susceptibilidade a extinção local.

Palavras-chave: Scarabaeinae; análises de similaridade; heterogeneidade de habitat; fragmentação antropogênica; Amazônia brasileira

Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) of forest fragments and pastures in the south the brazilian Amazon: biogeographic implications for alpha and beta diversity

Abstract The aim of this study was to analyze the effects of the replacement of the forest by pasture, and reducing of the size of the fragments on the richness, abundance, biomass and species composition. As well, the effects on the pattern of beta diversity and structure of functional guilds of dung beetles with different capabilities in dispersing across the matrix. The dung beetles were captured in 19 fragments and neighbouring pasture. The fragments ranged from 3.7 to 4825 ha and were grouped into four categories: small (3.7 to 12 ha), medium (22 to 53 ha), large (76 to 201 ha) and continuous areas (> 1000 ha). 35,048 individuals and 102 species were collected. Forests presented the highest richness with 80 species, followed by pasture, with 60 species. The substitution of forest by pasture reduced species richness, but because of the proximity and connectivity of these areas with Cerrado, the pasture had high species richness too, and composition of species was independent of adjacent fragments. Only small fragments decreased in richness and abundance. Our results highlight that proximity and connectivity with the Cerrado influenced in the pattern of diversity alpha and beta of dung beetles in fragments and in pastures. We also stress that the capacity to transpose the pasture matrix is a strong adaptive trait for species that live in human-altered landscapes. Species with these abilities are less susceptible to the effects of fragmentation and local extinction.

Keywords: Scarabaeinae; similarity analysis; heterogeneity of habitat; anthropogenic fragmentation; Brazilian Amazon.

Introdução

A expansão da agricultura, principalmente das monoculturas de soja e milho e da pastagem para criação de gado de corte (Arvor et al. 2012; de Souza et al. 2013) são os grandes responsáveis pelo desmatamento da Floresta Amazônica (Peres et al. 2010) incluindo o estado de Mato Grosso (Macedo et al. 2012). Essas alterações antropogênicas nas paisagens são as principais causas de perda da biodiversidade global (Reid et al. 2005; Dobrovolski et al. 2014). A biodiversidade regional das áreas desmatadas é fortemente influenciada pelo tamanho, isolamento e distribuição dos remanescentes florestais na paisagem (Fahrig 2013; Villard e Metzger 2014). A matriz que circunda os fragmentos exerce grande pressão de seleção sobre as espécies (Gascon et al. 1999; Antongiovanni e

Metzger 2005). Ela serve como “filtro”, selecionando espécies com maior e menor capacidade de permanecer em paisagens fragmentadas (Umetsu et al. 2008; Estavillo et al. 2013).

Com isso, espécies tolerantes à matriz são menos sensíveis aos efeitos da fragmentação, como redução da área e isolamento do habitat (Antongiovanni e Metzger 2005). A capacidade destas espécies em transpor a matriz permite a dinâmica de metapopulação, dificultando a extinção local e regional (Prevedello e Vieira 2010). Espécies especialistas em florestas, que não toleram áreas abertas, são incapazes de manter o processo de colonização e recolonização de áreas isoladas por matriz aberta (ex. pastagem), o que impede a dinâmica das metapopulações (Bender e Fahrig 2005; Metzger 2006; Estavillo et al. 2013) e as tornam mais suscetíveis à extinção local e regional (Kotze e O’Hara 2003).

Os besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) são bons indicadores de modificação de habitat (Favila e Halfpeter 1997; Korasaki et al. 2013) e respondem à redução da área dos fragmentos (Andresen 2003; Filgueiras et al. 2011). Em sua revisão sobre modificação do habitat e efeitos da redução da área, Nichols et al. (2007) demonstraram que as modificações bruscas de habitat, como substituição de floresta por pastagem, causam drástica redução na riqueza e altas taxas de substituição de espécies. Contudo, a resposta das espécies a substituição de floresta nativa por pastagem está relacionada à sua distribuição geográfica (Davis et al. 2000) e ao contexto biogeográfico da área de estudo (Vidaurre-Sanchez 2011; Rös et al. 2012). Embora as pastagens possam servir de corredores e habitats secundários para espécies adaptadas, o padrão de diversidade de Scarabaeinae em pastagens e os efeitos da substituição da vegetação nativa por pastagem devem ser analisados no contexto biogeográfico (Escobar et al. 2007).

Os Scarabaeinae de pastagens sul americanas são oriundos, em sua maioria, de áreas abertas como Cerrado, Chaco e Caatinga (Louzada e Silva 2009; Vidaurre-Sanchez 2011). Essas espécies são capazes de migrar pelas áreas de pastagens e usá-las como habitat secundário (Escobar et al. 2007), e muitas são capazes de penetrar em fragmentos florestais adjacentes elevando a diversidade alfa com consequente modificação da composição de espécies originais e implicações sobre a diversidade beta regional. Isso ocorre principalmente em fragmentos menores, por serem mais suscetíveis a invasão de espécies generalistas de habitat, o que pode aumentar a competição e influenciar na redução da diversidade de espécies nativas de florestas (Antongiovanni e Metzger 2005; Laurance et al. 2011).

Neste trabalho nós investigamos os efeitos da substituição da floresta nativa por pastagens e os efeitos da redução da área dos fragmentos sobre a diversidade alfa e beta, abundância, biomassa, composição de espécies e estrutura dos grupos funcionais de besouros rola-bostas. Para isso, nós coletamos os Scarabaeinae em 19 fragmentos e em suas pastagens adjacentes e testamos as seguintes hipóteses: 1) a substituição da floresta por pastagem ocasiona redução na riqueza e modificação na composição de espécies; 2) os fragmentos pequenos e médios apresentam menor capacidade de conservação da fauna nativa das florestas; 3) A estrutura dos grupos funcionais responde a intensidade da modificação do habitat original e pode ser utilizada como indicador de perturbação ambiental.

Métodos

Área de estudo

Os estudos foram desenvolvidos no extremo sul da região Amazônica, sudoeste de Mato Grosso (Fig. 1). De acordo com a classificação climática de Köppen, a região pertence ao tipo Aw (Alvares et al. 2013). A temperatura média do mês menos quente está acima de 18 °C e o índice pluviométrico anual é relativamente elevado (1.400 mm), porém com estação seca bem definida (Dallacort et al. 2010). A vegetação da região é caracterizada como Floresta Estacional Semidecidual. Ela é semelhante à Floresta Amazônica, porém não pertence ao domínio morfoclimático amazônico, pois a precipitação é inferior e a floresta não permanece úmida durante todo o ano. A área de estudo está conectada ao sul e a leste com áreas de Cerrado, e com Florestas Tropicais Secas ao sudoeste e oeste, recebendo grande influência dessas áreas abertas e secas (Portillo-Quintero e Sánchez-Azofeifa 2010). As pastagens, em sua maioria, são usadas para manejo extensivo de gado de corte e são formadas predominantemente por plantação de *Brachiaria* spp.

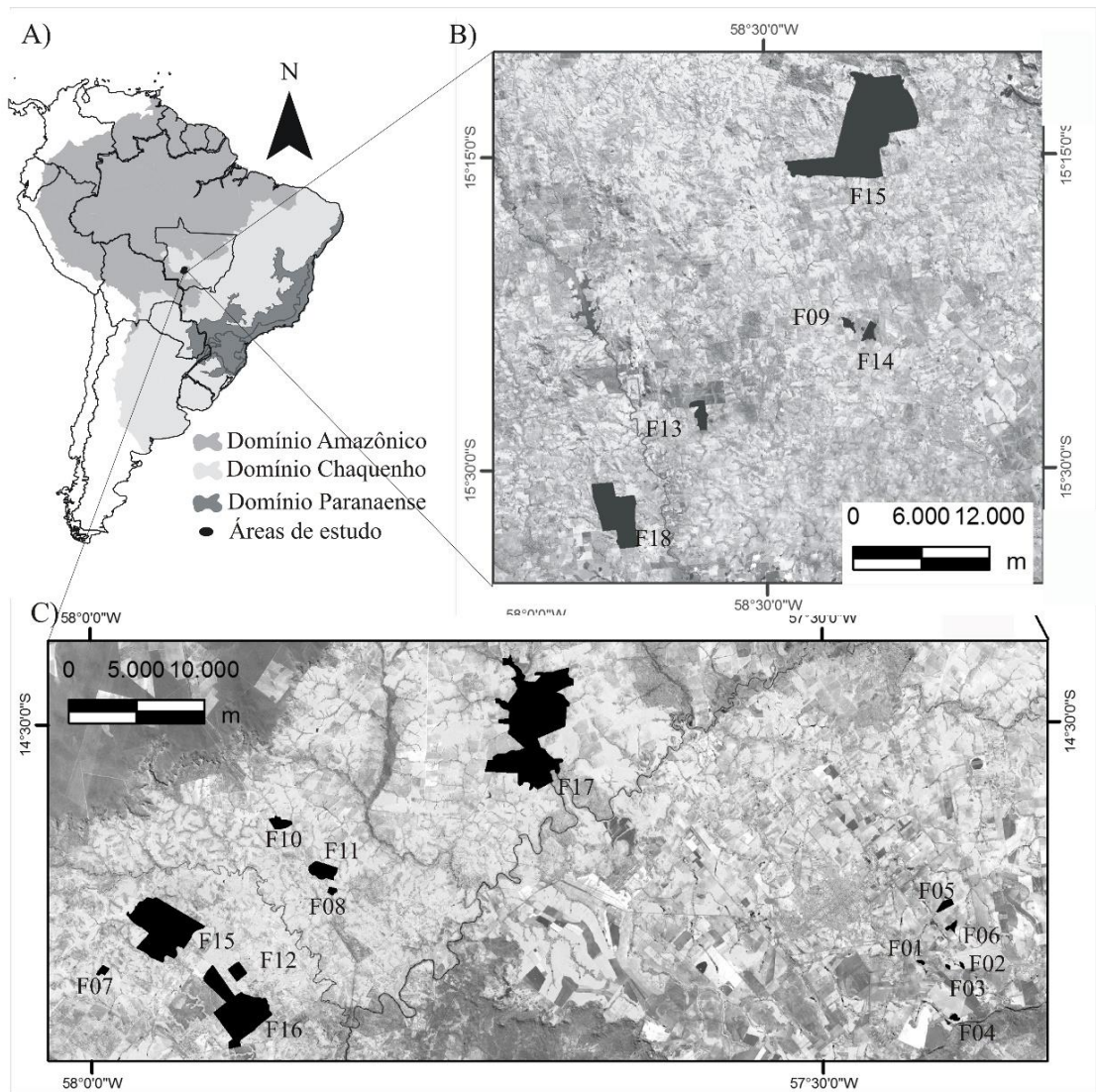


Fig. 1 Localização da área de estudo na América do Sul (A), demonstrando os domínios biogeográficos Amazônico, Chaquenho e Paranaense. Destaque para os fragmentos estudados (polígonos pretos) na região de Araputanga (B) e Tangará da Serra (C) no sudoeste de Mato Grosso, extremo sul da Amazônia brasileira. Cinza claro representa as áreas de pastagens e cinza escuro os demais remanescentes florestais e formações secundárias.

Coleta dos dados

Os dados foram coletados em 19 fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual e nas respectivas pastagens adjacentes (Fig. 1). Os fragmentos variaram de 3,7 a 4.825 ha e foram divididos em quatro categorias: 1) áreas contínuas (AC), compostas por cinco áreas acima de 1.000 ha; 2) fragmentos grandes (FG), compostos por cinco fragmentos entre 76 e 201 ha; 3) fragmentos médios (FM), compostos por cinco fragmentos, variando de 22 a 53 ha; 4) fragmentos pequenos (FP), compostos por quatro fragmentos variando de 3,7 a 12 ha (Tabela 1).

Tabela 1 Identificação, tamanho e coordenados dos fragmentos estudados no Sudoeste de Mato Grosso, extremo sul da Amazônia brasileira.

Fragmentos	Categoria de Tamanho	Propriedade	Latitude	Longitude	Tamanho (ha)
1	Pequeno	Kartódromo	14°39'	57°26'	7
2	Pequeno	Sítio Mauá	14°39'	57°24'	3.7
3	Pequeno	Chácara Paraíso	14°39'	57°24'	4.53
4	Pequeno	Faz. Paraíso	14°41'	57°24'	12
5	Médio	Faz. Bahia	14°37'	57°25'	45
6	Médio	Filé do boi	14°38'	57°24'	26
7	Médio	Sítio Clemente	14°39'	57°59'	32
8	Médio	Sítio Boa vista	14°36'	57°50'	22
9	Médio	Faz. Bandeirante	15°23'	58°26'	53
10	Grande	Faz. Rosa Branca	14°34'	57°52'	76
11	Grande	Faz. Fontora	14°35'	57°50'	154
12	Grande	Faz. Netolândia	14°39'	57°54'	94
13	Grande	Alto Jaurú	15°27'	58°33'	201
14	Grande	Faz. Bandeirante	15°23'	58°24'	96
15	Contínuos	Faz. Sudamata	14°37'	57°58'	1112
16	Contínuos	Faz. Netolândia	14°39'	57°55'	1164
17	Contínuos	Faz. Fontes	14°31'	57°42'	2756
18	Contínuos	Faz. Monte Fusco	15°32'	58°36'	1393
19	Contínuos	Faz. Sudam	15°15'	58°27'	4825

Para a coleta dos Scarabaeinae foram utilizadas nove armadilhas *pitfall* por fragmento e por pastagem, que constituiu uma parcela de amostragem (unidade amostral). Cada parcela foi formada por três transectos distanciados 50 m entre si, em cada transecto foram instaladas três armadilhas *pitfall* equidistantes 50 m. A distância mínima de 50 m reduz o risco de autocorrelação espacial entre as armadilhas, aumentando a independência espacial entre elas (Larsen & Forsyth, 2005). Para evitar possíveis efeitos de bordas o

primeiro transecto foi instalado no mínimo a 100 m da borda, exceto nos FP, nestes os transectos foram colocados na parte mais central do fragmento.

As armadilhas *pitfall* foram constituídas de recipiente plástico com capacidade de 1 L contendo 250 mL de solução salina e detergente (1%) para a conservação dos insetos. Os Scarabaeinae foram atraídos através da utilização de, aproximadamente 20 gramas de fezes humanas e suínas misturadas (50% fezes humanas e 50% fezes suínas, Marsh et al. 2013). As quais foram depositadas em outro recipiente plástico (20 mL) posicionado na borda superior da armadilha. O tempo de exposição das armadilhas foi de 48 horas. Tais coletas foram realizadas na estação chuvosa entre os meses de novembro e março dos anos de 2011-2012 e 2012-2013.

Os Scarabaeinae foram identificados até gênero através da chave de Vaz-de-Mello et al. (2011). Para a identificação em nível de espécie foi utilizado a coleção do Setor de Entomologia da Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso (CEMT), localizado em Cuiabá – MT, onde foi depositado todo o material coletado. Para medir a biomassa das espécies foi utilizada a média, sempre que possível, de 30 indivíduos de cada espécie (precisão 0,0001g).

Análise dos dados

Os Scarabaeinae foram divididos em espécies grandes (≥ 1 cm) e espécies pequenas (< 1 cm), utilizando critérios de Hanski e Cambefort (1991). Posteriormente as espécies foram divididas em três categorias: especialistas em florestas, especialistas em áreas abertas e generalistas de habitat. Foram consideradas espécies especialistas em florestas aquelas com ocorrência apenas para as parcelas no interior dos fragmentos e com registros para ambientes florestais (Floresta Amazônicas e/ou Mata Atlântica). Enquanto que espécies especialistas em áreas abertas foram consideradas apenas aquelas com predominância para as pastagens e com registros para áreas abertas como Cerrado e Chaco. As espécies com abundância similar para as áreas de florestas e de pastagem e/ou com registro na literatura para áreas abertas (Cerrado/Chaco/Caatinga) e florestais foram consideradas generalistas de habitat. Para esta seleção foram consideradas apenas as espécies com ≥ 10 indivíduos coletados no total.

Como análise exploratória dos dados, foram feitas curvas de rarefação para as áreas de florestas e pastagens. Posteriormente, a diversidade nessas áreas foi particionada em três níveis: gama (γ = somatória da riqueza observada), alfa (α = média da riqueza observada) e beta multiplicativa ($\beta_w = \gamma/\alpha$) (Whittaker 1972). Essa abordagem foi

utilizada para os dados totais e para as espécies especialistas em áreas abertas, especialistas e florestas e generalistas de habitat separadamente.

Para comparar a eficiência amostral entre as diferentes áreas e retirar o efeito da abundância foram feitas curvas de extrapolação. Nessa análise, a abundância de todas as áreas foi extrapolada para a maior abundância encontrada (8.030 indivíduos, FG). Foram utilizados rank de abundância ($\log+1$) para observar o padrão de distribuição da abundância das espécies nos conjuntos de fragmentos estudados e nas pastagens adjacentes. Esse gráfico é uma curva com o ranqueamento das espécies, dá mais para a menos abundante, também denominados diagramas de Whittaker. As curvas de rarefação foram elaboradas no programa EstimateS 9.1, enquanto que as curvas de extrapolação foram obtidas com o uso do pacote iNEXT (Hsieh 2013) no software R (R Development Core Team 2014).

Efeitos da substituição da floresta por pastagem e da redução da área

Para analisar os efeitos da substituição da floresta por pastagem sobre a riqueza, abundância e biomassa dos Scarabaeinae foi utilizado Modelo Linear Generalizado (GLM), com análise de contraste por χ^2 a posteriori (Crawley 2007). Foi utilizada a distribuição de erro Poisson (com correção para quasipoisson) para riqueza e abundância e Guassiana para biomassa (log).

Para analisar o efeito da redução da área na riqueza, abundância e biomassa foram utilizadas duas abordagens: 1) Regressão linear, fixando o tamanho dos fragmentos (log) como variável independente; 2) GLMs para identificar a diferença entre os grupos de fragmentos estudados, foi utilizado análise de contraste por χ^2 . Ambas abordagens foram empregadas para os dados totais, espécies grandes e pequenas, especialistas em florestas, especialistas em áreas abertas e generalistas de habitat, separadamente. Para os GLMs com riqueza foi utilizado erro de distribuição de Poisson com correção para quasipoisson quando detectada superdispersão dos resíduos. Para abundância foi utilizado distribuição de erro Binomial Negativa. Os dados de biomassa foram transformados por log e foi utilizada distribuição de erro Gaussiano. Todos os modelos foram analisados quanto à adequação ao modelo de erro de distribuição. Todas as análises foram feitas no software R (R Development Core Team 2014).

Efeito da modificação e redução da área dos fragmentos na composição de espécies, na diversidade beta e grau de “aninhamento” das áreas

O padrão de distribuição dos Scarabaeinae nas áreas de florestas e de pastagens foi demonstrado através da Análise de Coordenadas Principais (PCoA). A diferença na composição de espécies entre as florestas e as pastagens e o efeito da redução da área na composição de espécies foi testada com Análise Multivariada de Permutação (PERMANOVA) (Anderson 2001).

Posteriormente foi utilizada análise de dispersão permutacional (Multivariate homogeneity of groups dispersions: PERMDISP) (Anderson et al. 2006) com objetivo de testar a diferença na dispersão da composição de espécies (homogeneidade da variância) entre as pastagens e as áreas de floresta, e entre os grupos de fragmentos estudados. Para isso foram obtidas as distâncias médias dos pontos amostrais em relação ao centroide de seu respectivo grupo em um espaço multivariado de coordenadas principais. Esse método tem sido amplamente utilizado como meio de testar a diversidade beta entre pontos amostrais. A distância média do centroide ao grupo é uma medida da substituição (*turnover*) de espécies, ou da diversidade beta da área estudada, sendo que quanto maior a dispersão com relação ao centroide maior será a diversidade beta (Anderson et al. 2006; Baselga 2013). A diferença na diversidade beta capturada pela PERMDISP foi testada utilizando Teste Tukey. Em todas as análises de composição e de diversidade beta foram utilizados os dados de abundância padronizados (log+1) e índice de distância de Bray-Curtis. Todas as análises foram feitas com os pacotes Vegan (Oksanen et al. 2014) no software R (R Development Core Team 2014).

Com o objetivo de analisar se os fragmentos menores são subconjuntos dos fragmentos maiores, foram gerados gráficos e índices de aninhamento. Tais análises foram feitas em duas etapas, primeiro utilizou-se somente os dados dos fragmentos e posteriormente inseriram-se os dados das pastagens. Como métrica de aninhamento foi aplicada o modelo proposto por Almeida-Neto e colaboradores denominado “*Nestedness based on Overlap and Decreasing – NODF*” (Almeida-Neto et al. 2008; Almeida-Neto e Ulrich 2011), o qual gera um índice de 0-1, que representa o grau de aninhamento. Posteriormente os valores de NODF foram testados utilizando simulação com 1.000 aleatorizações. Essas análises foram feitas com a função “*nestedtemp*” e “*ecosimu*” do pacote Vegan (Oksanen et al. 2014) do programa R (R Development Core Team 2014).

Efeito da modificação e redução da área dos fragmentos nos grupos funcionais

Os Scarabaeinae foram divididos em três grupos funcionais: endocoprídeos, telecoprídeos e paracoprídeos (Halffter e Edmonds 1982). Posteriormente esses foram

subdivididos em grandes (≥ 1 cm) e pequenos ($1 < \text{cm}$) (Hanski e Cambefort 1991). Para analisar o efeito da substituição da floresta por pastagem e o efeito da redução da área do fragmento sobre as proporções dos grupos funcionais foi utilizado χ^2 .

Resultados

Padrão geral de riqueza e abundância

No total foram coletados 35.049 indivíduos de 101 espécies pertencentes a 22 gêneros. Nos fragmentos foram coletadas 81 espécies (γ) e 18.975 indivíduos, com riqueza média (α) de 24,06 espécies por fragmentos e 68,6% de troca de espécies ($\beta_w = 3,19$). Já nas pastagens foram coletadas 58 espécies (γ) e 16.074 indivíduos, com riqueza média (α) de 13,17 espécies por fragmentos e 78,05% de troca de espécies ($\beta_w = 4,55$) (Tabela 2, Fig. 2). A curva de extrapolação para os FPs apresentou o maior acréscimo de espécie com o aumento da abundância (31 espécies). Mesmo após extrapolação para a maior abundância entre as áreas, os FPs continuaram com a menor riqueza (49 espécies). As ACs, os FGs e os FMs apresentaram pouca variação no número de espécies com a extrapolação da abundância (Fig. 3).

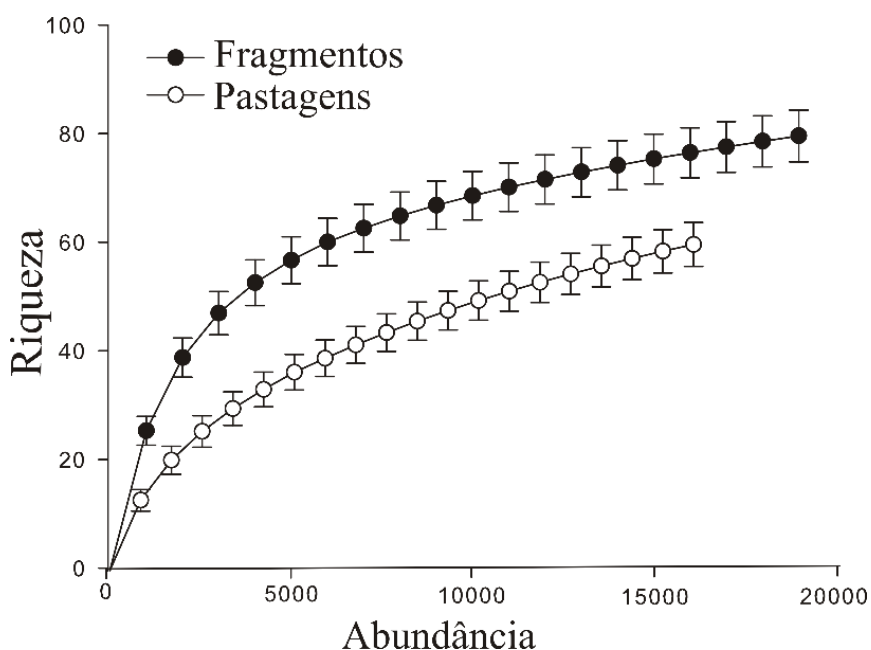


Fig. 2 Curvas de rarefação para os fragmentos florestais (círculos fechados) e pastagens adjacentes (círculos abertos) e os respectivos valores de diversidade alfa (α), beta (β_w) e gama (γ) de Scarabaeinae coletados no extremo sul da Amazônia brasileira.

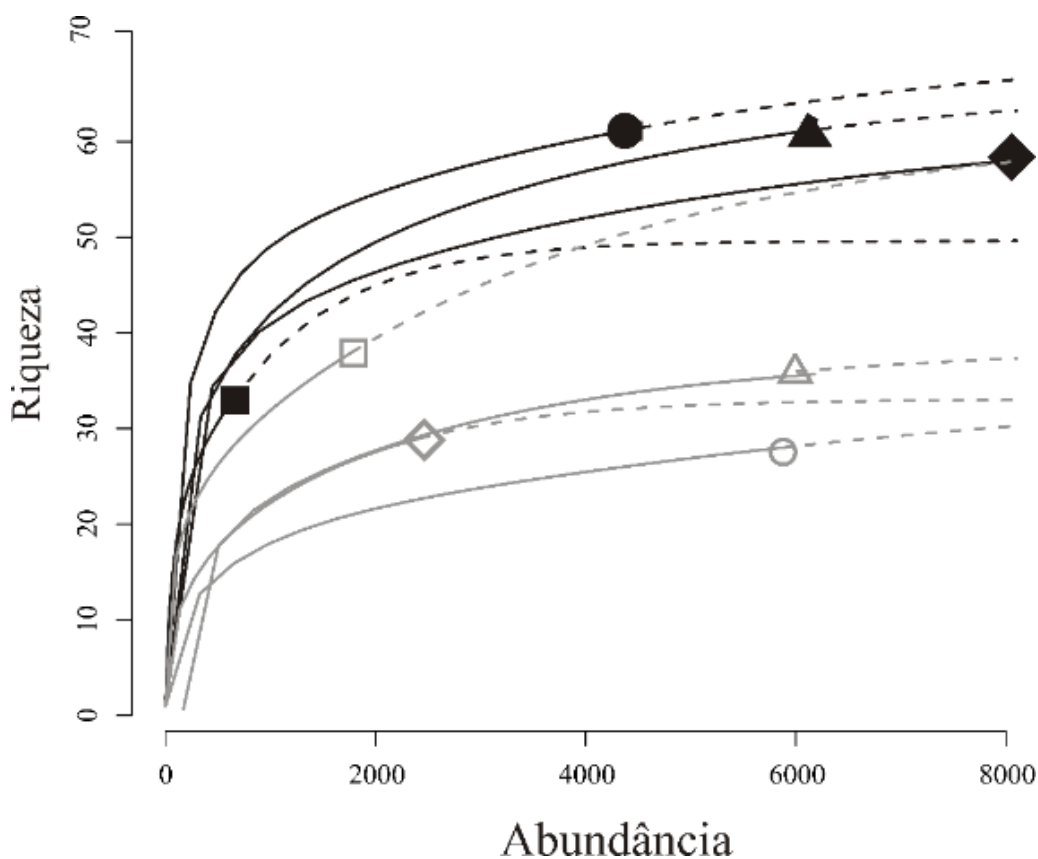


Fig. 3 Curvas de extrapolação de espécies de Scarabaeinae coletados em fragmentos florestais (linhas pretas e símbolos fechados) e pastagens adjacentes (linhas cinzas e símbolos abertos) no extremo sul da Amazônia brasileira. Círculos = áreas contínuas (AC); losango = fragmentos grandes (FG); triângulos = fragmentos médios (FM) e quadrados = fragmentos pequenos (FP). Linhas sólidas representam a riqueza observada, linhas pontilhadas representam a riqueza extrapolada.

O rank de abundância demonstrou diferença entre os padrões de dominância dos locais estudados (Fig. 4). As ACs, os FGs e os FMs apresentaram padrão semelhante, com alta equitatividade, com três espécies mais abundantes *Onthophagus rubrescens*, *Eurysternus caribaeus* e *Dichotomius carbonarius*. Os FPs demonstraram padrão de distribuição semelhante às áreas de pastagens, com duas espécies mais abundantes (*Dichotomius carbonarius* e *Dichotomius aff. lucasi* 2) e poucas espécies com distribuição intermediária e rara. As pastagens apresentaram espécies com elevada abundância (dominância numérica), sendo *Trichillum externepunctatum* (11.077 indivíduos, 68%), *Dichotomius nisus* (976 indivíduos, 6%) e *Dichotomius bos* (605 indivíduos, 4%) as espécies mais abundantes (Fig. 4).

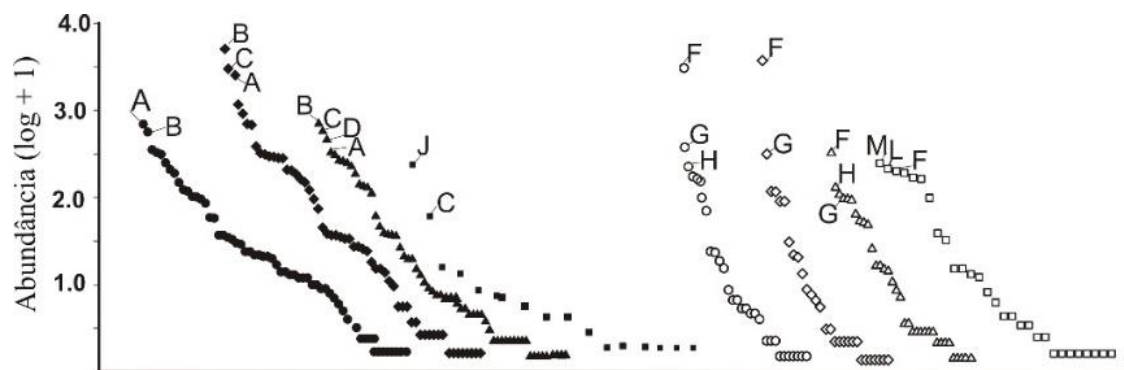


Fig. 4 Rank de abundância de Scarabaeinae coletados em fragmentos florestais (símbolos fechados) e pastagens adjacentes (símbolos abertos) no sudoeste de Mato Grosso. Círculos = áreas contínuas (AC); Losango = fragmentos grandes (FG); Triângulos= fragmentos médios (FM) e Quadrados = fragmentos pequenos (FP). Espécies mais abundantes: A) *Onthophagus rubrescens*; B) *Eurysternus caribaeus*; C) *Dichotomius carbonarius*; D) *Eurysternus atrosericus*; E) *Dichotomius* aff. *lucasi* 2; F) *Trichillum externepunctatum*; G) *Dichotomius bos*; H) *Dichotomius nisus*; I) *Onthophagus* aff. *buculus*; J) *Uroxys* sp.1; L) *Canthidium pinotoides*; M) *Ateuchus* sp.1.

Tabela 2 Números de indivíduos por espécies e particionamento da diversidade alfa (α), beta (β_w) e gama (γ) para as espécies de Scarabaeinae coletados em áreas de fragmentos florestais e pastagens no extremo sul da Amazônia brasileira. Abundância ordenada demonstrando o aninhamento entre os fragmentos. Também são demonstrados os resultados da β obtidas pela análise de dispersão permutacional (PERMDISP).

Espécies	AC	FG	FM	FP	TF	Pastos	Ph	Biomassa	GF
<i>Onthophagus rubrescens</i> (Blanchard, 1846)	693	1079	435		2207	14	EF	0,0078	PP
<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst, 1789)	562	1929	930	10	3431	3	G	0,0981	EG
<i>Canthon</i> aff. <i>triangularis</i>	353	202	47		602	2	EF	0,0596	TP
<i>Eurysternus atrosericus</i> Génier, 2009	328	430	608		1366	3	EF	0,01	EP
<i>Onthophagus</i> sp.1	312	160	2	2	476		EF	0,0109	PP
<i>Eurysternus wittmerorum</i> Martinez, 1988	250	339	177		766		EF	0,0258	EG
<i>Dichotomius carbonarius</i> (Mannerheim, 1929)	209	1170	760	156	2295	23	G	0,2203	PG
<i>Canthidium</i> sp.11	189	73	403	13	678	11	-	0,0214	PP
<i>Ateuchus</i> aff. <i>latus</i>	148	532	147		827	176	G	0,0211	PP
<i>Trichillum externepunctatum</i> Borre, 1886	122	59	49	12	242	11077	EA	0,0032	EP
<i>Dichotomius</i> aff. <i>lucasi</i>	117	94	300	5	516		EF	0,084	PG
<i>Canthon brunneus</i> Schmidt, 1922	102	172	25		299		EF	0,0172	TP
<i>Dichotomius</i> aff. <i>lucasi</i> 2	100	153	353	86	692		EF	0,1111	PG
<i>Sylvicanthon</i> sp.1	95	117	327	4	543		EF	0,0209	TP
<i>Canthon histrio</i> (Le Peletier & Serville, 1828)	85	115	1	12	213	107	G	0,0435	TP
<i>Uroxys</i> sp.2	58	331	245		634		-	0,0031	-
<i>Deltochilum enceladus</i> Kolbe, 1893	57	87	80	6	230		EF	10,714	TG
<i>Canthidium</i> aff. <i>gerstaeckeri</i>	36	19	60		115	1	EF	0,022	PP
<i>Canthon bimaculatus</i> Schmidt, 1922	36	10	343		389		EF	0,0257	TP
<i>Uroxys</i> sp.1	34	106	34	224	398		-	0,0042	-
<i>Dichotomius mamillatus</i> (Felsche, 1901)	32	167	8		207		EF	0,3856	PG
<i>Oxysternon conspicillatum</i> Weber, 1801	29	154	186	5	374		EF	0,6089	PG
<i>Dichotomius melzeri</i> (Luederwaldt, 1922)	28	26	16		70		EF	0,3365	PG
<i>Canthon</i> aff. <i>chalybaeus</i>	23	3		4	30	4	G	0,0306	TP
<i>Canthidium pinotoides</i> Balthasar, 1939	23				23	395	EA	0,0105	PP
<i>Scybalocanthon uniplagiatus</i> (Schmidt, 1922)	21	47	10		78		EF	0,0237	TP
<i>Dichotomius bos</i> (Blanchard, 1846)	21	23	48	5	97	605	EA	0,3851	PG
<i>Canthon</i> aff. <i>chiriguano</i>	20	25	2		47	1	EF	0,006	TP
<i>Dichotomius cuprinus</i> (Felsche, 1901)	20				20	14	G	0,2323	PG
<i>Canthidium</i> sp.4	19	158	51	1	229	2	-	0,0308	PP
<i>Coprophanæus cyanescens</i> Olsoufieff 1924	16	30	25	4	75		G	0,6968	PG
<i>Ateuchus</i> aff. <i>striatulus</i>	13	7	171	1	192	5	G	0,0132	PP
<i>Coprophanæus telamon</i> (Linnaeus, 1767)	13	4	8		25		EF	0,4021	PG
<i>Eurysternus plebejus</i> Harold, 1880	12	11			23		EF	0,0194	EP
<i>Deltochilum amazonicum</i> Bates, 1887	12	2			14		EF	0,5054	TG
<i>Ontherus azteca</i> Harold, 1869	11	17	7	1	36		G	0,0746	PG
<i>Onthophagus</i> aff. <i>hirculus</i>	11	8	1		20	53	EA	0,0054	PP
<i>Canthonella</i> sp.1	11	1		11	23	1	-	0,0033	TP
<i>Phanaeus cambeforti</i> Arnaud, 1982	9	25	9		43		EF	0,1935	PG
<i>Canthon quinque maculatus</i> Castelnau, 1840	9	18			27		EF	0,0782	TP
<i>Dichotomius nesus</i> (Olivier, 1789)	8	23	27	12	70	976	EA	0,295	PG
<i>Canthon</i> aff. <i>marmoratus</i>	8	13	5	22	48	3	EF	0,017	TP
<i>Canthidium</i> sp.7	7	2	11	1	21	2	-	0,0322	PP
<i>Uroxys</i> sp.3	6		9	1	16		-	0,0047	-
<i>Phanaeus chalcomelas</i> (Perty, 1830)	5	2	5		12		EF	0,2295	PG
<i>Oxysternon silenus</i> (Laporte, 1840)	4	11	6	2	23		EF	0,1662	PG
<i>Deltochilum</i> aff. <i>komareki</i>	3	4	19	12	38		EF	0,0614	TG
<i>Canthon</i> aff. <i>coloratus</i>	3	2	1		6		-	0,0218	TP
<i>Dichotomius worontzowi</i> (Pereira, 1942)	2	4	13	6	25		EF	0,2174	PG
<i>Dichotomius</i> aff. <i>crenatipennis</i>	2	2	6		10		G	0,0731	PG
<i>Ontherus appendiculatus</i> (Mannerheim, 1829)	2	2	2	1	7	275	EA	0,0466	PP
<i>Ateuchus pygidialis</i> (Harold, 1868)	2	1	5		8	221	EA	0,0088	PP
<i>Onthophagus onthochromus</i> Arrow, 1913	1	3	5		9		EF	0,0398	PP
<i>Ontherus digitatus</i> Harold, 1868	1	1			2	1	G	0,032	PP
<i>Phanaeus sororibispinus</i> Edmonds & Zidek, 2012	1		3		4		-	0,168	PG
<i>Canthidium</i> sp.14	1		2	1	4		-	0,0308	PP
<i>Deltochilum</i> aff. <i>crenulipes</i>	1				1		EF		TP
<i>Deltochilum orbiculare</i> Lansberge, 1874	1				1		EF	0,3673	TG
<i>Scybalocanthon aereus</i> (Schmidt, 1922)	1				1		EF	0,0232	TP
<i>Dichotomius</i> sp.2	1				1		-		PG
<i>Ontherus planus</i> Genier, 1996	1				1		-	0,1227	PP
<i>Dichotomius carinatus</i> (Luederwaldt, 1925)		24			24		EF	0,5098	PG
<i>Canthidium angulicolle</i> Balthasar, 1939		19	2		21	419	G	0,032	PP
<i>Dichotomius nimuendaju</i> (Luederwaldt, 1925)		1	1		2		EF	0,4872	PG
<i>Canthon curvodilatatus</i> Schmidt, 1920		1			1	109	EA	0,009	TP

Espécies	AC	FG	FM	FP	TF	Pastos	Ph	Biomassa	GF
<i>Diabroctis mimas</i> (Linnaeus, 1758)		1			1	1	-	0,8058	PG
<i>Canthon</i> aff. <i>rufoceruleus</i>		1			1		-	0,0093	TP
<i>Malagoneilla</i> aff. <i>punctatostrigata</i>		1			1		-	0,1833	TG
<i>Canthidium</i> aff. <i>basale</i>			8		8		EF	0,0124	PP
<i>Agamopus</i> sp.1		4		1	5	68	G	0,0027	TP
<i>Eutrichillum</i> sp.1		2		1	3	1	-	0,0023	EP
<i>Canthidium</i> sp.10		2			2	29	-	0,0279	PP
<i>Genieridium cryptops</i> (Arrow, 1913)			2		2	6	EA	0,0054	EP
<i>Coprophanæus</i> aff. <i>ensifer</i>			2		2	1	EF	29,370	PG
<i>Canthidium</i> sp.2			1	2	3	131	EA		PP
<i>Onthophagus</i> aff. <i>buculus</i>			1		1	311	EA	0,011	PP
<i>Ateuchus</i> aff. <i>steinbachi</i>			1		1	7	G	0,0083	PP
<i>Dichotomius</i> sp.1			1		1		-		PG
<i>Phanaeus bispinus</i> Bates, 1868			1		1		-	0,0969	PG
<i>Canthidium</i> sp.13				14	14	1	-	0,0043	PP
<i>Canthon</i> aff. <i>simulans</i>				1	1	81	EA	0,0077	TP
<i>Genieridium bidens</i> (Balthasar, 1942)						409	EA	0,0059	EP
<i>Canthon lituratus</i> (Germar, 1813)						226	EA	0,006	TP
<i>Ateuchus</i> aff. <i>semicibratus</i>						186	EA	0,0145	PP
<i>Canthon cinctellus</i> Germar, 1824						31	EA	0,0084	TP
<i>Dichotomius semiaeneus</i> Germar, 1824						13	EA	0,1246	PG
<i>Canthon dives</i> Harold, 1868						12	EA	0,0752	TP
<i>Oxystemon paleo</i> Castelnau, 1840						12	EA	0,218	PG
<i>Digitonthophagus gazella</i> (Fabricius 1787)						11	EA	0,04	PP
<i>Dichotomius lycas</i> (Felsche, 1901)						11	G	0,2203	PG
<i>Canthidium prasinum</i> (Blanchard, 1846)						6	G	0,0265	PP
<i>Ateuchus vividus</i> (Germar, 1823)						3	EA	0,0204	PP
<i>Canthidium aeneolum</i> Harold, 1867						3	-	0,0148	PP
<i>Phanaeus palaeno</i> Blanchard, 1846						2	EA	0,1043	PG
<i>Canthon</i> sp.1						2	-		TP
<i>Coprophanæus spitzzi</i> (Pessôa, 1934)						2	EA	0,5936	PG
<i>Canthon granuliceps</i> Felsche, 1910						1	EA	0,0117	TP
<i>Canthidium</i> aff. <i>pullum</i>						1	-	0,022	PP
<i>Canthon muticus</i> Harold, 1868						1	-	0,0117	TP
<i>Deltochilum pseudoicarus</i> (Balthasar, 1939)						1	-	0,3311	TG
<i>Phanaeus kirbyi</i> Vigors, 1825						1	-	0,2745	PG
Abundância	4.300	8.021	6.015	639	18.975	16.074			
Total									
γ	61	58	61	33	80	58			
α	30,4	29,6	27	13,25	25,06	13,17			
β_w	1,97	1,96	2,26	2,49	3,19	4,55			
β (Permidisp)	0,34	0,35	0,36	0,41	0,40	0,52			
Especialista em Floresta									
γ	21	21	19	7	21				
α	15	13	10,2	3,5	10,8				
β_w	1,4	1,61	1,86	2	1,95				
β (Permidisp)	0,33	0,32	0,35	0,35	0,43				
Especialista em áreas abertas									
γ	7	7	9	6	12	24			
α	2,2	3,2	3,2	1,75	2,63	8,52			
β_w	3,18	2,18	2,81	3,42	4,56	2,81			
β (Permidisp)	0,53	0,43	0,53	0,59	0,50	0,52			
Generalistas de habitat									
γ	22	23	21	14	26	13			
α	10,4	11,4	10,2	6	9,68	2,82			
β_w	2,11	2,02	2,06	2,33	2,68	4,6			
β (Permidisp)	0,30	0,42	0,36	0,31	0,41	0,53			

Legenda:

AC = áreas contínuas (>1,000 ha); FG = fragmentos grandes (76 a 201 ha); FM = fragmentos médios (22 a 53 ha) e FP = fragmentos pequenos (3,7 a 12 ha); TF = soma das abundâncias encontradas em todos os fragmentos,

Ph= preferência por habitat: EF = especialistas em floresta; EA = especialistas em áreas abertas; G = generalistas de habitat e (-) sem informação,

GF = grupos funcionais: EG = endocoprídeos grandes; EP = endocoprídeos pequenos; PG = paracoprídeos grandes; PP = paracoprídeos pequenos; TG = telecoprídeos grandes e TP = telecoprídeos pequenos.

Biomassa= referente ao peso individual médio das espécies.

Efeitos da substituição da floresta por pastagem

Os fragmentos florestais apresentaram maior riqueza (81 espécies, média $25,73 \pm 9,29$) que as pastagens (58 espécies, média $12,84 \pm 6,66$) ($\chi^2_{(36)} = 82,10$; $p < 0,001$). Quanto à abundância, não houve diferença entre os fragmentos (18,975 indivíduos, média = $998 \pm 971,94$) e as pastagens (16.074 indivíduos, média = $846,44 \pm 1,379,72$). Porém, os fragmentos apresentaram maior biomassa (1.898,28 g, média = $99,90 \pm 126,09$) que as pastagens (631,65 g, média = $33,24 \pm 43,38$ g) por unidade amostral ($\chi^2_{(36)} = 14,68$; $p < 0,001$).

Com exceção do FP ($\chi^2_{(6)} = 3,1$; $p = 0,08$), as áreas de florestas apresentaram maiores riquezas que as pastagens adjacentes, segue: AC e pastagem ($\chi^2_{(8)} = 59,16$; $p < 0,001$), FG e pastagem ($\chi^2_{(8)} = 48,03$; $p < 0,001$), FM e pastagem ($\chi^2_{(8)} = 19,48$; $p < 0,001$). Para abundância e biomassa houve diferença apenas entre FG e pastagem (abundância $\chi^2_{(8)} = 3,156$; $p < 0,05$; biomassa $\chi^2_{(8)} = 11,74$; $p < 0,05$) (Fig. 5).

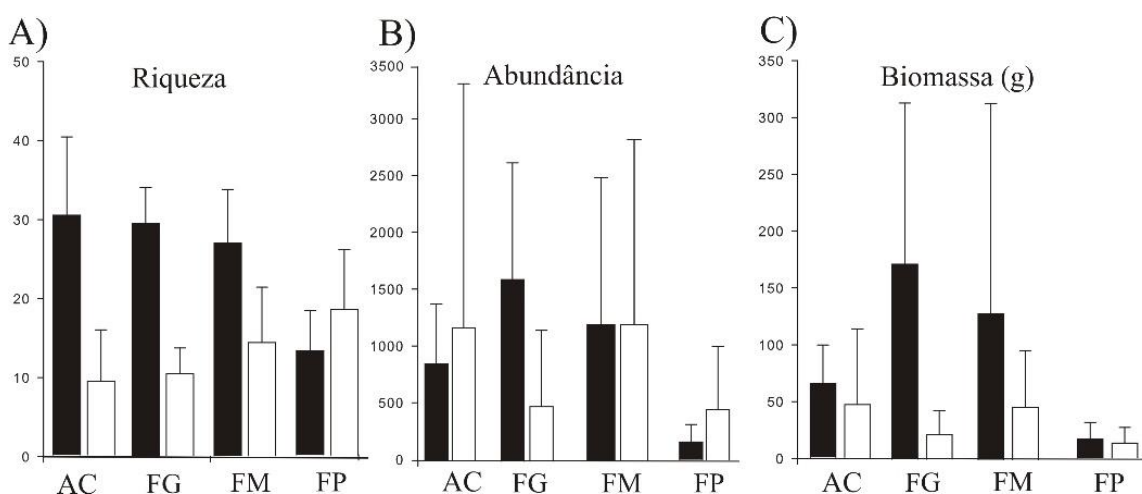


Fig. 5 Riquezas (A), Abundância (B) e biomassa (C) de Scarabaeinae coletados em áreas de florestas (barras preenchidas) com diferentes tamanhos e pastagens adjacentes (barras vazias) no sul da região Amazônica, AC = Áreas contínuas (> 1000 ha), FG = Fragmentos Grandes, FM = Fragmentos médios e FP = Fragmentos pequenos.

Efeito da redução da área

Das 81 espécies coletadas nos fragmentos, 61 puderam ser classificadas quanto à preferência de habitat. Dessas, 35 espécies (57,37%) com 9,303 indivíduos (55%) foram classificadas como especialistas em florestas, 14 espécies (23%) com 7,158 indivíduos (42,2%) como generalistas de habitat e 12 espécies (19%) com 455 indivíduos (3%) foram classificadas como especialistas em áreas abertas. Em pastagens, entre as 58

espécies coletadas, 43 puderam ser classificadas quanto a preferência de habitat. Dessas, 23 espécies (53%) com 15,146 indivíduos (94,5%) foram consideradas especialistas em áreas abertas, 13 espécies (30%) com 844 indivíduos (5%) foram, classificados como generalistas de habitat e sete espécies (16%) com 25 indivíduos (0,16%) foram considerados especialistas em florestas (Fig. 6A-B). Nossos resultados demonstraram que os FPs apresentaram redução na proporção da riqueza e abundância das espécies especialistas em florestas e aumento da riqueza e abundância das espécies generalistas de habitat e especialistas em áreas abertas (Fig. 6C-D).

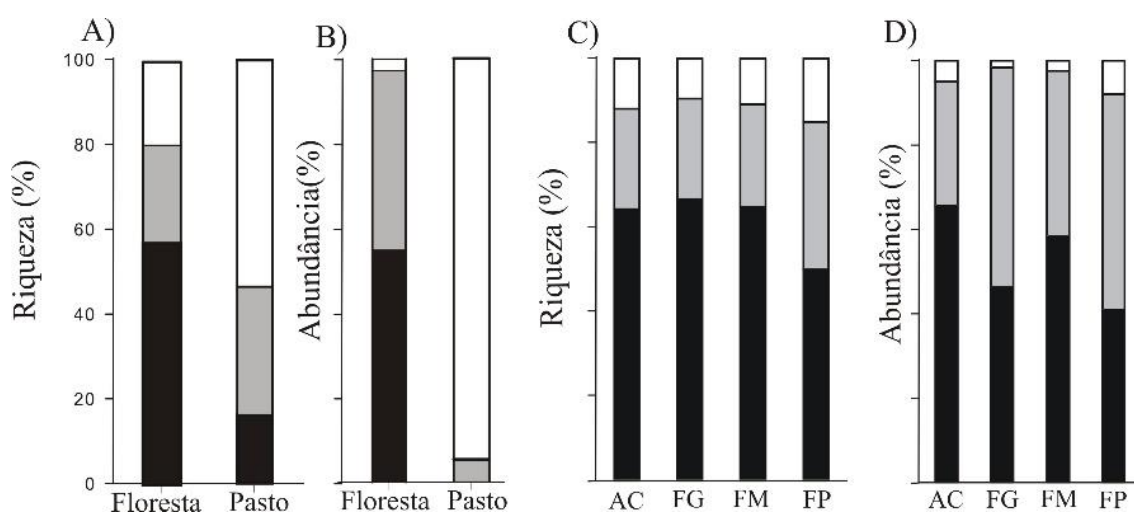


Fig. 6 Proporções de riqueza (A e C) e abundância (B e D) de Scarabaeinae especialistas em florestas (porção preta), generalistas de habitat (porção cinza) e especialistas em área abertas (porção branca) coletados em pastagens e em fragmentos florestais de diferentes tamanhos, AC = áreas contínuas; FG = fragmentos grandes; FM = fragmentos médios e FP = fragmentos pequenos.

O aumento da área dos fragmentos teve efeito positivo para riqueza total ($F_{(17)} = 8,74$; $p < 0,001$), riqueza das espécies grandes ($F_{(17)} = 6,49$; $p = 0,02$) e pequenas ($F_{(17)} = 7,75$; $p = 0,012$) e para abundância ($F_{(17)} = 4,464$; $p = 0,049$) e biomassa ($F_{(17)} = 7,95$; $p = 0,011$) das espécies pequenas. Assim como, para a riqueza de especialista em florestas ($F_{(17)} = 13,59$; $p < 0,01$) e abundância de especialistas em florestas ($F_{(17)} = 4,6$ $p < 0,05$). Porém, foi observado influência positiva para todos os demais conjuntos de dados (Fig. 7), com efeito marginal para riqueza de generalistas ($F_{(17)} = 3,41$; $p = 0,08$), abundância total ($F_{(17)} = 3,81$; $p = 0,06$) e biomassa de especialistas em florestas ($F_{(17)} = 3,18$; $p = 0,09$).

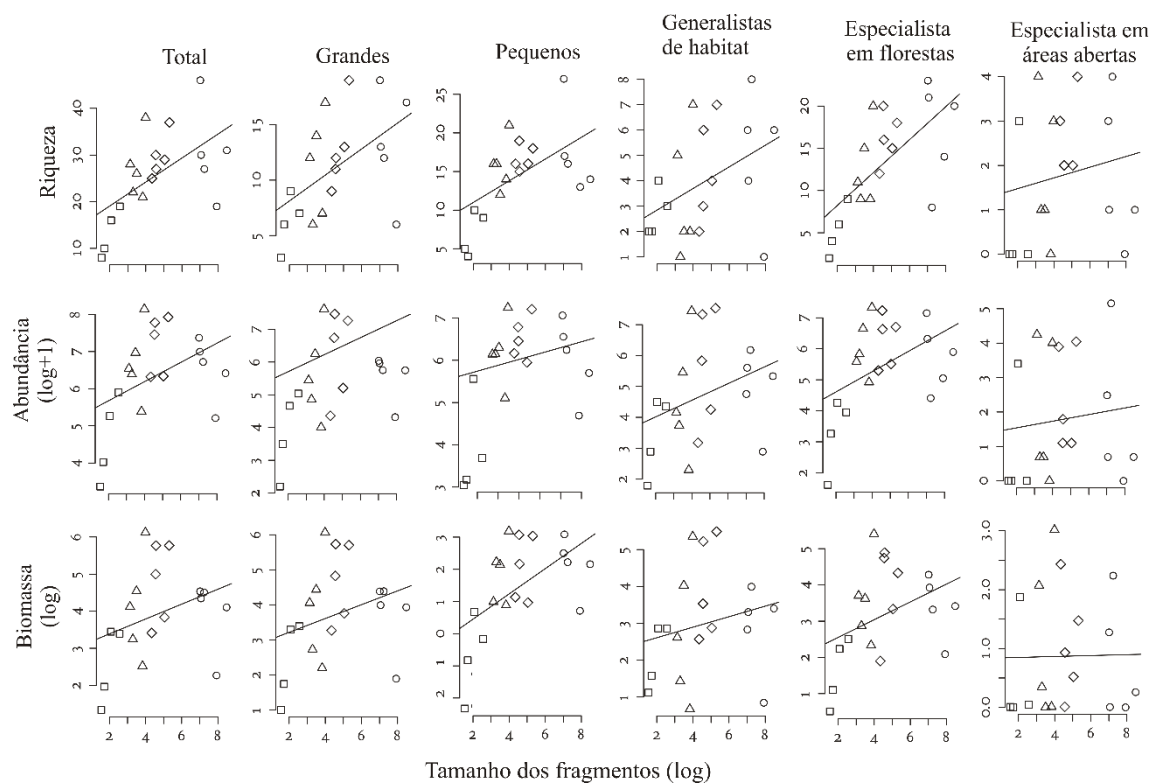


Fig. 7 Efeitos do tamanho do fragmento na riqueza, abundância e biomassa de Scarabaeinae. Análise realizadas para os dados totais, espécies grandes (≥ 1 cm), pequenas (< 1 cm), generalistas de habitat, especialistas em florestas e especialistas em áreas abertas. Scarabaeinae coletados em 19 fragmentos de floresta estacional no sul da região Amazônica. Círculos = áreas contínuas (AC); losango = fragmentos grandes (FG); triângulos = fragmentos médios (FM) e os quadrados = fragmentos pequenos (FP).

Quanto as categorias de tamanho dos fragmentos, foi observado que as ACs, os FGs e os FMs possuem riquezas similares de espécies (AC = 61 espécies, média $30,6 \pm 9,81$; FG = 58 espécies, média $29,6 \pm 4,57$; FM = 61 espécies, média $27 \pm 6,68$). Os FPs apresentaram as menores riquezas (33 espécies, média $17,2 \pm 9,9$) e diferiram dos demais grupos (dados totais, $\chi^2_{(15)} = 36,91$; $p < 0,001$). A riqueza de espécies de grande porte também reduziu nos FPs quando comparado as ACs e os FGs (Fig. 8A, $\chi^2_{(15)} = 13,55$; $p < 0,05$). A redução da área teve efeito (negativo) apenas sobre as espécies especialistas em florestas (Fig. 8B, $\chi^2_{(15)} = 33,63$; $p < 0,001$).

Quanto à abundância, os FPs apresentaram redução com relação às demais áreas (dados totais, $\chi^2_{(15)} = 16,59$; $p < 0,001$). Para as espécies de grande porte os FPs diferiram dos FGs e dos FMs, mas não diferiram das ACs (Fig. 8C, $\chi^2_{(15)} = 13,23$; $p < 0,005$). Os FPs apresentaram menor abundância para as três categorias analisadas: espécies de pequeno porte (Fig. 8C, $\chi^2_{(15)} = 16,54$; $p < 0,0001$); espécies especialistas em florestas (Fig. 8D, $\chi^2_{(15)} = 21,74$; $p < 0,001$) e de generalistas de habitat que as demais áreas. Porém a abundância de generalistas não diferiu entre FPs e ACs (Fig. 8D, $\chi^2_{(15)} = 9,76$; $p < 0,05$).

Houve diferença entre a biomassa total de Scarabaeinae entre as áreas estudadas ($\chi^2_{(15)} = 11,35; p < 0,05$) com maior biomassa nos FGs. O mesmo padrão foi observado para as espécies de grande porte ($\chi^2_{(15)} = 10,78; p = 0,05$) e pequeno porte (Fig. 8E, $\chi^2_{(15)} = 8,79; p < 0,001$). Os FPs apresentaram redução na biomassa de espécies especialistas em florestas (Fig. 8F, $\chi^2_{(15)} = 17,48; p < 0,001$).

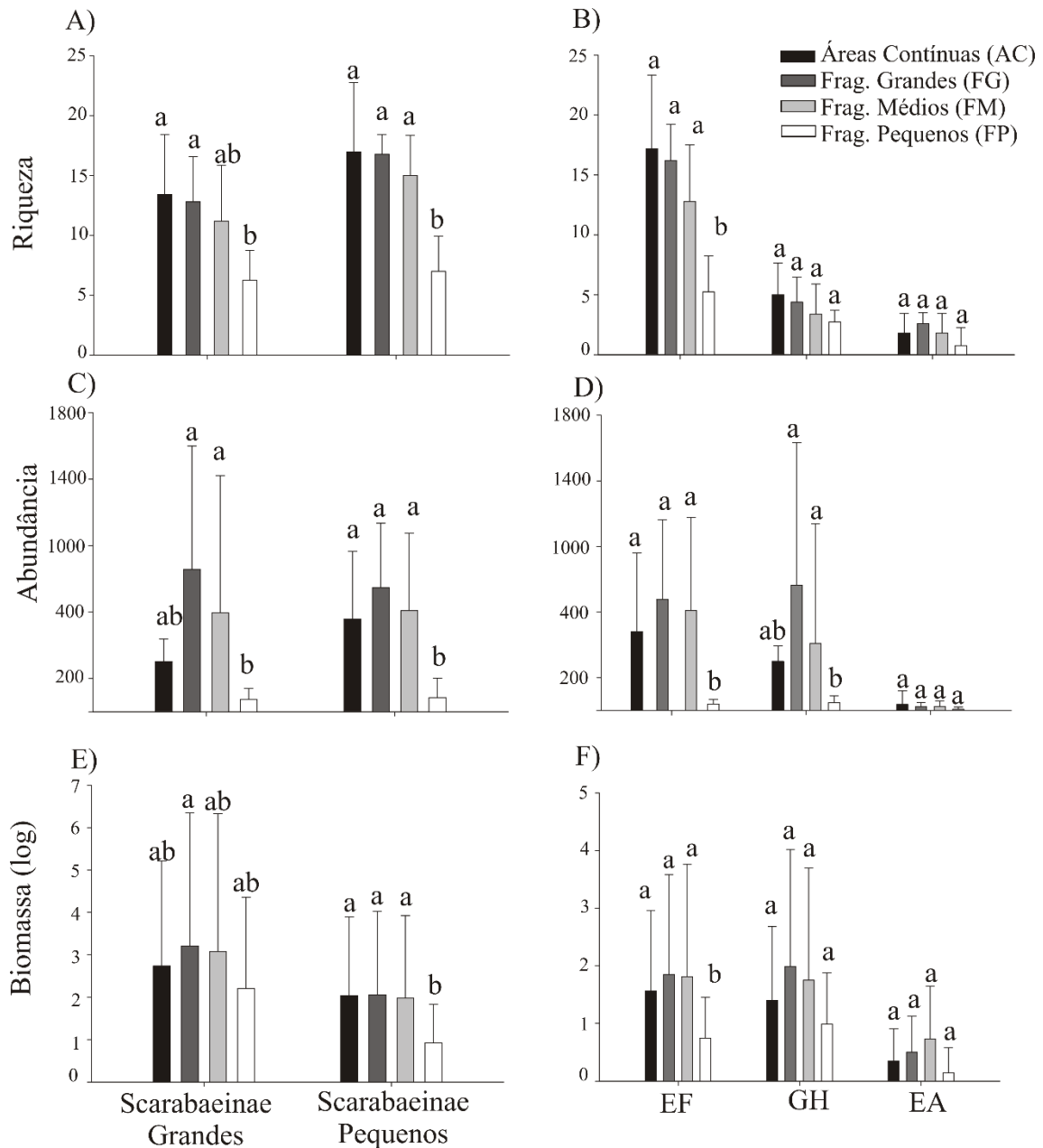


Fig. 8 Resultados dos GLMs para Riqueza (A e B), abundância (C e D) e biomassa (E e F) de Scarabaeinae coletados em áreas contínuas, fragmentos grandes, médios e pequenos no extremo sul da Amazônia. A, C e E) riqueza, abundância e biomassa de Scarabaeinae grandes (≥ 1 cm) e pequenos (< 1 cm). B, D e F) riqueza, abundância e biomassa de Scarabaeinae especialistas em florestas (EF); generalistas de habitat (GH) e especialistas em áreas abertas (EA). Letras diferentes representam diferença entre os locais ($\chi^2 = p < 0,05$).

Efeito da modificação e redução da área dos fragmentos na composição de espécies e diversidade beta

No total, 36% das espécies (37 espécies) foram compartilhadas entre os fragmentos e as pastagens, Porém, o tamanho da área dos fragmentos influenciou na proporção de compartilhamento de espécies entre floresta e pastagem. Os FPs compartilharam 58% (19 espécies) com as pastagens (todas as pastagens), seguido pelos FMs, com 46% (28 espécies), FGs com 44% (26 espécies) e ACs com 41% (25 espécies). As pastagens apresentaram elevado número de espécies exclusivas, uma vez que das 58 espécies encontradas nas pastagens 25% (20 espécies) foram exclusivas. Para esses dados foi considerado apenas a ocorrência da espécie no local, independente da abundância relativa.

As áreas de floresta e de pastagem apresentaram composição de espécies distintas (Fig. 9A, PERMANOVA $F_{\text{pseudo}}(18) = 10,5$ $R^2 = 0,63$; $p < 0,05$). Também foi observada variação na composição entre as áreas de floresta (PERMANOVA $F_{\text{pseudo}}(18) = 2,29$; $R^2 = 0,32$, $p < 0,001$). Essa diferença está relacionada apenas na composição dos FPs que se distinguiram de todas as demais áreas florestadas (Apêndice S1). No caso das ACs, FGs e os FMs não apresentaram diferença na composição de espécies entre si (Apêndice S1). As pastagens demonstraram alta similaridade e não diferiram na composição de espécies (Fig. 9A).

Para as espécies generalistas de habitat, não houve diferença entre os fragmentos (Fig. 9B). Porém, as análises pareadas demonstram haver diferença entre as ACs e os FPs (PERMANOVA $F_{\text{pseudo}}(18) = 3,39$ $R^2 = 0,33$; $p < 0,05$) e diferença marginal entre os FMs e os FPs (PERMANOVA $F_{\text{pseudo}}(18) = 1,9$ $R^2 = 0,21$; $p = 0,06$). Já entre as espécies generalistas dos fragmentos e das pastagens foi observada diferença (PERMANOVA $F_{\text{pseudo}}(18) = 8,07$ $R^2 = 0,57$; $p < 0,001$), apenas os FGs não apresentaram diferença para as PERMANOVAS pareadas (Ver apêndice S1).

Para as espécies especialistas em áreas abertas, o tamanho do fragmento não teve efeito sobre a variação da composição de espécies, apenas FGs e FPs apresentaram diferença marginal na composição (Fig. 9C, Ver apêndice S1). Porém, a substituição da floresta por pastagens causou modificação na composição de espécies desse grupo (PERMANOVA $F_{\text{pseudo}}(18) = 4,8$ $R^2 = 0,12$; $p < 0,05$), apenas as ACs não apresentaram diferença na composição com as pastagens adjacentes (Ver apêndice S1). As espécies especialistas em florestas apresentaram diferença entre os fragmentos (Fig. 8D,

PERMANOVA $F_{\text{pseudo (18)}} = 3,42$; $R^2 = 0,4$; $P < 0,001$). Tais diferenças estão relacionadas aos FPs, que se diferiram de todas as demais áreas florestais (Apêndice S1).

Tanto a diversidade β_w (multiplicativa) quanto as análises de PERMIDISP demonstraram maior diversidade β para as pastagens quanto comparado com as florestas. Isso foi constatado para os dados totais e para as espécies generalistas de habitat (Tabela 2). Porém, as especialistas em áreas abertas, as florestas apresentaram maior valor para β multiplicativa (4,56) que as pastagens (2,81). Estas duas métricas também demonstraram aumento da diversidade β nos FPs para os dados totais, espécies especialistas em florestas e generalistas de habitat. Nossos resultados demonstraram que apenas as espécies generalistas de habitat apresentaram diferença na diversidade beta entre fragmentos e pastagens (PERMIDISP: fragmentos = 0,41-, pastagens 0,53- [$F_{(34)} = 6,27$; $p < 0,05$]). Entre as categorias de tamanho dos fragmentos, não foi observada diferença na diversidade beta para nenhum dos conjuntos de dados analisados (Fig. 9, ver Tabela 2 e apêndice S1 para resultados da PERMIDISP).

Aninhamento

Nossos resultados demonstraram alto grau de aninhamento das comunidades de Scarabaeinae. Os FPs apresentaram apenas duas espécies exclusivas *Canthidium* sp.13 (14 indivíduos) e *Canthon* aff. *simulans* (um indivíduo), porém estas espécies foram encontradas nas pastagens. Quando analisado apenas as espécies especialistas em florestas, todas as espécies presentes nos FPs também estão presentes nos demais fragmentos (Fig. 9D, aninhamento). Das 61 espécies encontradas nos FMs apenas 13 não estão nas ACs (Tabela 2). Já ao analisar somente as espécies especialistas em florestas, apenas *Scybalocanthon uniplagiatus* e *Sylvicanthon* sp.1 foram exclusivas dos FMs (Tabela 2). Em FGs apenas sete espécies não estavam presentes nas ACs, e somente *Phanaeus chalcomelas* foi exclusiva entre as espécies especialistas de florestas (Tabela 2). Os valores de NODFs demonstraram maior grau de aninhamento para as espécies especialistas em florestas. Assim, segue os resultados para as análises de aninhamento entre os fragmentos: dados totais = 0,677; generalistas de habitat = 0,676; especialistas em florestas = 0,70; especialistas em áreas abertas = 0,666. Todos os padrões de aninhamento das espécies foram diferentes do encontrado ao acaso com 1,000 aleatorizações, exceto para generalistas de habitat.

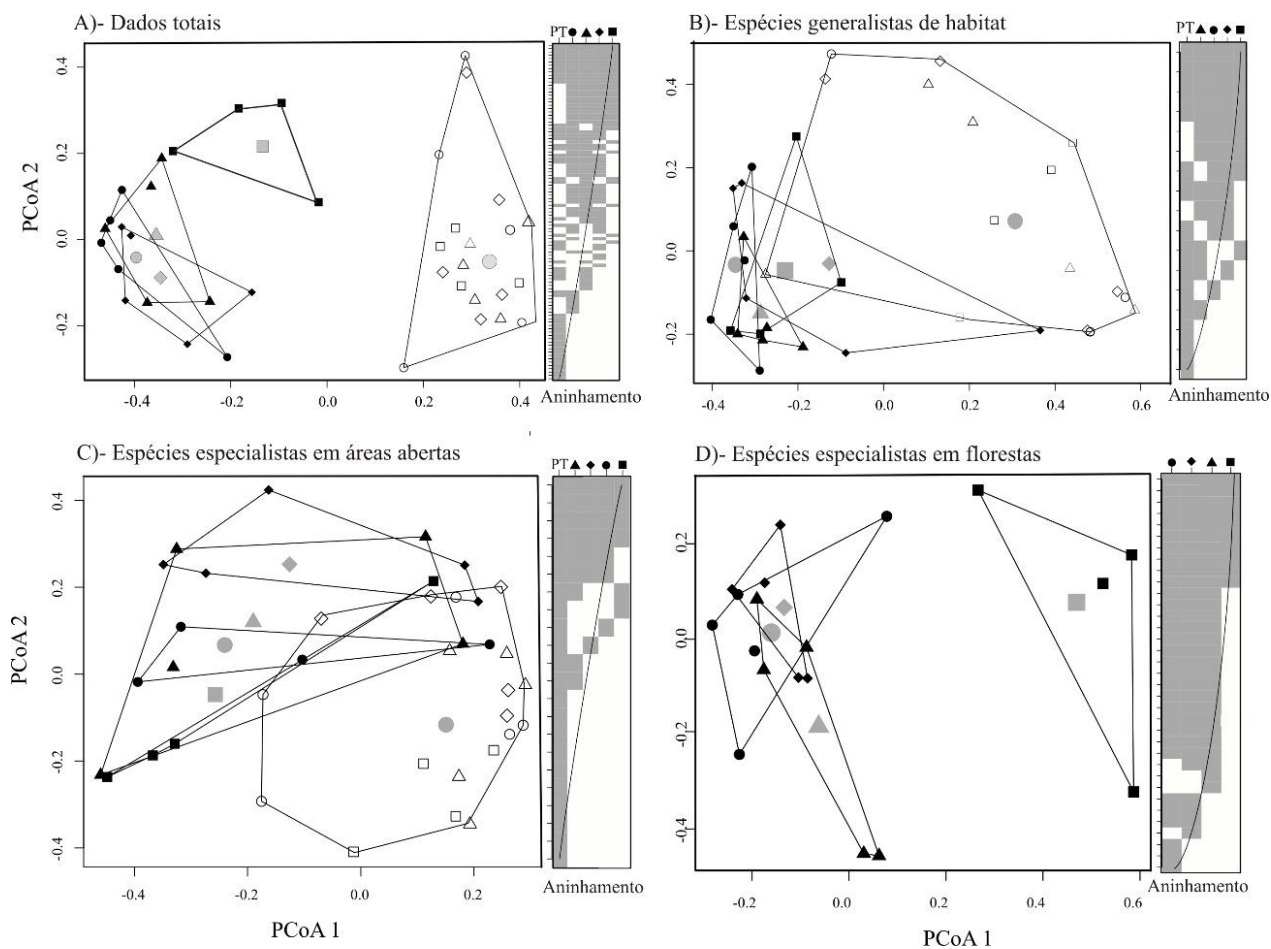


Fig. 9 Análises de Coordenadas Principais (PCoAs) com ordenações dos centroides da homogeneidade da variância (PERMDISP) e subsequente análise de aninhamento. A) Dados totais, B) Espécies generalistas de habitat, C) Espécies especialistas em áreas abertas, D) Espécies especialistas em florestas.

Legenda:

Nas PCoAs, símbolos cinza representam o centro da distribuição, os abertos as pastagens (PT), os símbolos fechados representam os fragmentos (FG, FM e FP), na seguinte ordem: círculos = áreas contínuas (AC); losango = fragmentos grandes (FG); triângulos = fragmentos médios (FM) e os quadrados = fragmentos pequenos (FP). Dados baseados em matriz de distância de Bray-Curtis com dados de abundâncias (log +1).

Efeito da modificação e redução da área dos fragmentos dos grupos funcionais

Com a substituição das florestas por pastagens houve uma modificação na estrutura dos grupos funcionais dos Scarabaeinae, com diferença na proporção do número de indivíduos entre os fragmentos e as pastagens para todos os grupos funcionais (Fig. 10, ver apêndice S2 para resultados do χ^2). Os paracoprídeos (pequenos e grandes) e os endocoprídeos grandes representaram a maior proporção das espécies nos fragmentos, enquanto as pastagens apresentaram maior proporção de endocoprídeos pequenos. Quanto à riqueza, as proporções dos grupos entre os fragmentos e as pastagens

mantiveram-se constantes. Os paracoprídeos grandes representaram 85% da biomassa nas pastagens e 56% nos fragmentos. Com isso, as pastagens apresentaram redução da biomassa de endocoprídeos e telecoprídeos grandes com relação aos fragmentos (Fig. 10).

Quanto aos efeitos da redução da área sobre os grupos funcionais, os FPs demonstraram maior variação na estrutura, pois apresentaram um aumento da proporção dos paracoprídeos grandes e redução de telecoprídeos e endocoprídeos grandes (Fig. 9). O tamanho dos fragmentos não afetou na proporção do número de espécies por grupo funcional, com maior proporção de paracoprídeos de ambos os tamanhos. Observamos redução da biomassa dos endocoprídeos e telecoprídeos grandes e aumento na proporção da biomassa dos paracoprídeos grandes com a redução do tamanho dos fragmentos (Fig. 10).

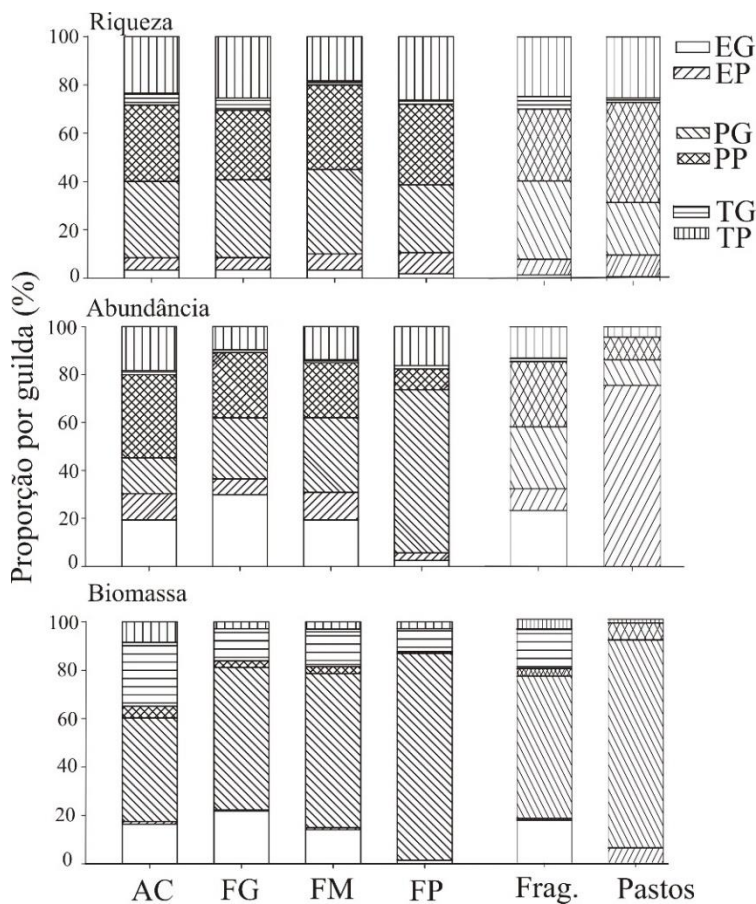


Fig. 10 Proporções da riqueza, abundância e biomassa dos grupos funcionais dos besouros rola-bostas coletados com *pitfall* em fragmentos de floresta semidecidual de diferentes tamanhos e nas pastagens adjacentes. AC = áreas contínuas; FG = fragmentos grandes; FM = fragmentos médios; FP = fragmentos pequenos; Frag= todos os fragmentos; Pastos = todas as pastagens. Grupos funcionais utilizados: EG = endocoprídeos grandes; EP = endocoprídeos pequenos; PG = paracoprídeos grandes; PP = paracoprídeos pequenos; TG = telecoprídeos grandes e TP = telecoprídeos pequenos.

Discussão

Padrão geral de riqueza e abundância nos fragmentos e nas pastagens

Nossos resultados demonstram que a substituição da floresta por pastagem reduz a riqueza de espécies de Scarabaeinae. Devido à proximidade e conectividade com áreas de cerrado, as pastagens apresentam comunidades estruturadas e independentes dos fragmentos adjacentes. Além disso, destacamos que a capacidade de transpor a matriz de pastagem exerceu influência nas respostas aos efeitos da redução a área dos fragmentos. Destacamos, que apenas as espécies especialistas em florestas foram sensíveis à redução da área dos fragmentos e que os fragmentos pequenos (< 12 ha) apresentaram as maiores perdas de diversidade de Scarabaeinae.

A redução da riqueza e surgimento de espécies dominantes, principalmente espécies de pequeno porte como *Trichillum externepunctatum*, são padrões globais oriundos da substituição da floresta por pastagem (Nichols et al. 2007). As diferenças nas condições microclimáticas e na qualidade e disponibilidade dos recursos alimentares são os principais fatores que levam à redução da riqueza e a modificação na composição de espécies de Scarabaeinae, entre florestas e pastagens (Scheffler 2005; Horgan 2007; Quintero e Halffter 2009). As espécies adaptadas às condições de florestas não toleram, principalmente, temperaturas elevadas, baixa umidade e maior luminosidade das áreas abertas, devido a implicações e limitações fisiológicas (Chown 2001). Essas variações microclimáticas acarretam ressecamento mais rápido do recurso alimentar (Klein 1989), morte de larvas dos paracoprídeos (Sowig 1995) e alta troca de espécies entre áreas florestadas e áreas abertas (Spector e Ayzama 2003; Silva et al. 2014).

Porém, a resposta à modificação do habitat original por pastagem apresenta forte relação com a localização biogeográfica da área de estudo. As pastagens inseridas em área de formação aberta como Cerrado, Caatinga e Chaco apresentam menor perda de espécies (Vieira et al. 2008; Almeida et al. 2011; Rodrigues et al. 2013) que as pastagens inseridas em ambientes de formação vegetacional fechada, como Floresta Amazônica (Scheffler 2005; Braga et al. 2013; Korasaki et al. 2013; Silva et al. 2014) e Mata Atlântica (Lopes et al. 2011). Isso porque, as espécies de áreas abertas são capazes de utilizar as pastagens como habitat e, muitas também, as fezes bovinas como recurso. Além disso, tais espécies estão adaptadas a insolação e ao rápido ressecamento do recurso (Horgan 2007).

As áreas naturalmente abertas (Cerrado, Chaco e Caatinga) são as fontes das espécies de Scarabaeinae para as pastagens do Brasil (Vidaurre-Sanchez 2011). Muitas destas espécies são capazes de penetrar nos fragmentos, principalmente aqueles com maior grau de perturbação, como *Dichotomius bos*, *D. nisus* e *T. externepunctatum* que apresentam elevada abundância nas pastagens e conseguem penetrar nos fragmentos, porém com abundância reduzida. Davis e Philips (2009) também encontraram espécies oriundas de áreas abertas no interior de fragmentos alterados e afirmam que as condições fisiológicas das espécies de savana favorecem a maior capacidade de colonização de áreas agrícolas e de fragmentos florestais com maior grau de perturbação.

Importância do efeito da matriz para o entendimento dos efeitos da fragmentação

As importâncias da matriz sobre os efeitos da fragmentação são bem discutidos na literatura para diversos grupos (Prevedello e Vieira 2009). Os estudos dos efeitos da matriz, principalmente relacionados à permeabilidade ou seletividade da matriz sobre os organismos é fundamental para o entendimento dos efeitos da fragmentação e redução do habitat (Ewers e Didham 2006; Prevedello e Vieira 2009; Fahrig 2013). Porém, a influência da matriz sobre os efeitos da fragmentação e redução do habitat devem ser analisados no contexto da paisagem (Pardini et al. 2010; Villard e Metzger 2014) e também no contexto biogeográfico (Rös et al. 2012). Neste trabalho, as distintas respostas das espécies especialistas em floresta, generalistas de habitat e especialistas em áreas abertas, em relação à redução da área dos fragmentos, demonstraram que a capacidade de transpor a matriz de pastagem influencia na resposta dos Scarabaeinae aos efeitos da fragmentação. Por sua vez, a localização da área de estudo influencia no elevado número de espécies que são capazes de utilizar as pastagens e os remanescentes de fragmentos concomitantemente.

Efeito da redução da área sobre riqueza, abundância e biomassa de especialistas e generalistas de habitat

Os efeitos da redução da área sobre a riqueza de Scarabaeinae já são bem estudados e fontes de amplas discussões (Klein 1989; Estrada et al. 1999; Hingrat e Feer 2002; Andresen 2003; Feer e Hingrat 2005; Nichols et al. 2007; Filgueiras et al. 2011). Contudo, nossos resultados destacam os diferentes efeitos da fragmentação sobre as espécies capazes ou não de transpor e viver na matriz de pastagem. A redução da riqueza de espécies especialistas em florestas nos fragmentos pequenos e o aumento da proporção

de espécies generalistas de habitat demonstram a convergência da composição de espécies para os locais com qualidade de habitat reduzido (Feature et al. 2002). As espécies especialistas em florestas não conseguem manter a dinâmica de colonização e recolonização das áreas fragmentadas, uma vez que o isolamento impede a dinâmica de metapopulação, levando a redução das populações isoladas e aumento da probabilidade de extinção local (Gaggiotti e Hanski 2004; Berry et al. 2005). Já as espécies generalistas de habitat conseguem permanecer em fragmentos com elevado grau de perturbação de habitat, como os fragmentos menores, e manter a dinâmica de colonização e recolonização dos fragmentos através das pastagens.

Destacamos também que os efeitos da fragmentação são mais acentuados nos fragmentos menores por serem mais afetados pelos efeitos de borda (Collinge 1996). Esses fragmentos são mais suscetíveis a espécies invasoras e estocasticidade ambiental como fogo e vendavais (Laurance et al. 2011; Porensky e Young 2013) e apresentam redução na disponibilidade de recurso alimentar (Estrada et al. 1999) devido, principalmente, à redução de mamíferos de médio e grande porte (Michalski e Peres 2005). Além disso, locais com maior grau de perturbação ambiental apresentam aumento na diversidade de moscas copronecrófagas (Barlow et al. 2007), o que pode aumentar a competição e reduzir os recursos para os Scarabaeinae (Braga et al. 2012). Certamente, todas essas condições geram habitats desfavoráveis para as espécies especialistas em ambiente florestal, o que acarreta maior probabilidade de extinção local (Berry et al. 2005). Isso pode facilitar a colonização e estabilização de populações de espécies generalistas de habitat devido a menor competição por recurso.

Os Scarabaeinae de grande porte com maior abundância nos FPs são espécies com ampla distribuição geográfica, incluindo áreas de Cerrado e pastagens: *Dichotomius bos*; *Dichotomius carbonarius*; *Dichotomius nisus* e *Eurysternus caribaeus* (Louzada e Silva 2009; Silva et al. 2010; Lopes et al. 2011; Nunes et al. 2012). A presença dessas espécies nos FPs influenciou no baixo efeito do tamanho da área sobre a abundância das espécies de grande porte e no não efeito sobre a biomassa.

Apenas seis espécies de grande porte especialistas em florestas ocorreram nos FPs (Tabela 2) e apenas *Dichotomius* aff. *lucasi* 2 apresentou mais de dez indivíduos (espécie com ampla distribuição para matas de galeria e florestas semidecíduais no sul da Amazônia, obs. pessoal). Isso indica que os fragmentos pequenos não apresentam condições de manter a comunidade de Scarabaeinae nativos de grande porte, uma vez que

elas são mais suscetíveis à extinção em habitats mais perturbados (Larsen et al. 2005; Scheffler 2005).

Composição de espécies e diversidade beta: efeitos da fragmentação e implicações biogeográficas

A alta proporção de espécies compartilhadas entre os fragmentos e as pastagens está relacionada diretamente com a localização geográfica da área de estudo, que é circundada e conectada por área de Cerrado. Escobar et al. (2007) demonstraram que as respostas dos Scarabaeinae a substituição de floresta por pastagem estão relacionadas ao posicionamento geográfico da área de estudo e da história biogeográfica das espécies. As paisagens com alta heterogeneidade de habitat selecionam espécies generalistas de habitat capazes de sobreviver e de migrar entre as áreas abertas e fechadas (Rös et al. 2012). Essa maior plasticidade favorece a permanência dessas espécies em paisagens antropizadas.

A alta riqueza das pastagens e o grande número de espécies generalistas de habitat é reflexo da migração de espécies de áreas abertas para as regiões antropizadas. Espécies com maior distribuição geográfica são mais abundantes em paisagens heterogêneas e sujeitas a modificações constantes, pois também apresentam maior tolerância à substituição da floresta por áreas agrícolas (Davis et al. 2000). Desse modo, a transformação do habitat original facilita a entrada de espécies que estão ecológica e evolutivamente relacionadas aos ecossistemas vizinhos e adjacentes às áreas modificadas (Halffter et al. 1995; Rös et al. 2012).

A diversidade beta (PERMDISP) entre as categorias de fragmentos estudados não diferiu, o que demonstra alta troca de espécies entre os fragmentos independente da categoria de tamanho. Áreas maiores como as ACs e os FGs são locais menos suscetíveis a estocasticidade ambiental, além de conservar habitats mais similares aos originais (Laurance et al. 2011), e são locais menos suscetíveis à invasão de espécies oriundas de áreas abertas. Por isso, são mais eficientes para a conservação das espécies nativas de florestas. Os menores valores de diversidade beta nas ACs e nos FGs e, ainda, o menor número de espécies compartilhadas com as pastagens, demonstram que essas áreas apresentam maior capacidade de conservação que os FPs e os FMs.

Quando analisamos somente as espécies especialistas em áreas abertas e as generalistas de habitat, os FPs não diferiram das pastagens. Isso demonstra que os FPs não conservam a fauna originária das florestas semidecíduais. Fragmentos menores são habitats depauperados, com elevada modificação das características originais, devido

principalmente aos efeitos de borda (Collinge 1996; Fahrig 2003). Essas modificações aumentam as taxas de extinção das espécies nativas que apresentam maior grau de exigência de qualidade de habitat (Turner 1996; Laurance 2002).

Por outro lado, a elevada diversidade beta dos FPs, para as espécies especialistas em florestas está relacionada à exclusividade destas espécies em cada fragmento. Das sete espécies especialistas em florestas para os FPs, nenhuma delas foi comum a todos os FPs (Tabela 2). A maior diversidade beta desse grupo nos FPs demonstra que a matriz pode influenciar de diferentes maneiras na composição de espécies e modelar padrões de diversidade beta em paisagens fragmentadas (Krauss et al. 2003; Laurance 2008). A matriz de pastagem é uma barreira intransponível para muitas espécies de Scarabaeinae especializadas em áreas de florestas (Spector e Ayzama 2003), o que torna as áreas abertas um fator de isolamento para elas (Howden e Nealis 1975; Spector e Ayzama 2003). Isso demonstra que a existência de pequenos fragmentos na paisagem aumenta a diversidade regional, pois servem de refúgio para algumas espécies, o que eleva o valor de conservação dos fragmentos pequenos em nível de paisagem (Hunter 2002).

Os fragmentos menores são predominantes em paisagens com maior grau de antropização, como aquelas próximas as cidades (Bennett e Saunders 2010). Apesar de apresentarem menor valor de conservação que os fragmentos maiores, muitas vezes são os únicos locais existentes destinados à conservação. Para muitas paisagens a permanência destes pequenos refúgios é essencial para a manutenção da diversidade regional (Turner e Corlett 1996; Feature et al. 2002; Bennett e Saunders 2010). Porém, apesar da importância dos fragmentos menores na elevação da diversidade beta, espécies especialistas isoladas não conseguem estabelecer grandes populações ficando susceptíveis a eventos estocásticos e aumentando a probabilidade de extinção local (Turner 1996; Laurance 2002).

Contudo, a posição geográfica dos fragmentos estudados influenciou na alta diversidade das pastagens em nível local e regional, e também teve efeito na elevada troca de espécies entre as pastagens. As espécies de Cerrado colonizaram as pastagens da região central do Brasil, sendo a diagonal aberta (Cerrado/Chaco/Caatinga) a principal fonte de espécies para as pastagens do Brasil Central (Vidaurre-Sanchez 2011). A proximidade da região estudada com áreas abertas influenciou no grande número de espécies especialistas em áreas abertas e generalistas de habitat, as quais apresentam ampla distribuição geográfica, tais como *Dichotomius bos*, *Dichotomius carbonarius*, *Dichotomius nisus*,

Eurysternus caribaeus, *Ontherus appendiculatus*, *Onthophagus rubrescens* e *Canthon histrio*.

Implicações funcionais da modificação e redução da área dos fragmentos

A biomassa de Scarabaeinae é o melhor parâmetro para medir os serviços ambientais providos por eles aos ecossistemas (Braga et al. 2013). A drástica redução da biomassa desses besouros nas pastagens pode se refletir na redução dos serviços ambientais por eles providos. A desestruturação da composição dos grupos funcionais, principalmente, com a perda de grandes telecoprídeos, demonstra que a simplificação do ambiente acarreta em perda de funções ambientais (Braga et al. 2013). A simplificação na estrutura dos grupos funcionais em decorrência da substituição de floresta por pastagem também foi observada por Navarrete e Halffter (2008). Os quais demonstram redução na proporção dos grandes telecoprídeos e aumento dos pequenos paracoprídeos nessas condições.

Louzada e Lopes (1997) sugerem que os grupos funcionais dos Scarabaeinae apresentam certo grau de determinismo em sua estrutura de formação. O padrão da estrutura dos grupos pode ser utilizado como parâmetro para monitoramento de modificações de habitat naturais e/ou antropogênicas (Halffter e Favila 1993; Nichols et al. 2013). Nossos resultados demonstram similaridade nas proporções dos grupos entre as áreas mais conservadas (AC, FG e FM) e maior alteração nos FPs que representam ambientes com maior grau de perturbação do habitat. Isso pode estar relacionado à falta de recursos alimentares específicos e/ou características adequadas para a manutenção de todos os grupos funcionais no local. Assim, a simplificação na composição de espécies nos FPs, a redução na riqueza de especialistas em florestas e de espécies grandes, pode culminar na perda de serviços ambientais (Braga et al. 2013), como dispersão secundária de sementes, o que pode comprometer o processo de reestruturação e regeneração destas áreas (Andresen 2003; Andresen e Feer 2005; Braga et al. 2013).

Valor de conservação dos fragmentos médios

Os fragmentos médios (26 a 53 ha) apresentaram elevado poder de conservação da biodiversidade, com riqueza e composição de espécies similares as ACs e aos FGs. Para os FMs há registros das seguintes espécies de primatas: *Alouatta caraya* (fragmento nove); *Ateles chamek* (fragmentos nove e 21); *Sapajus cay* e *Callithrix (Mico) melanura* (todos os FMs) (Barbosa 2012). Os primatas são espécies chaves para o fornecimento de

recurso alimentar para os Scarabaeinae (Estrada et al. 1999) e são fundamentais para a manutenção da alta diversidade desses besouros em florestas tropicais (Culot et al. 2013).

A presença nos FMs de espécies de *Canthon* que apresentam associação com primata, tais como *Canthon bimaculatus*, *Canthon brunneus*, *Canthon* aff. *coloratus* e *Canthon* aff. *chiriguano* é um demonstrativo que essas áreas conservam boa parte da fauna nativa de Scarabaeinae. Além disso, paracoprídeos grandes como *Dichotomius mamilatus*, *Dichotomius melzeri*, *Dichotomius nimuendaju*, *Phanaeus cambeforti*, *Phanaeus chalcomelas* e *Coprophanaeus telamon* ocorreram nas ACs, nos FGs e nos FMs, porém não ocorreram nos FPs, o que demonstra que os FMs apresentam alta eficiência na conservação dos Scarabaeinae nativos.

Conclusão

Concluimos que a substituição da floresta por pastagem reduziu a riqueza de Scarabaeinae. Além disso, as pastagens apresentaram composição de espécies independente dos fragmentos adjacentes, demonstrando alta taxa de colonização por espécies oriundas do Cerrado. Enfatizamos que os fragmentos pequenos (< 12 ha) não são capazes de manter os Scarabaeinae nativos de florestas, por quatro motivos principais: 1- redução da riqueza de espécies especialistas em florestas; 2) aumento na proporção de espécies generalistas; 3) total aninhamento aos fragmentos maiores e 4) desestruturação dos grupos funcionais. Por outro lado os fragmentos médios (entre 20 e 50 ha) demonstraram alta capacidade de conservação e manutenção da fauna desses besouros. Podemos concluir também que a proximidade e conectividade das áreas estudadas com o Cerrado influenciaram no padrão da diversidade beta e nos efeitos da fragmentação.

Agradecimentos

Os autores agradecem a Victor Landeiro e Thiago J. Izzo pela ajuda nos modelos estatísticos. A Rafael V. Nunes, Ricardo R.C. Solar e Malva I.M. Hernández pelas críticas no manuscrito. A Fapemat pela ajuda financeira (Processo n. 756935/2011). A UNEMAT pelo aporte logístico e financeiro. A Higor Vendrame, Lucas Sawaris e Alex M. Barbão pelo apoio no desenvolvimento dos trabalhos.

Referências

- Almeida S, Louzada J, Sperber C, Barlow J (2011) Subtle land-use change and tropical biodiversity: dung beetle communities in cerrado grasslands and exotic pastures. *Biotropica* 43:704–710. doi: 10.1111/j.1744-7429.2011.00751.x
- Almeida-Neto M, Guimarães P, Guimarães PR, et al. (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117:1227–1239. doi: 10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x
- Almeida-Neto M, Ulrich W (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environ Model Softw* 26:173–178. doi: 10.1016/j.envsoft.2010.08.003
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, et al. (2013) Köppen’s climate classification map for Brazil. *Meteorol Zeitschrift* 22:711–728. doi: 10.1127/0941-2948/2013/0507
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol* 26:32–46. doi: 10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x
- Anderson MJ, Ellingsen KE, McArdle BH (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecol Lett* 9:683–93. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00926.x
- Andresen E (2003) Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography (Cop)* 26:87–97. doi: 10.1034/j.1600-0587.2003.03362.x
- Andresen E, Feer F (2005) The Role of Dung Beetles as Secondary Seed Dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. In: Forget PM, Lambert JE, Hulme PE, Vander Wall SB (eds) *Seed fate, predation, dispersal*. Seedl. Establ. CABI, Oxon, pp 331–349
- Antongiovanni M, Metzger J (2005) Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biol Conserv* 122:441–451. doi: 10.1016/j.biocon.2004.09.005
- Arvor D, Dubreuil V, Simões M, Bégué A (2012) Mapping and spatial analysis of the soybean agricultural frontier in Mato Grosso, Brazil, using remote sensing data. *GeoJournal* 78:833–850. doi: 10.1007/s10708-012-9469-3
- Barbosa HWVL (2012) Estrutura de comunidades de mamíferos de médio e grande porte em fragmentos florestais da amazônia meridional. *Dissertação*, Universidade do Estado de Mato Grosso.
- Barlow J, Gardner TA, Araujo IS, et al (2007) Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:18555–60. doi: 10.1073/pnas.0703333104
- Baselga A (2013) Multiple site dissimilarity quantifies compositional heterogeneity among several sites, while average pairwise dissimilarity may be misleading. *Ecography* 36:124–128. doi: 10.1111/j.1600-0587.2012.00124.x
- Bender DJ, Fahrig L (2005) Matrix structure obscures the relationship between interpatch movement and patch size and isolation. *Ecology* 86:1023–1033.

- Bennett AF, Saunders DA (2010) Habitat fragmentation and landscape change. In: Sodhi NS, Ehrlich PR (eds) *Conserv. Biol. All.* Oxford University Press, Oxford, pp 88–106
- Berry O, Tocher MD, Gleeson DM, Sarre SD (2005) Effect of Vegetation Matrix on Animal Dispersal: Genetic Evidence from a Study of Endangered Skinks. *Conserv Biol* 19:855–864. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00161.x
- Braga RF, Korasaki V, Andresen E, Louzada J (2013) Dung beetle community and functions along a habitat-disturbance gradient in the Amazon: a rapid assessment of ecological functions associated to biodiversity. *PLoS One* 8:e57786. doi: 10.1371/journal.pone.0057786
- Braga RF, Korasaki V, Audino LD, Louzada J (2012) Are Dung Beetles Driving Dung-Fly Abundance in Traditional Agricultural Areas in the Amazon? *Ecosystems* 15:1173–1181. doi: 10.1007/s10021-012-9576-5
- Chown SL (2001) Physiological variation in insects: hierarchical levels and implications. *J Insect Physiol* 47:649–660. doi: 10.1016/S0022-1910(00)00163-3
- Collinge SK (1996) Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landsc Urban Plan* 36:59–77. doi: 10.1016/S0169-2046(96)00341-6
- Crawley MJ (2007). *The R book*. Wiley, Chichester
- Culot L, Bovy E, Zagury Vaz-de-Mello F, et al (2013) Selective defaunation affects dung beetle communities in continuous Atlantic rainforest. *Biol Conserv* 163:79–89. doi: 10.1016/j.biocon.2013.04.004
- Dallacort R, Martins JA, Inoue MH, et al (2010) Aptidão agroclimática do pinhão manso na região de Tangará da Serra, MT. *Rev Ciência Agronômica* 41:373–379. doi: 10.1590/S1806-66902010000300008
- Davis AJ, Huijbregts H, Krikken J (2000) The role of local and regional processes in shaping dung beetle communities in tropical forest plantations in Borneo. *Glob Ecol Biogeogr* 9:281–292. doi: 10.1046/j.1365-2699.2000.00189.x
- Davis AL V, Philips TK (2009) Regional fragmentation of rain forest in west Africa and its effect on local dung beetle assemblage structure. *Biotropica* 41:215–220. doi: 10.1111/j.1744-7429.2008.00472.x
- De Souza RA, Miziara F, De Marco Junior P (2013) Spatial variation of deforestation rates in the Brazilian Amazon: A complex theater for agrarian technology, agrarian structure and governance by surveillance. *Land use policy* 30:915–924. doi: 10.1016/j.landusepol.2012.07.001
- Dobrovolski R, Loyola R, DA Fonseca GAB, et al (2014) Globalizing Conservation Efforts to Save Species and Enhance Food Production. *Bioscience* 64:539–545. doi: 10.1093/biosci/biu064
- Escobar F, Halffter G, Arellano L (2007) From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography (Cop)* 30:193–208. doi: 10.1111/j.2007.0906-7590.04818.x

- Estavillo C, Pardini R, da Rocha PLB (2013) Forest loss and the biodiversity threshold: an evaluation considering species habitat requirements and the use of matrix habitats. *PLoS One* 8:e82369. doi: 10.1371/journal.pone.0082369
- Estrada A, Anzures D A, Coates-Estrada R (1999) Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*), and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. *Am J Primatol* 48:253–262.
- Ewers RM, Didham RK (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol Rev Camb Philos Soc* 81:117–42. doi: 10.1017/S1464793105006949
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:487–515. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419
- Fahrig L (2013) Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *J Biogeogr* 40:1649–1663. doi: 10.1111/jbi.12130
- Favila M, Halffter G (1997) The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zool Mex* 72:1–25.
- Feature I, Tschardt T, Steffan-Dewenter I, et al (2002) Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland – cropland landscapes. *Ecol Appl* 12:354–363.
- Feer F, Hingrat Y (2005) Effects of Forest Fragmentation on a Dung Beetle Community in French Guiana. *Conserv Biol* 19:1103–1113. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00087.x
- Filgueiras BKC, Iannuzzi L, Leal IR (2011) Habitat fragmentation alters the structure of dung beetle communities in the Atlantic Forest. *Biol Conserv* 144:362–369. doi: 10.1016/j.biocon.2010.09.013
- Gaggiotti OE, Hanski I (2004) Mechanisms of population extinction. In: Hanski I, Gaggiotti OE (eds) *Ecol. Genet. Evol. Metapopulations*. San Diego, pp 337–366
- Gascon C, Lovejoy TE, Bierregaard Jr. RO, et al (1999) Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biol Conserv* 91:223–229. doi: 10.1016/S0006-3207(99)00080-4
- Halffter G, Edmonds WD (1982) The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): An ecological and evolutive approach. 155.
- Halffter G, Favila ME (1993) The Scarabaeinae an Animal Group for Analysing, inventorying and Monitoring Biodiversity in Tropical Rainforest and Modified Landscapes. *Biol Int* 27:15–21.
- Halffter G, Favila ME, Arellano L (1995) Spatial distribution of three groups of Coleoptera along an altitudinal transect in the Mexican transition zone and its biogeographical implications. *Elytron* 9:151–185.
- Hanski I, Cambefort Y (1991) Competition in Dung Beetles. In: Hanski I, Cambefort Y (eds) *Dung Beetle Ecol. : Princeton University Press, Cambridge*, pp 305–329
- Hingrat Y, Feer F (2002) Effets de la fragmentation forestière sur l'activité des coléoptères coprophages: dispersion secondaire des graines en Guyane Française. *Rev d'Ecologie – La Terre la Vie* 57:165–179.

- Horgan FG (2007) Dung beetles in pasture landscapes of Central America: proliferation of synanthropogenic species and decline of forest specialists. *Biodivers Conserv* 16:2149–2165. doi: 10.1007/s10531-006-9145-3
- Howden HF, Nealis VG (1975) Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). *Biotropica* 7:77–83.
- Hsish TC (2013) iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. R package version 1.0.
- Hunter MD (2002) Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agric For Entomol* 4:159–166. doi: 10.1046/j.1461-9563.2002.00152.x
- Klein BC (1989) Effects of Forest Fragmentation on Dung and Carrion Beetle Communities in Central Amazonia. *Ecology* 70:1715. doi: 10.2307/1938106
- Korasaki V, Braga RF, Zanetti R, et al (2013) Conservation value of alternative land-use systems for dung beetles in Amazon: valuing traditional farming practices. *Biodivers Conserv* 22:1485–1499. doi: 10.1007/s10531-013-0487-3
- Kotze DJ, O'Hara RB (2003) Species decline-but why? Explanations of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. *Oecologia* 135:138–48. doi: 10.1007/s00442-002-1174-3
- Krauss J, Steffan-Dewenter I, Tschardt T (2003) Local species immigration, extinction, and turnover of butterflies in relation to habitat area and habitat isolation. *Oecologia* 137:591–602. doi: 10.1007/s00442-003-1353-x
- Larsen TH, Forsyth A (2005) Trap Spacing and Transect Design for Dung Beetle Biodiversity Studies. *Biotropica* 37:322–325. doi: 10.1111/j.1744-7429.2005.00042.x
- Larsen TH, Williams NM, Kremen C (2005) Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecol Lett* 8:538–47. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00749.x
- Laurance W (2008) Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biol Conserv* 141:1731–1744. doi: 10.1016/j.biocon.2008.05.011
- Laurance WF (2002) Hyperdynamism in fragmented habitats. *J Veg Sci* 13:595–602. doi: 10.1111/j.1654-1103.2002.tb02086.x
- Laurance WF, Camargo JLC, Luizão RCC, et al (2011) The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biol Conserv* 144:56–67. doi: 10.1016/j.biocon.2010.09.021
- Lopes J, Korasaki V, Catelli LL, et al (2011) A comparison of dung beetle assemblage structure (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) between an Atlantic forest fragment and adjacent abandoned pasture in Paraná, Brazil. *Zool (Curitiba, Impresso)* 28:72–79. doi: 10.1590/S1984-46702011000100011
- Louzada JNC, Carvalho PRS (2009) Utilisation of introduced Brazilian pastures ecosystems by native dung beetles: diversity patterns and resource use. *Insect Conserv Divers* 2:45–52. doi: 10.1111/j.1752-4598.2008.00038.x
- Louzada JNC, Lopes FS (1997) A comunidade de scarabaeidae copro-negrófagos (Coleoptera) de um fragmento de Mata Atlântica. *Rev Bras Entomol* 41:117–121.

- Macedo MN, DeFries RS, Morton DC, et al (2012) Decoupling of deforestation and soy production in the southern Amazon during the late 2000s. *Proc Natl Acad Sci U S A* 109:1341–6. doi: 10.1073/pnas.1111374109
- Marsh CJ, Louzada J, Beiroz W, Ewers RM (2013) Optimising bait for pitfall trapping of Amazonian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *PLoS One* 8:e73147. doi: 10.1371/journal.pone.0073147
- Metzger JP (2006) Como lidar com regras pouco óbvias para conservação da biodiversidade em paisagens fragmentadas. *Nat Conserv* 4:11–23.
- Michalski F, Peres CA (2005) Anthropogenic determinants of primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia. *Biol Conserv* 124:383–396. doi: 10.1016/j.biocon.2005.01.045
- Navarrete D, Halffter G (2008) Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, Mexico: the effects of anthropogenic changes. *Biodivers Conserv* 17:2869–2898. doi: 10.1007/s10531-008-9402-8
- Nichols E, Larsen T, Spector S, et al (2007) Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biol Conserv* 137:1–19. doi: 10.1016/j.biocon.2007.01.023
- Nichols E, Uriarte M, Bunker DE, et al (2013) Trait-dependent response of dung beetle populations to tropical forest conversion at local and regional scales. *Ecology* 94:180–189. doi: 10.1890/12-0251.1
- Nunes RV, Frizzas MR, Vaz-de-Mello, FZ (2012) Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) of a rupestrian field at Cafuringa, Distrito Federal, Brazil: commented list of species. *Biota Neotrop* 12: 125-129. doi.org/10.1590/S1676-06032012000400013
- Oksanen J, Blanchet F, Guillaume KR, et al (2014) *vegan: Community Ecology Package*.
- Pardini R, Bueno ADA, Gardner TA, et al (2010) Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS One* 5:e13666. doi: 10.1371/journal.pone.0013666
- Peres CA, Gardner TA, Barlow J, et al (2010) Biodiversity conservation in human-modified Amazonian forest landscapes. *Biol Conserv* 143:2314–2327. doi: 10.1016/j.biocon.2010.01.021
- Porensky LM, Young TP (2013) Edge-effect interactions in fragmented and patchy landscapes. *Conserv Biol* 27:509–19. doi: 10.1111/cobi.12042
- Portillo-Quintero CA, Sánchez-Azofeifa GA (2010) Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biol Conserv* 143:144–155. doi: 10.1016/j.biocon.2009.09.020
- Prevedello JA, Vieira MV (2009) Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodivers Conserv* 19:1205–1223. doi: 10.1007/s10531-009-9750-z
- Quintero I, Halffter G (2009) Temporal changes in a community of dung beetles (Insecta : Coleoptera: Scarabaeinae) resulting from the modification and fragmentation of tropical rain forest. *Acta zoológica Mex* 25:625–649.

- R Development Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing.
- Reid W V, Mooney HA, Cropper A, et al (2005) Millennium Ecosystem Assessment Synthesis Report. 219.
- Rodrigues M, Uchôa M, Ide S (2013) Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in three landscapes in Mato Grosso do Sul, Brazil. *Brazilian J Biol* 73:211–220. doi: 10.1590/S1519-69842013000100023
- Rös M, Escobar F, Halffter G (2012) How dung beetles respond to a human-modified variegated landscape in Mexican cloud forest: a study of biodiversity integrating ecological and biogeographical perspectives. *Divers Distrib* 18:377–389. doi: 10.1111/j.1472-4642.2011.00834.x
- Santos-barrera G, Urbina-Cardona N (2011) The role of the matrix-edge dynamics of amphibian conservation in tropical montane fragmented landscapes. *Rev Mex Biodiversidade* 82:679–687. doi: doi.org/10.7550/rmb.25746
- Scheffler PY (2005) Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. *J Trop Ecol* 21:9–19. doi: 10.1017/S0266467404001683
- Silva RJ, Coletti F, Costa DA, Vaz-De-Mello FZ (2014) Rola-bostas (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de florestas e pastagens no sudoeste da Amazônia brasileira: Levantamento de espécies e guildas alimentares. *Acta Amaz* 44:345–352. doi: 10.1590/1809-4392201304472
- Silva RJ, Diniz S, Vaz-de-Mello FZ (2010) Heterogeneidade do habitat, riqueza e estrutura da assembléia de besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) em áreas de cerrado na Chapada dos Parecis, MT. *Neotrop Entomol* 39: 934-940. doi:10.1590/S1519-566X2010000600014
- Sowig P (1995) Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid dung beetles: the influence of soil type and soil moisture. *Ecography (Cop)* 18:147–154. doi: 10.1111/j.1600-0587.1995.tb00335.x
- Spector S, Ayzama S (2003) Rapid Turnover and Edge Effects in Dung Beetle Assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian Neotropical Forest-Savanna Ecotone. *Biotropica* 35:394–404. doi: 10.1111/j.1744-7429.2003.tb00593.x
- Turner IM (1996) Species Loss in Fragments of Tropical Rain Forest: A Review of the Evidence. *J Appl Ecol* 33:200. doi: 10.2307/2404743
- Turner IM, Corlett RT (1996) The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends Ecol Evol* 11:330–333. doi: 10.1016/0169-5347(96)10046-X
- Umetsu F, Paul Metzger J, Pardini R (2008) Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic forest small mammals. *Ecography (Cop)* 31:359–370. doi: 10.1111/j.2008.0906-7590.05302.x
- Vaz-de-Mello FZ, Edmonds WD, Ocampo FC, Schoolmeesters P (2011) A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa* 2854:1–73.

- Vidaurre-Sanchez T (2011) Convergência ecológica de comunidades Scarabaeinae em sistemas nativos e pastagens introduzidas da América do Sul. 100 Dissertação, Universidade Federal de Lavras.
- Vieira L, Louzada J, Spector S (2008) Effects of degradation and replacement of southern Brazilian coastal sandy vegetation on the dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Biotropica* 40:719–727.
- Villard M-A, Metzger JP (2014) REVIEW: Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *J Appl Ecol* 51:309–318. doi: 10.1111/1365-2664.12190
- Whittaker RH (1972) Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon* 21:213–251. doi: 10.2307/1218190

Apêndices

Apêndice S1, Diferença na composição de espécies (PERMANOVA) e variação da diversidade beta (Permd= PERMDISP) de Scarabaeinae entre as áreas de floresta e pastagens e entre os grupos de fragmentos estudados no extremo sul da região Amazônica.

	Total					Generalistas					Especialista em área aberta					Especialista em floresta					
	Permanova		Permd			Permanova		Permd			Permanova		Permd			Permanova		Permd			
	R ²	F _(pseudo)	P	t	P	R ²	F _(pseudo)	P	t	P	R ²	F _(pseudo)	P	t	P	R ²	F _(pseudo)	P	t	P	
Frag X Pastos	0,63	10,5	0,02	0,015	0,7	0,57	8,07	0,001	0,11	0,01	0,12	4,8	0,001	0,02	0,68						
AC X FG	0,06	0,5	0,7	0,006	0,9	0,07	0,68	0,6	0,12	0,6	0,09	0,7	0,6	0,09	0,6	0,04	0,3	0,9	0,01	0,9	
AC X FM	0,12	1,12	0,3	0,019	0,9	0,09	0,8	0,45	0,06	0,9	0,12	9,2	0,47	0,01	0,9	0,14	1,4	0,24	0,01	0,9	
AC X FP	0,34	0,37	0,02	0,053	0,9	0,33	3,59	0,001	0,01	0,9	0,14	1,04	0,37	0,05	0,9	0,44	5,6	0,01	0,02	0,9	
AC X Pastos	0,4	5,38	0,012			0,44	5,6	0,001			0,14	1,2	0,21								
FG X FM	0,12	1,3	0,37	0,013	0,9	0,09	0,8	0,54	0,06	0,9	0,08	0,73	0,64	0,08	0,29	0,17	1,66	0,2	0,02	0,9	
FG x FP	0,33	3,35	0,001	0,047	0,97	0,28	1,4	0,15	0,11	0,72	0,18	1,6	0,06	0,09	0,57	0,45	5,7	0,001	0,03	0,9	
FG x Pastos	0,46	5,9	0,001			0,2	1,8	0,09			0,32	3,34	0,01								
FM x FP	0,31	3,25	0,001	0,034	0,9	0,21	1,9	0,05	0,05	0,9	0,11	0,8	0,6	0,05	0,9	0,43	5,34	0,009	0,03	0,9	
FM x Pastos	0,47	7,33	0,009			0,27	3,01	0,031			0,23	2,4	0,009								
FP x Pastos	0,45	4,9	0,001			0,53	5,6	0,035			0,26	2,14	0,03								

Legenda: Frag = Todos os fragmentos; AC = áreas contínuas; FG = fragmentos grandes; FM = fragmentos médios e FP = fragmentos pequenos.

Apêndice S2, Efeito da substituição das florestas por pastagens e da redução da área dos fragmentos na proporção do número de indivíduos (abundância), número de espécies (riqueza) e da biomassa dos grupos funcionais de Scarabaeinae coletados com armadilhas *pitfall* no extremo sul da região Amazônica.

Grupos funcionais	Substituição da floresta por pastagem			Redução da área dos fragmentos		
	Abundância	Riqueza	Biomassa	Abundância	Riqueza	Biomassa
Endocoprídeos grandes	23,35**	0,13 ^{ns}	17,36**	21,8**	0,6 ^{ns}	16,56**
Endocoprídeos pequenos	52,07**	0,4 ^{ns}	4,1*	5,83**	1 ^{ns}	0,9 ^{ns}
Paracoprídeos grandes	6,1*	2,11 ^{ns}	5,06*	45,9**	0,7 ^{ns}	14,7**
Paracoprídeos pequenos	8,62**	1,9 ^{ns}	1,5 ^{ns}	15,37**	0,64 ^{ns}	2,94 ^{ns}
Telecoprídeos grandes	1,3 ^{ns}	1,6 ^{ns}	16,16**	0,08 ^{ns}	3,29 ^{ns}	9,7*
Telecoprídeos pequenos	4,5*	0,08 ^{ns}	1,1 ^{NS}	2,8 ^{ns}	1,6 ^{ns}	5,49 ^{ns}

Valores demonstrados referentes a χ^2 , ** significativo a 0,001; * significativo a 0,05; ^{ns} não significativo,

Capítulo V. Co-declínio de mamíferos e besouros rola-bostas em fragmentos florestais

Ricardo José da Silva, Lucas Sawaris, Manoel Santos-Filho*, Fernando Z, Vaz-de-Mello

Referências e citações nas normas do periódico *Journal of Insect Conservation*

* Forneceu os dados de mamíferos

Resumo A fragmentação e redução do habitat podem desencadear um efeito cascata e ocasionar a extinção de grupos de espécies inter-relacionados. Nesse trabalho nós investigamos os efeitos diretos e indiretos entre a redução da área dos fragmentos florestais e a perda da diversidade de mamíferos com a redução da riqueza, abundância e biomassa de Scarabaeinae. Para isso nós coletamos os rola-bostas e amostramos a composição de mamíferos terrestres de médio e grande porte em 20 fragmentos de floresta semidecidual no sudoeste de Mato Grosso. No total foram registradas 28 espécies de mamíferos com relação espécies/área positiva. Quanto aos Scarabaeinae foram coletados 90 espécies e 47,861 indivíduos, com relação espécie/área positiva apenas para as espécies especialistas em florestas (intolerante a matriz de pastagem). A existência de um possível efeito cascata demonstrou ter implicações apenas sobre as espécies especialistas em florestas devido a maior especificidade de habitat. Observamos também uma relação direta entre aumento da riqueza de mamíferos e aumento da riqueza, abundância e biomassa dos Scarabaeinae especialistas em florestas. A presença de macaco-aranha (*Ateles chamek*) elevou a riqueza, abundância e a biomassa das espécies de Scarabaeinae especialistas em florestas. Assim, concluímos que a redução do tamanho dos fragmentos reduz a riqueza de mamíferos com efeitos diretos sobre os Scarabaeinae especialistas em florestas, o que pode ocasionar perdas de funções ecossistêmicas que são exclusivamente providas com a coexistência de mamíferos e Scarabaeinae.

Palavras-chave: Cascata trófica, Fragmentação e redução de habitat, *Ateles chamek*, Análise de trilhas, coexistência, Scarabaeinae.

Co-declining of mammals and dung beetles in forest fragments in the extreme south of the Brazilian Amazon

Abstract The reduction and fragmentation of habitat might trigger a cascade effect, causing the extinction of dependent taxa. Here, we examine the direct and indirect effects of reducing the size of the fragments and losing mammals species on the dung beetles diversity. For this, we sampled dung beetles, and medium to large size terrestrial mammals in 20 forest fragments in the extreme southern Brazilian Amazon, 28 species of mammals were sampled with positive effect of fragment size in richness. We collected 90 species of dung beetles and 47861 individuals, with positive effect of fragment size only to the specialist species in forests. The existence of possible cascading effect only has implications on specialist species in forests because of highest specificity of habitat and behaviour. We also identified direct relationship between increasing diversity of mammals and increasing richness, abundance and biomass of dung beetles. The presence of spider monkey (*Ateles chamek*) is related to the increase of the richness, abundance and biomass of six forest specialist dung beetles. We concluded that the reduction of the size of the fragments reduces the mammal richness, which has direct effect on the reduction of forest specialists dung beetles. This may cause loss of ecosystem functions that are exclusively provided with mammals and dung beetles together.

Keywords: Trophic cascade, Fragmentation and habitat loss, Path analysis, coexistence, Scarabaeinae.

Introdução

Os besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) apresentam ampla distribuição geográfica. Porém, com maior diversidade para regiões tropicais, onde representam importante porção da biodiversidade (Hanski e Cambefort 1991). A diversidade local de Scarabaeinae apresenta forte associação com os mamíferos, pois eles representam a principal fonte de recurso alimentar para as larvas e adultos (Halffter e Matthews 1966; Simmons e Ridsdill-Smith 2011). Nichols et al. (2009) sugerem que fatores com efeito direto na redução da diversidade de mamíferos podem apresentar efeitos indiretos sobre os Scarabaeinae, iniciando um efeito cascata de perda de biodiversidade que pode ter origem antropogênica (Nichols et al. 2013, Andresen e Laurance 2007; Culot et al. 2013).

Os mamíferos de médio e grande porte são fortemente afetados pela fragmentação e redução do habitat (Michalski e Peres 2005, 2007), pela caça (Parry et al. 2009; Canale et al. 2012) e/ou por ambos (Costa et al. 2005; Kosydar et al. 2014). Esses processos causam a defaunação local e regional com profundas consequências para a manutenção dos ecossistemas (Galetti e Dirzo 2013). Com isso, a fragmentação e a caça de mamíferos podem exercer efeitos indiretos sobre os Scarabaeinae através da redução da diversidade de recurso alimentar. Nichols et al. (2009) sugerem três principais maneiras de como isso pode ocorrer: 1) pela redução direta da quantidade de recurso disponível, afetando assim todas as espécies; 2) pela redução e/ou eliminação de tipos de fezes específicas, como grandes e pastosas disponibilizadas pelos grandes primatas, o que afetaria grupos específicos de Scarabaeinae e 3) modificação do tipo de recurso alimentar dominante disponível, pois mamíferos generalistas e de menor porte, como os roedores e os meso-predadores são mais tolerantes à redução da área (Chiarello 1999) e recebem menor pressão de caça (Kosydar et al. 2014). Porém, eles produzem fezes secas ou empelotadas (Chame 2003), restringindo a utilização por espécies de besouros de maior porte ou mais exigentes quanto ao recurso alimentar.

A fragmentação e a redução da área também apresentam efeitos diretos na redução da riqueza e causam modificações na composição de espécie de Scarabaeinae (Nichols et al. 2007). Concomitantemente, a redução da área também ocasiona redução da diversidade de mamíferos, principalmente de grandes primatas, o que pode desencadear um efeito cascata sobre a diversidade dos Scarabaeinae. Nesse trabalho nós investigamos os efeitos da redução da área dos fragmentos e da perda de diversidade de mamíferos sobre a riqueza, abundância e biomassa de Scarabaeinae em fragmentos de floresta semidecidual no sudoeste de Mato Grosso. Analisamos também o efeito da presença de grandes primatas na riqueza e abundância desses besouros, já que existem fortes evidências da relação positiva entre presença de primatas com aumento da riqueza e abundância de Scarabaeinae (Estrada et al. 1999; Culot et al. 2013),

Métodos

Área de estudo

Os dados foram coletados no extremo sul da região amazônica, no sudoeste de Mato Grosso /Brasil). Foram amostrados 20 fragmentos de floresta semidecidual, 10 na região de Tangará da Serra (14°35' S, 57°27' W, 390 m de altitude), e 10 na região de

Araputanga (15°26' S, 58°22' W, 290 m de altitude) (Fig. 1). As duas regiões estão distanciadas aproximadamente 70 Km.

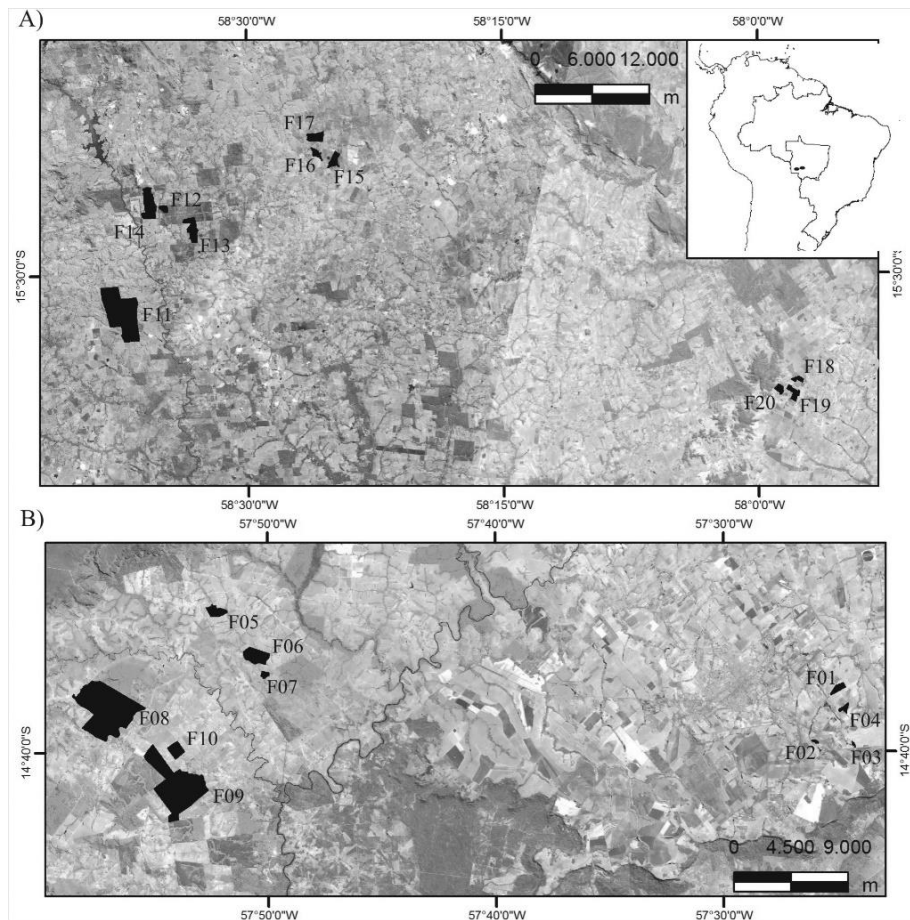


Fig. 1 Localização dos fragmentos estudados no sudoeste de Mato Grosso na região de Araputanga (A) e Tangará da Serra (B). Os fragmentos estudados estão preenchidos (preto) os demais remanescentes estão representados por cinza escuro e as áreas de pastagens estão representadas por cinza claro.

De acordo com a classificação climática de Köppen, as regiões pertencem ao tipo Aw (Alvares et al. 2013). A temperatura média do mês menos quente está acima de 18 °C e o índice pluviométrico anual é relativamente elevado (1.400 mm), porém com estação seca bem definida (Dallacort et al. 2010). A vegetação da região é caracterizada como floresta estacional semidecidual, semelhante à floresta amazônica, porém ela não pertence ao domínio morfoclimático amazônico, pois a precipitação é inferior à Amazônica e a floresta não permanece úmida durante todo o ano. A área de estudo está conectada ao sul e a leste com áreas de Cerrado e com florestas tropicais secas ao sudoeste e oeste recebendo grande influência de vegetação das áreas abertas e secas (Portillo-Quintero e Sánchez-Azofeifa 2010).

Coletas dos dados

Os dados foram coletados em 20 fragmentos de floresta semidecidual que variaram de 3,7 a 4.825 ha (Tabela 1). Os Scarabaeinae foram coletados somente na estação chuvosa entre os meses de novembro e março dos anos de 2011-2012 e 2012-2013. As coletas dos dados de mamíferos ocorreram entre março e agosto de 2011 e foram realizadas por Barbosa (2012).

Tabela 1 Identificação, tamanho (Tam) e coordenados dos fragmentos estudados no sudoeste de Mato Grosso, extremo sul da Amazônia brasileira.

Frag	Propriedade	Lat.	Long.	Tam	Frag	Propriedade	Lat.	Long.	Tam
F1	Faz. Bahia	14°37'	57°25'	45	F11	Faz. Monte Fusco	15°32'	58°36'	1.393
F2	Kartódromo	14°39'	57°26'	7	F12	Faz. Alto Jaurú	15°26'	58°34'	40
F3	Sítio Mauá	14°39'	57°24'	3,7	F13	Faz. Alto Jaurú	15°27'	58°33'	201
F4	Filé do Boi	14°38'	57°24'	26	F14	Faz. Alto Jaurú	15°26'	58°35'	318
F5	Faz. Rosa Branca	14°34'	57°52'	76	F15	Faz. Bandeirante	15°23'	58°24'	96
F6	Faz. Fontora	14°35'	57°50'	154	F16	Faz. Bandeirante	15°23'	58°26'	53
F7	Sítio Boa vista	14°36'	57°50'	22	F17	Faz. Bandeirante	15°22'	58°26'	138
F8	Faz. Sudamata	14°37'	57°58'	1.112	F18	St ^a . Helena	15°36'	57°57'	43
F9	Faz. Netolândia	14°39'	57°55'	1.164	F19	St ^a . Helena	15°36'	57°58'	45
F10	Faz. Netolândia	14°39'	57°54'	94	F20	St ^a . Helena	15°37'	57°57'	97,53

Os Scarabaeinae foram coletados com 12 armadilhas *pitfall* (armadilhas de queda) por fragmento, que foram distribuídas em três transectos distanciados 50 m entre si. Cada transecto conteve quatro armadilhas equidistantes 50 m. A distância mínima de 50 m reduz a autocorrelação espacial entre as armadilhas, aumentando a independência entre as mesmas (Larsen e Forsyth 2005). Para evitar possíveis efeitos de borda, o primeiro transecto foi instalado no mínimo a 50 m no interior do fragmento. As armadilhas *pitfall* foram constituídas de recipientes plásticos de 19 cm de diâmetro, 11 cm de profundidade e um litro de volume. Para atrair os Scarabaeinae foram utilizadas aproximadamente 20 gramas de fezes humanas e suínas misturadas (50% fezes humanas e 50% fezes suínas, Marsh et al. 2013), que foram depositadas em outro recipiente plástico (20 mL) posicionado na borda superior da armadilha, expostas por 48 horas. Para a conservação dos insetos foram utilizados 250 mL de solução salina e detergente (1%).

Os Scarabaeinae foram identificados até gênero com a chave proposta por Vaz-de-Mello et al. (2011). A identificação em nível de espécie foi feita através de comparação com a coleção do Setor de Entomologia da Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso (CEMT), em Cuiabá – MT, onde todo material coletado foi depositado.

A biomassa das espécies foi mensurada através da pesagem (sempre que possível) de 30 indivíduos de cada espécie em balança analítica (0,0001g),

Para a coleta dos dados de mamíferos foi utilizado como base principal o método de transecção linear baseada em Peres e Cunha (2011). As trilhas para os censos foram abertas cortando o fragmento em sua maior extensão e percorridas durante sete dias, entre 06 h 30 min e 10 h 45 min da manhã e das 14 h 00 min às 18 h 00 min da tarde a ~1,25 km/h. Como método complementar, foram instaladas armadilhas fotográficas para registrar as espécies com atividade noturna ou que ficam inativas durante o dia. O número de armadilhas fotográficas instaladas variou em função do tamanho do fragmento, nos fragmentos grandes (≥ 100 ha) foram instaladas cinco câmeras, três nos fragmentos médios (≥ 40 ha) e duas nos fragmentos pequenos (3,7 a 26 ha), com revisões diárias. Em frente a cada armadilha fotográfica foi instalada uma estação com iscas de cheiro e frutos a fim de atrair e manter principalmente felinos no raio de ação das câmeras para auxiliar na captura de imagens.

Formação de grupos de Scarabaeinae e de mamíferos

Visando melhor interpretação dos efeitos da redução da área, os Scarabaeinae foram divididos em espécies de grande porte (≥ 1 cm = Gr) e pequeno porte (< 1 cm = Pq), utilizando os critérios de Hanski e Cambefort (1991). Posteriormente as espécies foram selecionadas quanto à sua especificidade de habitat. Foram consideradas especialistas em florestas as espécies que ocorreram apenas nos fragmentos e com registros para ambientes florestais (Floresta Amazônica e/ou Mata Atlântica). Já as espécies que ocorreram nos fragmentos e nas pastagens adjacentes e/ou que apresentavam registros na literatura para áreas abertas (Cerrado/Chaco/Caatinga) foram consideradas generalistas de habitat. Para a seleção das espécies especialistas e generalistas foram utilizadas apenas as espécies com abundância ≥ 10 indivíduos.

Posteriormente, os Scarabaeinae foram separados em seis grupos funcionais levando em consideração o tamanho (grande e pequeno) e a estratégia de alocação de recurso (Halffter e Edmonds 1982). Com isso, foram formados os seguintes grupos: endocoprídeos grandes (EG); endocoprídeos pequenos (EP); paracoprídeos grandes (PG); paracoprídeos pequenos (PP); telecoprídeos grandes (TG) e telecoprídeos pequenos (TP). Para esse conjunto de análises, os mamíferos foram agrupados em quatro grupos: primatas, ungulados (Artiodactyla + Perissodactyla), roedores (Rodentia) e carnívoros.

Essa separação baseia-se na forma das fezes produzidas por estes mamíferos que exercem diferentes influências sobre as estratégias de alocação de recurso.

As espécies de Scarabaeinae consideradas especialistas de áreas abertas que penetram ocasionalmente nos fragmentos foram removidas das análises para permitir uma melhor interpretação dos efeitos da riqueza de mamíferos sobre os besouros rola-bostas, a saber: *Ontherus appendiculatus*, *Ateuchus pygidialis*, *Ateuchus* aff, *semicibratus*, *Genieridium cryptops*, *Onthophagus* aff. *hirculus*, *Dichotomius bos*, *D. nisus*, *Trichillum externepunctatum* e *Canthidium pinotoides*.

Análise dos dados

Criação do modelo de trilhas

Os efeitos diretos e indiretos do tamanho dos fragmentos sobre a riqueza e abundância de Scarabaeinae. Assim como, as interações com os mamíferos foram analisadas através de Modelos de Equações Estruturais (MEE) (SEM, do inglês *Structural Equation Modeling*). Os efeitos diretos foram expressos em diagramas de trilhas (ou de caminhos) que representam as relações entre as variáveis analisadas. Entre as principais vantagens da análise de trilhas podemos citar a possibilidade de testar uma teoria de ordem causal dos efeitos diretos e indiretos entre as variáveis, e ainda a capacidade de diferenciar os efeitos diretos e indiretos das variáveis independentes (exógenas) e o seu poder de explicação sobre as variáveis dependentes (endógenas) (Kline 2011).

Neste trabalho foram criados quatro grupos de MEE, com diferentes objetivos: I) analisar os efeitos do tamanho dos fragmentos (variável independente) sobre o número de espécies de mamíferos e desses dois fatores (tamanho do fragmento e riqueza de mamíferos) na riqueza e na abundância de Scarabaeinae de grande e pequeno porte; II) acrescentou à estrutura do primeiro modelo dados de biomassa e a preferência de habitat das espécies (especialistas em florestas e generalistas de habitat); III) analisar os efeitos do tamanho dos fragmentos e da riqueza de ungulados, roedores, primatas e carnívoros sobre a riqueza e abundância dos grupos funcionais dos Scarabaeinae; IV) analisar os efeitos da presença de macaco-aranha (*Ateles chamek*) sobre a riqueza, abundância, biomassa e estrutura dos grupos funcionais e sobre a abundância das espécies de Scarabaeinae. Para o quarto grupo foram utilizadas apenas as espécies com abundância superior a 50 indivíduos e que ocorreram em no mínimo cinco fragmentos.

Para todos os modelos foram demonstrados apenas os coeficientes de caminho padronizados (β) com os efeitos significativos a 0,05. Riqueza, abundância e biomassa de

Scarabaeinae e a riqueza de mamíferos foram tratadas como variáveis endógenas, enquanto que o tamanho dos fragmentos foi tratado como variável exógena.

Parâmetros de ajuste dos modelos de trilha

Com objetivo de testar a adequação dos modelos gerados foram utilizados quatro parâmetros de ajuste de modelos: χ^2 , CMIN/DF, CFI e AIC. O valor de χ^2 apresenta uma ideia geral de ajuste do modelo, quanto menor o valor de χ^2 melhor é o modelo, pois demonstra que a matriz de covariância predita ajusta-se à matriz de covariância amostral e que não é possível rejeitar H0. Por outro lado, um valor alto de χ^2 para esta estatística conduz à rejeição de H0, significando que o modelo estimado não reproduz bem a matriz de covariância amostral, ou seja, que os dados não se ajustam bem ao modelo. O valor de CMIN/DF é a razão entre χ^2 /graus de liberdade e complementa a informação sobre o χ^2 (Arbuckle 2005).

O CFI (*Comparative Fit Index*) compara o modelo do pesquisador com o modelo de independência padrão, no qual as covariâncias entre todas as variáveis indicadoras equivalem a zero. O CFI varia entre 0 e 1 sendo que os modelos com valor próximo de 1 apresentam melhor ajuste. O valor de AIC (Critério de informação de Akaike's) é uma modificação da norma de qualidade do ajuste de χ^2 com inclusão de uma penalidade para o aumento da complexidade do modelo. O AIC é útil para comparações entre dois ou mais modelos. Todas as análises de trilhas foram desenvolvidas no software Amos 2,0 (Arbuckle 2005).

Resultados

Riqueza e abundância de Scarabaeinae

No total foram coletados 47.861 Scarabaeinae pertencentes a 90 espécies e 22 gêneros. Em média foram coletadas $29,9 \pm 8,67$ espécies e 2.393 ± 2.790 indivíduos por fragmento (Tabela 2). Quanto à especificidade do habitat, 36 espécies (40%) com 14.059 indivíduos (29%) foram categorizadas como especialistas em floresta, 23 espécies (25%) com 33.406 indivíduos (70%) como generalistas de habitat e 31 espécies (34%) com 396 indivíduos (0,8%) foram tratadas como raras e excluídas das análises de trilhas dos grupos II, III e IV.

No total, 33 espécies (36%) com 13.940 indivíduos (29%) foram consideradas de grande porte e 57 espécies (63%) com 33.921 indivíduos (71%) foram consideradas de pequeno porte. Já para os grupos funcionais foram utilizadas 71 espécies e 42.857

indivíduos. Os grupos funcionais com maior número de espécies foram PP (25), seguido de PG (21), TP (16), TG (quatro), EP (três) e EG (duas). Quanto ao número de indivíduos por abundância, PP (24.529) foi a mais abundante, seguida por PG (6.752), EG (6.128), TP (3.940), EP (1.116) e TG (392) (Tabela 2).

Composição de Mamíferos

No total foram registradas 28 espécies de mamíferos pertencentes a sete ordens e 15 famílias, com variação de cinco a 26 espécies por fragmento. Entre os mamíferos encontrados oito foram carnívoros, cinco ungulados (*Artiodactyla* + *Perissodactyla*), cinco roedores e três primatas (Tabela 3).

Dasyprocta azarae foi a espécie mais comum, com ocorrência para todos os fragmentos, seguido de *Sapajus cay* (19 fragmentos), *Euphractus sexcinctus* e *Pecari tajacu* (18 fragmentos), *Cerdocyon thous* (17 fragmentos) e *Dasybus novemcinctus* (16 fragmentos). Entre os grandes primatas, destaca-se *Ateles chamek* como o mais comum, ocorrendo em 15 fragmentos, enquanto que *Alouatta caraya* ocorreu apenas em quatro. Entre os roedores de grande porte, *Cuniculus paca* ocorreu em 11 fragmentos e *Hydrochoerus hydrochaeris* em nove. Depois de *P. tajacu*, *Tapirus terrestris* e o *Mazama americana* foram os ungulados mais comuns nos fragmentos estudados, ambos registrados em 14 fragmentos.

Tabela 2 Número de indivíduos por espécies de besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) capturados com armadilha *pitfall* em 20 fragmentos florestais no extremo sul da Amazônia. GF = Grupo Funcional; PH = Preferência de Habitat; Tam = Tamanho das espécies.

Espécies	Fragmentos																				GF	PH	Tam	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20				
<i>Agamopus</i> sp.1	2	1	3															1			Tl	-	Pq	
<i>Anomiopus</i> sp.1																			2		Pr	-	Pq	
<i>Ateuchus</i> aff. <i>latus</i>											263	823	695	220	26	191	320	1139	11860	1656	Pr	Gh	Pq	
<i>Ateuchus</i> aff. <i>semicribratus</i>																		123	12	194	Pr	Gh	Pq	
<i>Ateuchus</i> aff. <i>steinbachi</i>	1											1				1	4	1			Pr	Gh	Pq	
<i>Ateuchus</i> aff. <i>striatulus</i>	2			12		5	2	2	4		1	1	3	8	1	194	12				Pr	Gh	Pq	
<i>Ateuchus</i> <i>pygidialis</i> (Harold, 1868)	1			4	1		2	2				2					4	32	9	7	Pr	Gh	Pq	
<i>Canthidium</i> <i>aeneolum</i> Harold, 1867																		1			Pr	-	Pq	
<i>Canthidium</i> aff. <i>basale</i>	4			7																	Pr	-	Pq	
<i>Canthidium</i> aff. <i>gerstaeckeri</i>	19			54	4	5	6	28			3		3	1	10	10	37				Pr	Ef	Pq	
<i>Canthidium</i> <i>angulicolle</i> Balthasar, 1939					7	13	2											3	2	11	Pr	Gh	Pq	
<i>Canthidium</i> <i>pinotoides</i> Balthasar, 1939	1										58							448	217	434	Pr	Gh	Pq	
<i>Canthidium</i> sp. 1																2					Pr	-	Pq	
<i>Canthidium</i> sp. 2	81		13	241	17	28	22	131			80	7	17	18	49	154	713				Pr	-	Pq	
<i>Canthidium</i> sp. 3																		10	19	44	Pr	-	Pq	
<i>Canthidium</i> sp. 4			16															96		37	Pr	-	Pq	
<i>Canthidium</i> sp. 5				1	2			1													Pr	-	Pq	
<i>Canthidium</i> sp. 6																				29	Pr	-	Pq	
<i>Canthidium</i> sp. 7	1		1																	1	Pr	-	Pq	
<i>Canthidium</i> sp. 8				1	50	32	26	4			15	181	32	9	69	23	138				Pr	-	Pq	
<i>Canthidium</i> sp. 9	2			9	1	3		7													Pr	-	Pq	
<i>Canthon</i> aff. <i>chalybaeus</i>								10		5	20	181	7	27				1	3	43	24	Tl	Gh	Pq
<i>Canthon</i> aff. <i>chiriguano</i>								2	21	45			2		1	1	1				Tl	Ef	Pq	
<i>Canthon</i> aff. <i>coloratus</i>								1	2	2						1					Tl	-	Pq	
<i>Canthon</i> aff. <i>marmoratus</i>			1	12		1	4	1	1	7	24					3	2				Tl	-	Pq	
<i>Canthon</i> aff. <i>rufocoeruleus</i>											2										Tl	-	Pq	
<i>Canthon</i> aff. <i>simulans</i>			1																		Tl	Gh	Pq	
<i>Canthon</i> aff. <i>triangularis</i>								2	296	306					7	1	226				Tl	Ef	Pq	
<i>Canthon</i> <i>bimaculatus</i> Schmidt, 1922								1	17	189					2	344	27				Tl	Ef	Pq	
<i>Canthon</i> <i>brunneus</i> Schmidt, 1922				11		3		2	88	156			17				23				Tl	Ef	Pq	
<i>Canthon</i> <i>cinctellus</i> Germar, 1824					1																Tl	Ef	Pq	
<i>Canthon</i> <i>curvodilatatus</i> Schmidt, 1920					3																Tl	Ef	Pq	
<i>Canthon</i> <i>histrion</i> (Le Peletier & Serville, 1828)			1					12	3	1	143	164	102	95	22	2		143	85	92	Tl	Gh	Pq	
<i>Canthon</i> <i>quinquemaculatus</i> Castelnau, 1840													1		20		2				Tl	Ef	Pq	
<i>Canthonella</i> sp.1	1	3				1		4			10							53	2	11	Tl	Ef	Pq	
<i>Coprophanaeus</i> <i>acrisius</i> (MacLeay, 1819)												1									Pr	-	Gr	
<i>Coprophanaeus</i> aff. <i>ensifer</i>	1			2														7		12	Pr	Ef	Gr	

Espécies	Fragmentos																				GF	PH	Tam	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20				
<i>Coprophanaeus cyanescens</i> Olsoufieff, 1924		2	1		23	15	1	4		1	11	4	1	1		13	24	6			Pr	Gh	Gr	
<i>Coprophanaeus spitzii</i> (Pessôa, 1934)																		1		4	Pr	Gh	Gr	
<i>Coprophanaeus telamon</i> (Linnaeus, 1767)					1	1		6	3	1			3			4	5				Pr	Ef	Gr	
<i>Deltochilum aff. crenulipes</i>											2	1				1		10	5	5	Tl	Ef	Pq	
<i>Deltochilum aff. komareki</i>	2							2	3	1		11	2		5	6	11		13		Tl	Ef	Pq	
<i>Deltochilum amazonicum</i> Bates, 1887						1		6	1				2								Tl	Ef	Gr	
<i>Deltochilum enceladus</i> Kolbe, 1893	1					11	22	32	13	38	28	16	28	3	45	68	59	10	1		Tl	Ef	Gr	
<i>Deltochilum orbiculare</i> Lansberge, 1874								1													Tl	Ef	Gr	
<i>Deltorhinum kempfmercadoi</i>																	1				Pr	-	Pq	
<i>Diabroctis mimas</i> (Linnaeus, 1758)												1	1	1							Pr	-	Gr	
<i>Dichotomius aff. crenatipennis</i>											1	1			2	9	20		1	2	Pr	Gh	Gr	
<i>Dichotomius aff. lucasi</i> 1	51			105	20	107	125	107	1		2										Pr	Ef	Gr	
<i>Dichotomius aff. lucasi</i> 2			23		6	19	17	60	25	20	25		57	11	88	385	94			3	Pr	Ef	Gr	
<i>Dichotomius bos</i> (Blanchard, 1846)				5	26	3	4	2			36	2	8	1	4	86	11	55	16	52	Pr	Gh	Gr	
<i>Dichotomius carbonarius</i> (Mannerheim, 1929)	4	4	17			40	62	37	1	1	148	231	1138	59	393	824	536	59	113	32	Pr	Gh	Gr	
<i>Dichotomius carinatus</i> (Luederwaldt, 1925)										25											Pr	Ef	Gr	
<i>Dichotomius cuprinus</i> (Felsche, 1901)											47		2			3	4	6			Pr	Gh	Gr	
<i>Dichotomius lycas</i> (Felsche, 1901)																		30	5	20	Pr	Gh	Gr	
<i>Dichotomius mamillatus</i> (Felsche, 1901)						2	10	22	124				81		12	6	2				Pr	Ef	Gr	
<i>Dichotomius melzeri</i> (Luederwaldt, 1922)	11			2	15	2	17	7		4	3	7	2	10	15	34	14	1			Pr	Ef	Gr	
<i>Dichotomius nimuendaju</i> (Luederwaldt, 1925)											1	1			1	3					Pr	Gh	Gr	
<i>Dichotomius nisus</i> (Olivier, 1789)			1		30	2	24	9			6	3			46	7	39	115	75		Pr	Gh	Gr	
<i>Dichotomius opacipennis</i> (Luederwaldt, 1931)																	5		18		Pr	Ef	Gr	
<i>Dichotomius worontzowi</i> (Pereira, 1942)	10	3	2	6		7		2										8			Pr	Gh	Gr	
<i>Eurysternus atrosericus</i> Génier, 2009	96			37	7	28	24	81	217	290					164	99	24				En	Ef	Pq	
<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst, 1789)	9		4	40		13	5	99	297	444	119	331	624	25	1405	1081	886	48	46	17	En	Gh	Gr	
<i>Eurysternus plebejus</i> Harold, 1880								5	6	29											En	Ef	Pq	
<i>Eurysternus wittmerorum</i> Martínez, 1988					4	3		179	56	393											En	Ef	Gn	
<i>Eutrichillum</i> sp.1		2		2										2						3	En	-	Pq	
<i>Genieridium bidens</i> (Balthasar, 1942)																		5		4	En	-	Pq	
<i>Genieridium cryptops</i> (Arrow, 1913)				3														18		83	En	Gh	Pq	
<i>Malagoniella aff. punctatostrata</i>													1	1					4		Tl		Gr	
<i>Ontherus appendiculatus</i> (Mannerheim, 1829)			1		5		2	2											18		Pr	Gh	Pq	
<i>Ontherus azteca</i> Harold, 1869							4	5	1	3	6	3	20	1	2	6	6	3		1	Pr	Gh	Gr	
<i>Ontherus digitatus</i> Harold, 1868										1	3	3	3						1	2	1	Pr	Gh	Pq
<i>Onthophagus aff. bucus</i>							1														Pr	Gn	Pq	
<i>Onthophagus aff. hirculus</i>							3	3	1	2	17	36	10	14				65	81	46	Pr	Gn	Pq	
<i>Onthophagus onthochromus</i> Arrow, 1913					1		3		1				2								Pr	Ef	Pq	
<i>Onthophagus rubescens</i> (Blanchard, 1846)	6			11	154	65	106	973	2	28	35	52	1106	160	393	381	173		2		Pr	Ef	Pq	
<i>Onthophagus</i> sp.1					14	46	5	281	23	85		4	42		3		245	1		1	Pr	Ef	Pq	
<i>Oxysternon conspicillatum</i> Weber, 1801					3	8	5	22	4	12	5	18	44	6	143	221	202	29	10	1	Pr	Ef	Gr	

Espécies	Fragmentos																				GF	PH	Tam	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20				
<i>Oxysternon silenus</i> (Laporte. 1840)	1		1	2		1		1	1	6	2	12	4		4	5						Pr	Ef	Gr
<i>Phanaeus cambeforti</i> Arnaud. 1982													4		22	8	5					Pr	Ef	Gr
<i>Phanaeus chalconelas</i> (Perty. 1830)									1				3			12						Pr	Ef	Gr
<i>Phanaeus sororibispinus</i> Edmonds e Zidek, 2012								1										1				Pr	-	Gr
<i>Scybalocanthon uniplagiatus</i> (Schmidt, 1922)				10	2	1				21	46					4	1					Tl	Ef	Pq
<i>Sulcoplanaeus faunus</i> (Fabricius, 1775)														1								Pr	-	Gr
<i>Sylvicanthon</i> sp.1	10			175				10	53	123	1		1		20	179	47					Tl	Ef	Pq
<i>Trichillum externepunctatum</i> Borre, 1886			2	2	27	1	87			1	380	7	45	4	1	2		192	16	244		En	Gh	Pq
<i>Uroxys</i> sp.1					82	35	16	35	5	5		1	2			5	16	16		3		-	Ef	Pq
<i>Uroxys</i> sp.2	10				252	216	284	80			2							159	21	66		-	Ef	Pq
<i>Uroxys</i> sp.3	15		2								6							6				-	Ef	Pq
<i>Zonocopris gibbicollis</i> Harold, 1868																			2			-	-	Pq

Grupos funcionais utilizadas: Pr = Paracoprídeos; Tl = Telecoprídeos; En = Endocoprídeos,

Preferência de habitat: Ef = Especialistas em florestas; Gh = Generalistas de habitat

Tamanho das espécies: Gr = Grandes (≥ 1 cm); Pq = Pequenos (< 1 cm).

Tabela 3 Espécies de mamíferos de médio e grande porte registradas em 20 fragmentos florestais no extremo sul da Amazônia brasileira através de censo em transectos lineares e armadilhas fotográficas. Or = Ordens, Fa= famílias.

Or	Fa	Espécie	Nome popular	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	F14	F15	F16	F17	F18	F19	F20
Ar	Cer	<i>Mazama americana</i> (Erxleben, 1777)	veado-mateiro						x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x
		<i>Mazama gouazoubira</i> (Fischer, 1814)	veado-fuboca								x	x	x	x				x		x			
	Tay	<i>Pecari tajacu</i> (Linnaeus, 1758)	cateto	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
		<i>Tayassu pecari</i> (Link, 1795)	queixada						x		x	x	x	x				x		x			
Pe	Tap	<i>Tapirus terrestris</i> (Linnaeus, 1758)	anta	x				x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			
Ca	Can	<i>Cercopithecus thomasi</i> (Linnaeus, 1766)	lobinho	x	x	x		x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x		x
	Fel	<i>Leopardus pardalis</i> (Linnaeus, 1758)	jaguaritica						x		x			x			x	x		x			
		<i>Panthera onca</i> (Linnaeus, 1758)	onça-pintada						x		x		x										
		<i>Puma concolor</i> (Linnaeus, 1771)	onça-parda						x	x	x		x		x	x	x	x		x			
	Must	<i>Eira barbara</i> (Linnaeus, 1758)	Irara	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x			
		<i>Galictis vittata</i> (Schreber, 1776)	furão	x									x	x					x		x		
	Pro	<i>Nasua nasua</i> (Linnaeus, 1766)	quati							x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x
		<i>Procyon cancrivorus</i> (Cuvier, 1798)	mão-pelada	x				x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x			
La	Lep	<i>Sylvilagus brasiliensis</i> (Linnaeus, 1758)	tapeti	x	x			x	x		x	x	x	x				x		x			
Pr	Ate	<i>Alouatta caraya</i> (Humboldt, 1812)	bugio											x				x		x			x
		<i>Ateles chamek</i> (Humboldt, 1812)	macaco-aranha				x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	
	Ceb	<i>Callithrix melanurus</i> (É, Geoffroy, 1812)	sagui	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x		x			
		<i>Sapajus cay</i> (Linnaeus, 1758)	macaco-prego	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Ro	Cav	<i>Dasyprocta azarae</i> (Lichtenstein, 1823)	cutia	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
		<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i> (Brisson, 1762)	cavim	x	x				x	x		x	x	x				x		x			
	Cun	<i>Cuniculus paca</i> (Linnaeus, 1766)	paca	x				x	x	x	x	x	x	x		x	x		x				
	Ere	<i>Coendou</i> sp, (Lacépède, 1799)	ourico-cacheiro											x				x		x			
Xe	Das	<i>Cabassous unicinctus</i> (Linnaeus, 1758)	tatu-de-couro						x	x	x		x										
		<i>Dasyurus kappleri</i> (Krauss, 1862)	tatu-15 Kg											x						x			
		<i>Dasyurus novemcinctus</i> (Linnaeus, 1758)	tatu-galinha	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x		x	x	x		x	x		x
		<i>Euphractus sexcinctus</i> (Linnaeus, 1758)	tatu-peba	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x
		<i>Tolypeutes matacus</i> (Desmarest, 1804)	tatu-bola								x		x	x				x		x			
	Myr	<i>Tamandua tetradactyla</i> (Linnaeus, 1758)	tamanduá-mirim						x	x	x	x	x	x	x			x		x			

Ordens: Ar = Artiodactyla; Pe = Perissodactyla; Ca = Carnivora; La = Lagomorpha; Pr = Primatas; Ro = Rodentia; Xe = Xenarthra **Famílias:** Cer = Cervidae; Tay = Tayassuidae; Tap = Tapiridae; Can = Canidae; Fel = Felidae; Mus = Mustelidae; Proc = Procyonidae; Lep = Leporidae; Ate = Atelidae; Ceb = Cebidae; Cav = Caviidae; Cun = Cuniculidae; Ere = Erethizontidae; Das = Dasypodidae; Myr = Myrmecophagidae.

Efeito da fragmentação e da redução de mamíferos

Os resultados do primeiro grupo de modelos demonstraram que o aumento da área dos fragmentos é acompanhado pelo aumento da riqueza de Scarabaeinae de ambos os tamanhos corpóreos (Fig. 2A, Gr: $\beta = 0,45$; $p < 0,05$ / Pq: $\beta = 0,84$; $p < 0,01$), e também apresentou efeito positivo para riqueza de mamíferos ($\beta = 0,63$; $p < 0,001$). A riqueza de mamíferos, por sua vez, teve efeito positivo apenas sobre a riqueza de Scarabaeinae de pequeno porte (Fig. 2A, $\beta = 0,52$; $p < 0,01$). Quanto à abundância, o aumento da área dos fragmentos elevou o número de indivíduos de Scarabaeinae de ambos os tamanhos (Fig. 2B, Gr: $\beta = 0,50$; $p < 0,05$ - Pq: $\beta = 1$; $p < 0,001$). Por outro lado, a riqueza de mamíferos reduziu a abundância de Scarabaeinae de pequeno porte ($\beta = -0,35$; $p < 0,05$).

O segundo grupo de modelos demonstrou que fragmentos maiores apresentam maior riqueza de Scarabaeinae especialistas em florestas, independentemente do tamanho corpóreo (Fig. 2C, Gr: $\beta = 0,40$; $p < 0,05$ / Pq: $\beta = 0,28$; $p < 0,05$). O mesmo padrão foi observado para o aumento da riqueza de mamíferos, que apresentou efeito direto no aumento da riqueza de Scarabaeinae (Gr: $\beta = 0,42$; $p < 0,05$ / Pq: $\beta = 0,55$; $p < 0,05$). Porém, também causou a redução da riqueza de Scarabaeinae generalistas de pequeno porte (Fig. 2C, $\beta = 0,80$; $p < 0,05$). Esse grupo de modelos também demonstrou que a riqueza de mamíferos elevou a abundância dos Scarabaeinae especialistas em florestas de ambos os tamanhos (Fig. 2D, Gr: $\beta = 0,56$; $p < 0,05$ / Pq: $\beta = 0,54$; $p < 0,05$).

Quanto aos efeitos indiretos, esse grupo de modelos demonstrou que o aumento da área dos fragmentos teve efeito no aumento da riqueza de Scarabaeinae especialistas em florestas de ambos os tamanhos (Gr: $\beta = 0,35$ / Pq: $\beta = 0,46$). Por outro lado, apresentou efeito negativo para riqueza de generalistas de pequeno porte ($\beta = -0,67$). Além disso, o aumento da área dos fragmentos também apresentou efeito indireto na abundância de Scarabaeinae especialistas em florestas de ambos os tamanhos (Gr: $\beta = 0,31$ / Pq: $\beta = 0,22$) e efeito negativo para os generalistas de grande porte ($\beta = -0,12$).

O aumento da área dos fragmentos, diferentemente da riqueza de mamíferos, apresentou efeito direto no aumento da biomassa total de Scarabaeinae (Fig. 2E, $\beta = 0,62$; $p < 0,001$). Assim como teve efeito no aumento da biomassa dos especialistas em florestas ($\beta = 0,51$; $P < 0,001$) e dos generalistas de habitat ($\beta = 0,47$; $p < 0,001$). Por outro lado, a biomassa média dos Scarabaeinae por fragmento foi negativamente afetada pela riqueza de mamíferos ($\beta = -0,64$; $p < 0,05$). Porém, os Scarabaeinae apresentaram maior biomassa média com aumento da área dos fragmentos (Fig. 2E, $\beta = 0,42$; $p < 0,01$).

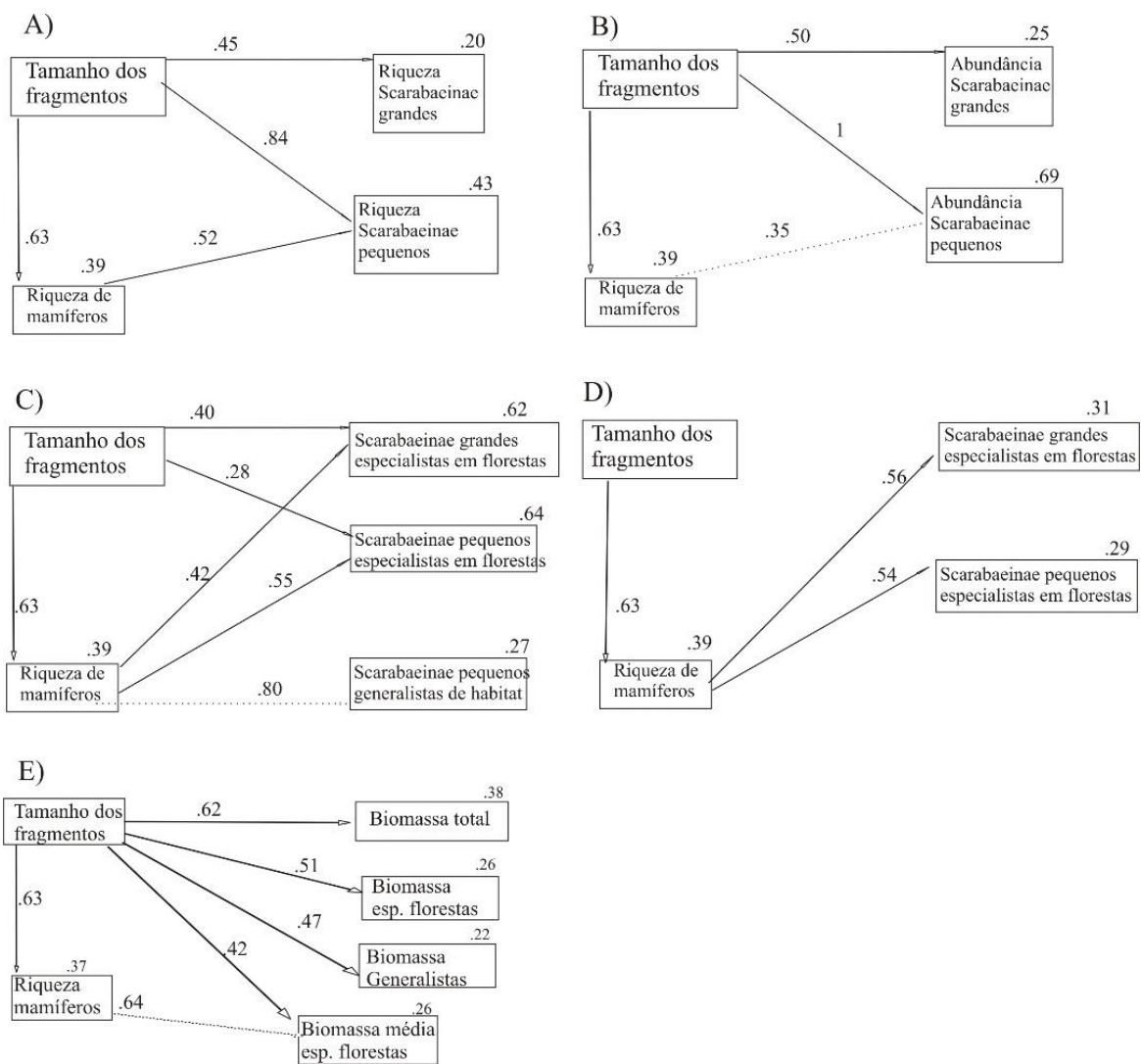


Fig. 2 Análises de trilhas mostrando efeito do tamanho dos fragmentos sobre riqueza de mamíferos, sobre a riqueza (A) e abundância (B) das espécies de Scarabaeinae grandes e pequenas e as implicações sobre as espécies especialistas em florestas (C) e generalistas de habitat (D), assim como efeitos sobre a biomassa total e média das espécies especialistas e generalistas (E). Também demonstramos os efeitos diretos da riqueza de mamíferos sobre esses parâmetros da comunidade de rola-bostas, Linha contínua demonstra efeito positivo e linha pontilhada efeito negativo. Os valores ao lado da linha representam coeficiente de caminho com valores padronizados significativos a 0,05. Erros de estimação são demonstrados sobre as variáveis endógenas.

O terceiro grupo de modelos, que tratou da estrutura dos grupos funcionais, demonstrou que o tamanho dos fragmentos teve efeito direto apenas na riqueza (Fig. 3A, $\beta = 0,510$; $p < 0,01$) e abundância (Fig. 3B, $\beta = 0,60$; $p < 0,05$) dos PP. Destacamos que apenas a riqueza de ungulados teve efeito positivo sobre a riqueza e abundância de Scarabaeinae em praticamente todas as os grupos funcionais, exceto sobre a riqueza de TP e PP e abundância de PP. Por outro lado, a riqueza de roedores reduziu a riqueza de

PG e TP, com efeito negativo sobre a abundância de todas os grupos funcionais, exceto EP. No caso dos primatas, a riqueza também exerceu efeito negativo sobre a riqueza de PG e TG (Fig. 3). Assim, o tamanho dos fragmentos exerceu maior efeito sobre a riqueza de ungulados ($\beta = 0,75$; $p < 0,001$), seguido de carnívoros ($\beta = 0,74$; $p < 0,001$), primatas ($\beta = 0,52$; $p < 0,01$) e roedores ($\beta = 0,42$; $p < 0,05$), respectivamente.

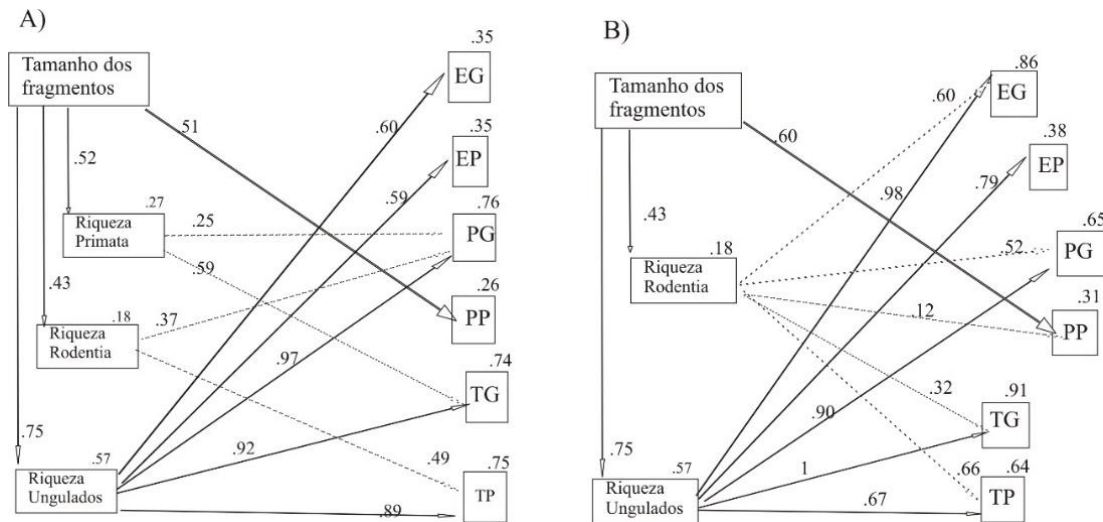


Fig. 3 Análises de trilhas mostrando efeito do tamanho dos fragmentos sobre riqueza (A) e abundância (B) dos grupos funcionais de Scarabaeinae, Modelos simplificados apresentando apenas os valores significativos ($\alpha=0,05$). Linhas contínuas indicam efeitos positivos e linhas pontilhadas efeitos negativos. Os valores ao lado da linha representam coeficiente de caminho com valores padronizados. Erros de estimação são demonstrados sobre as variáveis endógenas. EG = endocoprídeos grandes; EP = endocoprídeos pequenos; PG = paracoprídeos grandes; PP = paracoprídeos pequenos; TG = telecoprídeos grandes e TP = telecoprídeos pequenos.

O quarto grupo de modelos ressalta a importância da presença de grandes primatas, como o macaco-aranha, para os Scarabaeinae. Ele demonstra que o tamanho dos fragmentos teve efeito positivo na presença de macaco-aranha ($\beta = 0,52$; $p < 0,01$), que por sua vez influenciou no aumento da riqueza e da abundância dos Scarabaeinae especialistas em florestas, independentemente do tamanho das espécies (Fig. 4A, riqueza Gr [$\beta = 0,45$; $p < 0,05$] e Pq [$\beta = 0,73$; $p < 0,01$]; Fig. 4B, abundância Gr [$\beta = 0,40$; $p < 0,05$] e Pq [$\beta = 0,20$; $p < 0,05$]). Os Scarabaeinae generalistas de habitat não foram influenciados pela presença de macaco-aranha.

A presença de *Ateles chamek*, também aumentou a biomassa dos Scarabaeinae especialistas em florestas (Fig. 4C, $\beta = 0,56$; $p < 0,01$), porém causou redução da biomassa média por fragmento (Fig. 4C, $\beta = 0,39$; $p < 0,05$). Nesse modelo, também observamos que o aumento da área dos fragmentos proporciona aumento da biomassa total dos

Scarabaeinae (Fig. 4C, $\beta = 0,62$; $p < 0,01$). Quanto ao efeito desses primatas nos grupos funcionais, foi observado que existe efeito direto no aumento da abundância de EG ($\beta = 0,57$; $p < 0,05$), PG ($\beta = 0,55$; $p < 0,01$), PP ($\beta = 0,45$; $p < 0,05$) e TG ($\beta = 0,56$; $P < 0,01$) (Fig. 4D).

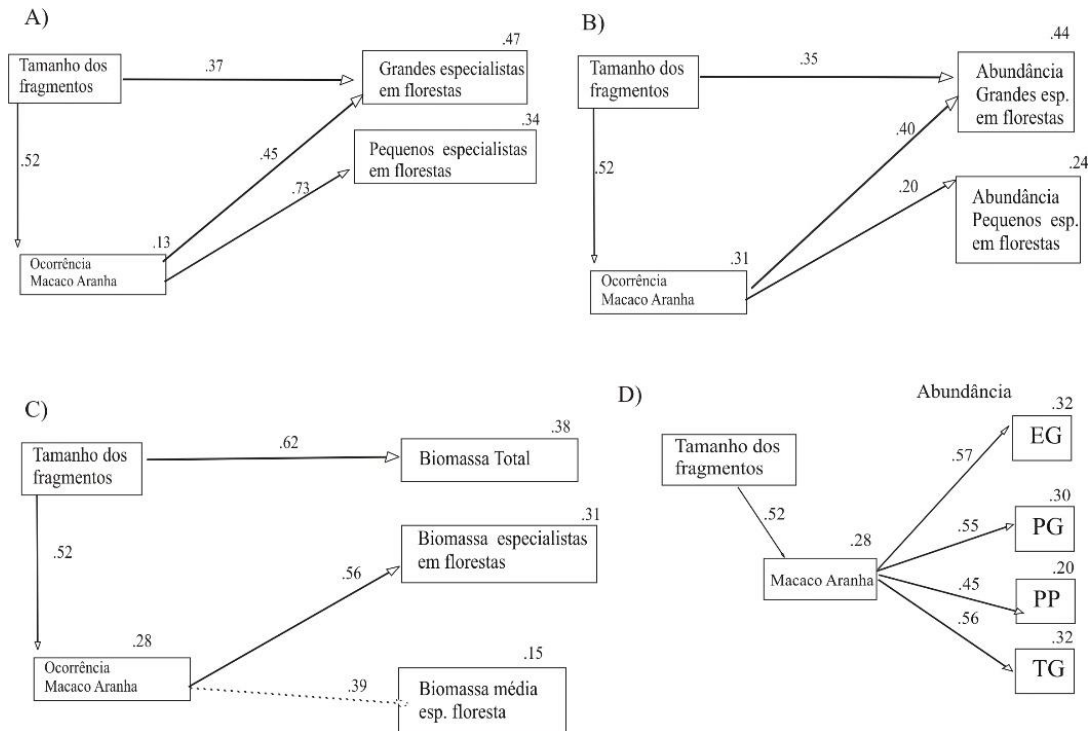


Fig. 4 Análises de trilhas mostrando efeito do tamanho dos fragmentos e da ocorrência de macaco-aranha (*Ateles chamek*) sobre a riqueza (A), abundância (B), biomassa (C) e estrutura do grupo funcional (D) de Scarabaeinae. Modelos simplificados, apenas os valores significativos ($\alpha=0,05$) são demonstrados. Linhas contínuas indicam efeitos positivos e linhas pontilhadas efeitos negativos. Os valores ao lado da linha representam coeficiente de caminho com valores padronizados. Erros de estimação são demonstrados sobre as variáveis endógenas.

Das 90 espécies de Scarabaeinae coletadas, 39 apresentaram abundância superior a 50 indivíduos e ocorreram em cinco ou mais fragmentos. Dessas, apenas oito apresentaram adequação aos modelos, sendo todas elas especialistas em florestas (Apêndice 4). Entre elas, *Eurysternus atrosericus* ($\beta = 0,45$), *Canthon* aff. *triangularis* ($\beta = 0,48$), *Canthon bimaculatus* ($\beta = 0,54$), *Canthon brunneus* ($\beta = 0,40$), *Canthon* aff. *marmoratus* ($\beta = 0,46$) e *Scybalocanthon uniplagiatus* ($\beta = 0,63$) apresentaram aumento da abundância com a presença de macaco-aranha. Apenas *Canthonella* sp.1 apresentou efeito negativo com presença de macaco-aranha ($\beta = -0,51$). Por outro lado, apresentou relação positiva com o aumento da riqueza total de mamíferos ($\beta = 0,50$). Enquanto *Eurysternus atrosericus* ($\beta = -0,64$), *Canthon bimaculatus* ($\beta = -0,56$), *Canthon brunneus* ($\beta = -0,63$) e *Scybalocanthon uniplagiatus* ($\beta = -0,68$), apresentaram relação negativa com

o aumento da riqueza total de mamíferos. *Oxysternon conspicillatum* ($\beta = 0,55$) foi a única espécie influenciada apenas pelo tamanho dos fragmentos (Fig. 5).

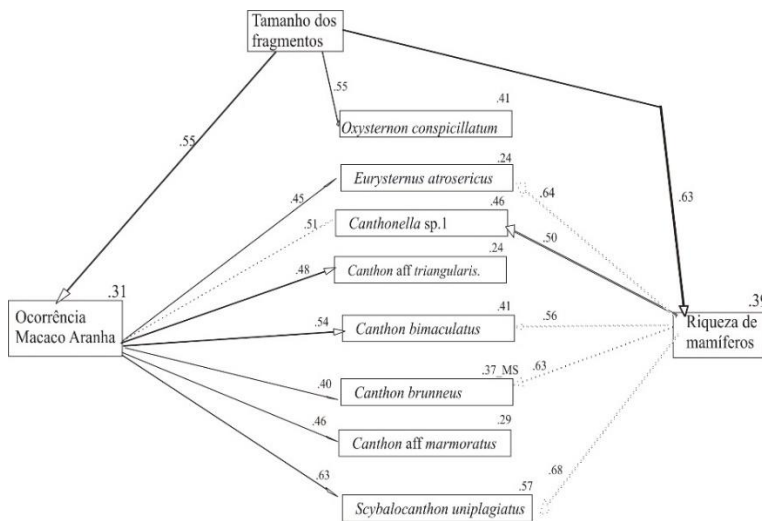


Fig. 5 Análises de trilhas mostrando efeito do tamanho dos fragmentos e da presença de macaco-aranha (*Ateles chamek*) na abundância de diferentes espécies de Scarabaeinae. Modelos simplificados, apenas os valores significativos ($\alpha=0,05$) são demonstrados. Linhas contínuas indicam efeitos positivos e linhas pontilhadas efeitos negativos. Os valores ao lado da linha representam coeficiente de caminho com valores padronizados. Erros de estimação são demonstrados sobre as variáveis endógenas. MS = marginalmente significativo ($\alpha= 0,1$).

Adequação dos modelos

Os modelos do grupo I apresentaram boa adequação, principalmente para os dados de abundância que apresentaram os menores valores de CMIN/DF (3,83) e AIC (23,6) e maior valor de CFI (0,85). Para o segundo grupo de modelos, os dados com biomassa apresentaram maior adequação com o menor valor de CMIN/DF (1,98) e AIC (41,6) e maior valor de CFI (0,7). Para o terceiro grupo, o modelo com riqueza de espécies apresentou maior adequação, com menor valor de CMIN/DF (2,22) e AIC (117,2). No quarto grupo de modelos, quando analisados os parâmetros de comunidades, a biomassa apresentou os menores valores de CMIN/DF (1,76) e AIC (28,5) e maior valor de CFI (0,9). Quando analisado os modelos do quarto grupo com as espécies individualmente, os oito modelos apresentaram grande semelhança nos valores dos parâmetros analisados (Apêndice S1).

Discussão

A redução da área e da qualidade do habitat causam a redução da diversidade de mamíferos que, por sua vez, afeta a diversidade de Scarabaeinae. Esse possível efeito cascata tem sido alvo de diversas investigações (Nichols et al. 2009; Balow et al. 2010; Nichols et al. 2013; Culot et al. 2013). Nossos resultados, em parte, corroboram a existência de efeito cascata de redução de mamíferos com consequente redução das espécies de Scarabaeinae causada pela redução da área dos fragmentos. Porém, demonstramos que esse efeito não se aplica igualmente a todas as espécies, e que espécies generalistas de habitat podem ser menos afetadas pela redução de mamíferos nativos.

Demonstramos que o tamanho dos fragmentos influenciou tanto no aumento da riqueza de mamíferos quanto no aumento da riqueza e abundância dos Scarabaeinae. Além disso, o aumento da riqueza de mamíferos elevou a riqueza e a abundância desses besouros. Porém, apenas os Scarabaeinae especialistas em florestas apresentaram relação positiva com a riqueza de mamíferos, o que evidencia diferentes respostas ligadas a história natural das espécies. Essa associação entre os Scarabaeinae e mamíferos é bem estudada e amplamente discutida na literatura, e está relacionada à utilização das fezes dos mamíferos como recurso alimentar pelos Scarabaeinae jovens e adultos (Halffter e Matthews 1966; Hanski e Cambefort 1991; Philips 2011; Simmons e Ridsdill-Smith 2011).

Por outro lado, os Scarabaeinae generalistas de habitat não foram influenciados pela riqueza de mamíferos nativos. Provavelmente, pelo fato dessas espécies apresentarem maior plasticidade de habitat e conseguirem utilizar outras fontes de recurso alimentar, evidenciando menor dependência com as espécies de mamíferos nativos das florestas estudadas. A elevada abundância de *Dichotomius carbonarius*, espécie generalista de habitat que é capaz de utilizar serapilheira para confecção de bola-ninho (Dinghi 2013), que é comumente encontrada em placas fecais bovinas (Rodrigues et al. 2013), é exemplo dessa plasticidade entre as espécies generalistas de habitat. Essa característica pode representar um importante traço adaptativo para as espécies com ampla distribuição geográfica e permitir maior sucesso em paisagens com alta heterogeneidade natural ou antropizadas.

Muitas das espécies consideradas generalistas de hábitat neste trabalho são capazes de utilizar fezes bovinas como fonte de recurso para alimentação e nidificação. Dentre as 23 espécies generalistas, oito apresentaram expressivo aumento da abundância em locais com presença de gado, são elas: *Ateuchus* aff. *semicribratus*, *Canthidium*

pinotoides, *Dichotomius carbonarius*, *Dichotomius lycas*, *Dichotomius nisus*, *Genieridium cryptops*, *Onthophagus* aff. *hirculus* e *Trichillum externepunctatum*. Todos os fragmentos estudados estão inseridos em matriz de pastagem, sendo a penetração de gado é mais comum em fragmentos pequenos (< 10 ha), pois os fragmentos grandes (< 50 ha) são cercados em sua maioria ou o gado entra apenas na borda (observação pessoal).

Contradizendo nossas hipóteses, a riqueza de mamíferos teve efeito negativo na biomassa média dos Scarabaeinae especialistas em florestas. O que demonstra que locais com maior riqueza de mamíferos apresentam, em média, espécies de menor porte corpóreo. Por outro lado, o tamanho dos fragmentos teve efeito positivo no tamanho médio dessas espécies de Scarabaeinae. Possivelmente, o fator que determina o padrão de aumento da biomassa das espécies não pode ser reduzido apenas ao número de espécies de mamíferos no local. Os fragmentos maiores, além de serem capazes de manter maior diversidade de mamíferos (Michalski e Peres, 2005; Canale et al. 2012), disponibilizam maior diversidade de habitat e recursos alimentares secundários, como carcaças de vertebrados e invertebrados.

Outra hipótese que pode explicar o efeito negativo da riqueza de mamíferos na biomassa média dos Scarabaeinae está relacionada a combinação de três fatores: I) locais com menor diversidade de mamíferos apresentam menor disponibilidade e adensamento de fezes; II) armadilhas iscadas tem seu poder de atração potencializado em locais desfaunados, devido à escassez local de recurso; III) rola-bostas grandes apresentam maior poder de forrageamento que espécies pequenas, devido a capacidade voo. A combinação desses três fatores pode levar ao aumento da captura das espécies grandes em locais desfaunados, gerando possíveis ruído na interpretação dos dados (Culot et al. 2013; Nichols et al. 2013).

Por outro lado, o efeito direto da riqueza de mamíferos sobre os Scarabaeinae especialistas em florestas de ambos os tamanhos, demonstra que esse fator, aparentemente, pode não ser um fator de seleção para a presença dessas espécies em paisagens fragmentadas. Isso sugere que o tamanho das espécies não influencia na capacidade de forrageamento das mesmas, como proposto por Andresen e Laurance, (2007), Culot et al. (2013) e Nichols et al. (2013). Contudo, nossos resultados remetem a fragmentos isolados e muitos deles com tamanho reduzido, o que dificulta a interpretação dessa relação entre tamanho corpóreo, disponibilidade de recurso e capacidade de forrageamento. Além disso, nossos resultados são embasados apenas na riqueza de mamíferos e não em sua biomassa por local, que representaria com maior fidedignidade

a disponibilidade de recurso para os Scarabaeinae. Por isso, recomendamos que estudos futuros que busquem compreender a existência de efeito cascata entre fragmentação, mamíferos e Scarabaeinae, realizem levantamentos da abundância de mamíferos. Com isso, será possível estimar a biomassa de mamíferos nos locais. Tais dados permitirão melhor interpretação desses possíveis efeitos, além da criação de modelos mais completos, com maior capacidade de explicação da realidade.

A riqueza de ungulados nos fragmentos representa um aumento expressivo da disponibilidade de fezes. A ocorrência de *Pecari tajacu* e *Tayassu pecari* (Tayassuidae), animais que vivem em grupos de mais de 50 indivíduos (Tiepolo e Tomas 2006), representam a disponibilização de grande quantidade de recurso para os Scarabaeinae. Esse aumento de disponibilidade de recurso alimentar influenciou todos os grupos funcionais, exceto PP, o que demonstra que a presença de ungulados beneficia todos os Scarabaeinae independente da estratégia de alocação de recursos.

Exemplo da importância dos Tayassuidae para os Scarabaeinae foi demonstrado por Culot et al. (2013), que encontraram associação entre os besouros *Coprophanaeus saphirinus*, *Phanaeus splendidulus*, *Deltochilum furcatum*, *Canthidium depressum* e *Deltochilum brasiliense* com o aumento da biomassa de *Tayassu pecari*. Conseqüentemente, isso pode influenciar os Scarabaeinae independente do grupo funcional (Culot et al. 2013). Tanto *P. tajacu* quanto *T. pecari* apresentam aumento da abundância conforme o aumento da área dos fragmentos (Michalski e Peres 2007) e são espécies alvo de caça de subsistência (Tiepolo e Tomas 2006). A interação entre os efeitos da fragmentação e redução do habitat, assim como de caça sobre esse Tayassuidae e as possíveis implicações diretas e indiretas sobre os Scarabaeinae, apresentam-se como modelo em potencial para estudos futuros de efeito cascata,

Nossos resultados, em parte, evidenciam a importância dos grandes primatas para os Scarabaeinae. A ocorrência de *Ateles chamek* teve efeito direto na riqueza, abundância e biomassa das espécies especialistas em florestas, além de influenciar positivamente na abundância de seis espécies de Scarabaeinae. Isso demonstra que a presença de grandes primatas é essencial para a manutenção de grandes populações de rola-bostas em florestas tropicais, principalmente pelo tipo e pela qualidade das fezes que esses primatas disponibilizam (Estrada et al. 1999; Nichols et al. 2013).

Ateles chamek (Humboldt 1812), é uma das maiores espécies de primatas neotropicais (Tiepolo e Tomas 2006). As espécies do gênero *Ateles* são fortemente afetadas pela redução da área e isolamento dos fragmentos (Michalski e Peres 2005).

Nesse estudo, a ocorrência de *A. chamek* foi dependente do tamanho dos fragmentos, confirmando que fragmentos pequenos não suportam populações dessa espécie (Bicca-Marques et al. 2006). As espécies desse gênero apresentam dieta basicamente frugívora, por isso são consideradas de extrema importância para o processo de dispersão de sementes e regeneração florestal, além de serem espécies chaves para o funcionamento dos ecossistemas (Apaza-Quevedo et al. 2008).

Nessa perspectiva, o efeito cascata da redução do tamanho dos fragmentos com a redução/extinção de grandes primatas e, conseqüentemente, a extinção de Scarabaeinae foi observado por Estrada et al. (1999) em fragmentos florestais no México. A extinção de grandes primatas (dispersores primários) e de Scarabaeinae (dispersores secundários) pode prejudicar o processo de regeneração da floresta devido a redução de serviços de dispersão de sementes providos por esses organismos (Nichols et al. 2009; Nichols et al. 2013).

Conclusão

O tamanho dos fragmentos teve efeito positivo tanto para mamíferos quanto para Scarabaeinae, e a riqueza de mamíferos teve efeito direto no aumento da riqueza, abundância e biomassa desses besouros. Porém, tal efeito foi dependente da preferência de habitat dos Scarabaeinae. A existência de um possível efeito cascata demonstrou ter conseqüências apenas sobre as espécies especialistas em florestas. Além disso, a presença de macaco-aranha demonstrou possível influencia na estrutura da comunidade de Scarabaeinae, com possíveis efeitos sobre a riqueza, abundância e a biomassa das espécies especialistas em florestas. Por fim, concluímos que a redução da área ocasionou redução da riqueza de mamíferos com efeitos diretos sobre as espécies de Scarabaeinae especialistas em florestas. Esse efeito cascata pode desencadear a perda de diversos serviços ambientais que só são possíveis com a coexistência dos grupos.

Agradecimentos

Os autores agradecem a Fapemat pela ajuda financeira (Processo n. 756935/2011). A UNEMAT pelo aporte logístico e financeiro. A Higor Vendrame, Alex M. Barbão e Henry W. V. L. Barbosa pelo apoio na coleta dos dados. A todos os proprietários das áreas de coleta. A Ricardo R.C. Solar e Malva I.M. Hernández pelas contribuições no manuscrito.

Referências

- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, et al. (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Zeitschrift* 22:711–728. doi: 10.1127/0941-2948/2013/0507.
- Andresen E, Laurance SGW (2007) Possible Indirect Effects of Mammal Hunting on Dung Beetle Assemblages in Panama. *Biotropica* 39:141–146. doi: 10.1111/j.1744-7429.2006.00239.x
- Arbuckle JL (2005) *Amos 6.0 User's Guide*. 562.
- Barbosa HWVL (2012) Estrutura de comunidades de mamíferos de médio e grande porte em fragmentos florestais da amazônia meridional. Dissertação. Universidade do Estado de Mato Grosso.
- Barlow J, Louzada J, Parry L, et al. (2010) Improving the design and management of forest strips in human-dominated tropical landscapes: a field test on Amazonian dung beetles. *Journal of Applied Ecology* 47:779–788. doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01825.x
- Bicca-Marques JC, Silva VM, Gomes DF (2006) Ordem Primates. In: Reis NR, Peracchi AL, Limas I (eds) *Mamíferos do Brasil*. UEL. Londrina, pp 101–149.
- Canale GR, Peres CA, Guidorizzi CE, et al. (2012) Pervasive defaunation of forest remnants in a tropical biodiversity hotspot. *PLoS One* 7:e41671. doi: 10.1371/journal.pone.0041671
- Chame M (2003) Terrestrial mammal feces: a morphometric summary and description. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 98:71–94. doi: 10.1590/S0074-02762003000900014
- Chiarello A (1999) Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biol Conserv* 89:71–82. doi: 10.1016/S0006-3207(98)00130-X
- Costa LP, Leite YLR, Mendes SL, Ditchfield AD (2005) Mammal Conservation in Brazil. *Conserv Biol* 19:672–679. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00666.x
- Culot L, Bovy E, Vaz-de-Mello F, et al. (2013) Selective defaunation affects dung beetle communities in continuous Atlantic rainforest. *Biol Conserv* 163:79–89. doi: 10.1016/j.biocon.2013.04.004
- Dallacort R, Martins JA, Inoue MH, et al. (2010) Aptidão agroclimática do pinhão manso na região de Tangará da Serra, MT. *Rev Ciência Agronômica* 41:373–379. doi: 10.1590/S1806-66902010000300008
- Dinghi APA (2013) Leaf-litter brood chambers in *Dichotomius* (Luederwaldtinia) *carbonarius* (Mannerheim, 1829) (Coleoptera: Scarabaeidae): A novel behavior for dung beetles. *Coleopt Bull* 67:388–396.
- Estrada A, Anzures DA, Coates-Estrada R (1999) Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*), and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. *Am J Primatol* 48:253–262.
- Galetti M, Dirzo R (2013) Ecological and evolutionary consequences of living in a defaunated world. *Biol Conserv* 163:1–6. doi: 10.1016/j.biocon.2013.04.020

- Galetti M, Donatti CI, Steffler C, et al. (2010) The role of seed mass on the caching decision by agoutis, *Dasyprocta leporina* (Rodentia: Agoutidae). *Zoology* 27:472–476. doi: 10.1590/S1984-46702010000300022
- Halfpeter G, Edmonds WD (1982) The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): An ecological and evolutive approach. 155.
- Halfpeter G, Matthews EG (1966) The Natural History of Dung Beetles of the subfamily Scarabaeinae. *Folia Entomol Mex* 12-14:1–313.
- Hanski I, Cambefort Y (1991) *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Kline RB (2011) *Principles and practice of structural equation modeling*, Third. The Guilford Press, New York.
- Kosydar AJ, Rumiz DI, Conquest LL, Tewksbury JJ (2014) Effects of hunting and fragmentation on terrestrial mammals in the Chiquitano forests of Bolivia. *Trop Conserv Sci* 7:288–307.
- Larsen TH, Forsyth A (2005) Trap Spacing and Transect Design for Dung Beetle Biodiversity Studies. *Biotropica* 37:322–325. doi: 10.1111/j.1744-7429.2005.00042.x
- Marsh CJ, Louzada J, Beiroz W, Ewers RM (2013) Optimising bait for pitfall trapping of Amazonian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *PLoS One* 8:e73147. doi: 10.1371/journal.pone.0073147
- Michalski F, Peres CA (2005) Anthropogenic determinants of primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia. *Biol Conserv* 124:383–396. doi: 10.1016/j.biocon.2005.01.045
- Michalski F, Peres CA (2007) Disturbance-mediated mammal persistence and abundance-area relationships in Amazonian forest fragments. *Conserv Biol* 21:1626–40. doi: 10.1111/j.1523-1739.2007.00797.x
- Nichols E, Gardner TA, Peres CA, Spector S (2009) Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos* 118:481–487. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17268.x
- Nichols E, Larsen T, Spector S, et al. (2007) Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biol Conserv* 137:1–19. doi: 10.1016/j.biocon.2007.01.023
- Nichols E, Uriarte M, Peres CA, et al. (2013) Human-induced trophic cascades along the fecal detritus pathway. *PLoS One* 8:e75819. doi: 10.1371/journal.pone.0075819
- Parry L, Barlow J, Peres CA (2009) Allocation of hunting effort by Amazonian smallholders: Implications for conserving wildlife in mixed-use landscapes. *Biol Conserv* 142:1777–1786. doi: 10.1016/j.biocon.2009.03.018
- Peres CA, Cunha AA (2011) *Manual para censo e monitoramento de vertebrados de médio e grande porte por transeção linear em florestas tropicais*. Wildlife Technical Series, Wildlife Conservation Society, Brasil.
- Philips TK (2011) The evolutionary history and diversification of Dung Beetles. In: Simmons LW, Ridsdill-Smith TJ (eds) *Ecol. Evol. Dung Beetles*. Willey-Blackwell. Oxford, pp 21–45.

- Portillo-Quintero CA, Sánchez-Azofeifa GA (2010) Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biol Conserv* 143:144–155. doi: 10.1016/j.biocon.2009.09.020
- Apaza-Quevedo AE, Fernando Pacheco L, Irene Roldán A, Sol Aguilar Ariñez y M (2008) Ecología de Ateles Chamek Humboldt en Un Bosque Húmedo Montano de Los Yungas Bolivianos. *Neotrop Primates* 15:13–21. doi: 10.1896/044.015.0103.
- Rodrigues M, Uchôa M, Ide S (2013) Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in three landscapes in Mato Grosso do Sul, Brazil. *Brazilian J Biol* 73:211–220. doi: 10.1590/S1519-69842013000100023
- Simmons LW, Ridsdill-Smith TJ (2011) *Ecology and Evolution of Dung Beetles*. Willey-Blackwell. Oxford.
- Tiepolo LM, Tomas WM (2006) Ordem Artiodactyla. In: Reis NR, Peracchi AL, Pedro WA, Lima IP (eds) *Mamíferos do Bras*. UEL, Londrina, pp 284–300.
- Vaz-de-Mello F., Silva RLR, Nunes LGOA, Corrêa PROA (2013) Os besouros rola-bostas (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) da Fazenda São Nicolau. In: Rodrigues DJ, Izzo TJ, Battirola LD (eds) *Descob. a Amaz. Merid. Biodiversidade da fazenda São Nicolau*. Campo Grande, p 299
- Vaz-de-Mello FZ, Edmonds WD, Ocampo FC, Schoolmeesters P (2011) A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa* 2854:1–73.
- Wright SJ (2003) The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 6:73–86. doi: 10.1078/1433-8319-00043

Apêndice

Apêndice S1 Tabela com valores dos índices de ajuste dos modelos para riqueza, abundância, biomassa e da estrutura dos grupos funcionais de besouros rola-bostas baseados em análise de caminhos.

	Abund	Freq,	P	χ^2	g.l,	CMIN/DF	CFI	AIC
Grupo I								
Riqueza Grandes e Pequenos			< 0,01	10,36	2	5,18	0,7	26,3
Abundância Grandes e Pequenos			< 0,05	7,62	2	3,83	0,85	23,6
Grupo II								
Riqueza- habitat e tamanho			< 0,01	38,7	6	4,25	0,52	55,53
Abundância- habitat e tamanho			< 0,01	28,7	6	4,78	0,49	58,7
Biomassa-habitat e tamanho			< 0,05	23,8	12	1,98	0,72	41,6
Grupo III – Grupo funcional e grupo de mamíferos								
Riqueza de besouros			< 0,01	71,21	32	2,22	0,66	117,2
Abundância de besouros			< 0,01	91,9	22	4,18	0,6	137
Grupo IV - Presença de macaco-aranha								
Riqueza			< 0,01	21,4	3	7,15	0,54	35,4
Abundância			< 0,01	27,5	6	4,58	0,55	45,5
Biomassa			< 0,05	10,58	6	1,76	0,85	28,5
Grupos funcionais			< 0,01	47,7	10	4,77	0,41	69,7
<i>Oxysternon conspicillatum</i>	733	16	< 0,01	13,2	3	4,47	0,51	27,4
<i>Eurysternus atrosericus</i>	1067	11	< 0,05	4,02	1	4,02	0,86	22,02
<i>Canthonella</i> sp.1	85	8	< 0,05	4,02	1	4,02	0,87	22
<i>Canthon</i> aff. <i>triangularis</i>	838	6	< 0,05	4,02	1	4,02	0,82	22,03
<i>Canthon bimaculatus</i>	580	6	< 0,05	4	1	4,02	0,85	22,02
<i>Canthon brunneus</i>	300	7	= 0,06	4,01	2	2,07	0,89	20,4
<i>Canthon</i> aff. <i>marmoratus</i>	56	10	< 0,05	4,02	1	4,02	0,84	22,08
<i>Scybalocanthon uniplagiatus</i>	85	7	< 0,05	4,02	1	4,02	0,88	22,08

P = nível de probabilidade ($\alpha = 0,05$)

χ^2 = Valor de χ^2 do modelo

g.l, = Graus de liberdade do modelo

CMIN/DF = χ^2 / graus de liberdade

CFI = Índice de comparação entre modelos (0-1)

AIC = Critério de informação de Akaike's

Abund = Abundância, número de indivíduos coletados

Freq = Número de fragmentos em que a espécie ocorreu

Conclusões

A região sudoeste do Brasil, ao sul da Chapada dos Parecis, pode ser caracterizada como um nó biogeográfico devido a interseção dos componentes bióticos amazônico, chaquenho, cerrado e paranaense. Isso influenciou a elevada riqueza de Scarabaeinae encontrada na região. Podemos destacar os processos de destropicalização e retropicalização relacionados aos eventos climáticos do Quaternário como os maiores responsáveis pela configuração da atual biota regional. A identificação do elemento biótico regional e sua caracterização como mista, formada por elementos de áreas abertas (Cerrado e Chaco) e fechadas (florestas), possibilitou a separação entre espécies especialistas de florestas, especialistas em áreas abertas e generalistas. Isso, demonstrou ser fundamental para uma melhor compreensão dos efeitos ambientais e espaciais modeladores das comunidades (metacomunidades) estudadas.

Com a separação entre espécies especialistas e generalistas foi possível concluir que: 1) apenas as espécies especialistas em florestas são afetadas negativamente pela redução do tamanho do fragmento e pelo aumento do seu isolamento na paisagem; 2) as espécies generalistas de habitat apresentam maior riqueza e abundância em fragmentos mais velhos e apresentam maior adaptabilidade a paisagem fragmentada e heterogênea; 3) os padrões de diversidade beta das espécies de Scarabaeinae especialistas e generalistas foram gerados por processos distintos. As espécies especialistas responderam aos processos de seleção ambiental (*species sorting*), principalmente em nível de paisagem, que influenciam na manutenção da qualidade do habitat (ver Silva e Hernández, 2014, 2015). Por outro lado, a diversidade beta das espécies generalistas é mantida pela constante colonização das espécies das áreas abertas circunvizinhas, demonstrando forte efeito da capacidade de migração em escala espacial intermediária (*mass effects*).

Nossos resultados demonstraram que a substituição da floresta por pastagem reduziu a riqueza de Scarabaeinae. Porém, devido à localização geográfica da área de estudo, as pastagens apresentaram composição de espécies independente dos fragmentos adjacentes, demonstrando alta taxa de colonização por espécies oriundas do Cerrado. Concluimos também que os fragmentos pequenos (< 12 ha) não são capazes de manter os Scarabaeinae nativos de florestas, por quatro motivos principais: 1) redução da riqueza de espécies especialistas em florestas; 2) aumento na proporção de espécies generalistas; 3) total aninhamento aos fragmentos maiores e 4) desestruturação dos grupos funcionais.

Por outro lado os fragmentos médios (entre 20 e 50 ha) demonstraram alta capacidade de conservação e manutenção da fauna desses besouros.

Quanto a existência de um possível efeito cascata entre a redução da área dos fragmentos, redução da riqueza de mamíferos (médio e grande porte) e redução de Scarabaeinae, demonstrou ter consequências apenas sobre os Scarabaeinae especialistas em florestas. Os Scarabaeinae generalistas, devido a maior plasticidade de habitat, apresentaram menor dependência dos mamíferos nativos das florestas estudadas, e não apresentaram relação com a redução da área dos fragmentos e com riqueza de mamíferos.

Considerações Finais

O arcabouço teórico central da tese é “efeitos da perda e modificação do habitat sobre a biodiversidade”. Com certeza um dos temas mais debatidos na literatura, com muitos trabalhos originais e também de síntese sobre o tema, inclusive para Scarabaeinae. Por isso, escrever uma tese sobre um tema já relativamente bem discutido é em parte desafiador. Por outro lado, o grande número de trabalhos permite um corpo teórico robusto, o que possibilita observar lacunas teóricas a serem preenchidas visando contribuir com os estudos de ecologia de Scarabaeinae neotropicais.

As informações obtidas no capítulo II subsidiaram a separação dos grupos de espécies e foram fundamentais para as discussões dos capítulos III, IV e V. As informações trazidas no capítulo II são demonstrativas da importância dos trabalhos biogeográficos para os estudos de ecologia. Os objetivos dos três capítulos com cunho ecológico (III, IV e V) só foram possíveis de serem alcançados com a incorporação de dados e perspectiva biogeográfica. A não incorporação dessa perspectiva, resultaria em uma interpretação superficial e limitada dos efeitos antropogênicos sobre os Scarabaeinae e dificultaria o cumprimento do objetivo geral pré-estabelecido.

Nesta tese eu busquei, em partes, contribuir com a aplicação do conceito teórico de metacomunidade, abordado no capítulo III. A incorporação de conceitos teóricos de metacomunidade em trabalhos de fragmentação de habitat tem demonstrado modelos robustos e resultados promissores. A compreensão das dinâmicas de metacomunidades ajuda a entender os efeitos da perda e da modificação do habitat sobre a diversidade beta dos Scarabaeinae (Silva e Hernández 2014). Porém, informações sobre a distribuição das espécies e a capacidade de dispersão pela matriz foram fundamentais para melhor compreensão desses efeitos. Essa informação possibilitou o entendimento dos diferentes processos que controlam a dinâmica das comunidades de espécies especialistas e generalistas.

No capítulo III consegui diferenciar os processos responsáveis pela geração e manutenção da composição das comunidades de espécies nos fragmentos florestais estudados. A separação entre generalistas de habitat e especialistas em florestas possibilitou o entendimento de como a redução da área dos fragmentos e outras alterações antropogênicas, como o fogo e o gado, influenciam na riqueza e na abundância das espécies. Além disso, nossos resultados demonstraram que diferentes processos modelam a diversidade regional e que informações sobre a distribuição e história natural das

espécies são fundamentais para esses estudos. A interpretação dos dados totais do capítulo III (sem a separação quanto a preferência de habitat), levaria a conclusão que a riqueza, abundância e a biomassa dos Scarabaeinae não são afetados pelo tamanho dos fragmentos. Assim como, levaria a conclusões errôneas sobre os processos e mecanismos que mantêm os padrões de diversidade beta a níveis locais e regionais. A incorporação de dados sobre a distribuição juntamente com dados filogenéticos, permitirão a criação de modelos que busque a dissociação dos eventos históricos dos eventos ecológicos sobre as metacomunidades (Leibold, Economo, & Peres-Neto, 2010). Isso permitirá criação de modelos mais robustos com maior capacidade de descrição dos processos e mecanismos que modelam as metacomunidades. A distinção entre os efeitos históricos, ambientais e espaciais sobre as metacomunidades está entre os principais desafios para os estudos de ecologia de comunidade (Heino *et al.*, 2014, 2015).

No capítulo IV, abordei um dos temas mais discutidos na Ecologia de Scarabaeinae neotropicais, a substituição de floresta por pastagem e os efeitos da redução da área dos fragmentos. Os resultados, em parte, demonstram coerência com o conhecimento acumulado sobre esse tema. Contudo, busquei enfatizar que os efeitos da substituição da floresta por pastagem e a redução da área dos fragmentos está relacionado com a localização e história biogeográfica da região de estudo. Semelhante ao capítulo III, aqui também demonstramos a necessidade de informações sobre a distribuição geográfica e preferência de habitat das espécies. A separação dos Scarabaeinae quanto ao padrão distributivo, que influencia diretamente a capacidade de transpor a matriz de pastagem, foi fundamental para a compreensão dos resultados. A grande riqueza de espécies especialistas de áreas abertas e generalistas de habitat nas pastagens é reflexo direto da proximidade com o Cerrado e também com os processos históricos de expansão e retração das florestas que ocorreram durante o Quaternário. Esses processos tornaram a região altamente heterogênea, o que levou à seleção de espécies com maior plasticidade ambiental.

O melhor entendimento dos resultados com a separação, quanto a especialistas em florestas e generalistas de habitat, também foi obtido no capítulo V. A relação de declínio entre redução da área dos fragmentos com efeitos sobre riqueza de mamíferos e riqueza de Scarabaeinae foi observada apenas nas espécies especialistas em florestas, demonstrando maior associação entre os Scarabaeinae com distribuição amazônica e os mamíferos dos remanescentes florestais estudados. Assim, a existência de um possível

efeito cascata entre mamíferos e Scarabaeinae, relacionado aos efeitos da fragmentação, também apresenta dependência do padrão distributivo das espécies.

Com o desenvolvimento desta tese, pude concluir que uma abordagem que mescle os efeitos ecológicos locais, regionais e biogeográficos permite melhor entendimento da dinâmica das comunidades (metacomunidades) e das respostas das espécies às mudanças das variáveis ambientais (antropogênicas e/ou naturais) e espaciais em diferentes escalas. Por isso, incentivo uma visão integrativa entre trabalhos ecológicos e biogeográficos.

A perspectiva de integração entre os efeitos biogeográficos e ecológicos é promissora. Há muitas oportunidades para trabalhos futuros, como por exemplo, analisar as respostas à fragmentação das metapopulações localizadas no seu centro de massa (região de maior abundância) e metapopulações localizadas em regiões periféricas (marginais ao centro de massa). Possivelmente as espécies que estão nas populações periféricas serão mais raras e estarão mais sujeitas à extinção antropogênica ou natural. Esses estudos permitirão modelar os efeitos biogeográficos sobre as respostas ecológicas das espécies, perante as influências antrópicas.

PONTO DE VISTA

Perspectivas para o uso de Scarabaeinae com bioindicadores: breve comentário do conhecimento adquirido/acumulado

Nos últimos anos têm crescido expressivamente o uso de Scarabaeinae como indicador de impacto ambiental. Porém, algumas limitações ainda dificultam o potencial do seu uso como bioindicador, a maior delas é a taxonomia. Durante esses anos de trabalho no laboratório de estudos de Scarabaeoidea na UFMT, mesmo não trabalhando diretamente com taxonomia alfa, são notáveis as dificuldades e a importância dos trabalhos de taxonomia. Sem a correta identificação das espécies, uma série de refinamentos nas respostas dos bioindicadores são perdidos. A identificação dos bioindicadores em nível específico gera diversas informações de ecologia e história natural das espécies, essas informações não seriam alcançadas se a identificação se procedesse em nível de gênero.

A incorporação de informações biogeográficas e comportamentais em trabalhos de ecologia de Scarabaeinae pode facilitar o entendimento dos padrões encontrados. Essas informações também são úteis para trabalhos técnicos/científicos, como estudos de impactos e monitoramento ambiental. O nome científico possibilita o acúmulo de conhecimento sobre as espécies e permite juntar informações sobre as mesmas. Isso torna

possível generalizações e conclusões sobre o porquê da presença de certas espécies em um determinado local.

O nome científico permite a tomada de decisões impossíveis de serem feitas apenas com identificações genéricas (Mcneely, 2002). O número de espécies ou morfoespécies e de indivíduos, sozinhos, não são bons parâmetros para tomadas de decisões sobre os impactos ambientais causados por diversos tipos de empreendimentos. Estudos (tanto acadêmicos, quando técnicos) embasados apenas no número de morfoespécies tendem a usar um ferramental estatístico “elegante” na tentativa de compreender os padrões e os impactos gerados pelos fatores estudados. Muitas vezes, essas estatísticas poderiam ser substituídas por uma abordagem direta e lógica com a utilização dos nomes científicos das espécies e das informações que a eles podem ser associadas.

Estudos que embasam suas conclusões apenas no número de espécies/morfoespécies, nem sempre estão realmente representando os efeitos causais do fator em questão. Locais impactados podem ter acréscimo de espécies adaptadas às novas condições ambientais. Por isso, uma abordagem simplista com índices de diversidade e riqueza podem levar consultores ambientais a conclusões errôneas sobre os reais impactos do empreendimento sobre o meio ambiente.

Ao longo desses anos, tive a oportunidade de desenvolver trabalhos científicos e técnicos com Scarabaeinae. A convivência com meu orientador e com os colegas de laboratório foi fundamental para as mudanças na maneira de encarar os estudos com Scarabaeinae e da própria concepção de ciência, Por isso, atualmente defendo que os trabalhos técnicos como os relatórios de impacto, busquem ao máximo utilizar uma abordagem a nível específico. Eles devem focar no porquê da troca ou extinção das espécies presentes nos locais estudados. Além disso, estudar a dinâmica das espécies com aumento ou diminuição das suas abundâncias e relacionando com os fatores impactantes em questão, também pode ser uma abordagem simples e direta. Porém, para isso, é necessário uma correta identificação e acúmulo de conhecimento sobre as espécies em questão. E isso só é possível com o fortalecimento das coleções científicas por meio da boa preparação e identificação de espécimes coletados e com a consequente produção de trabalhos na área de taxonomia.

O fortalecimento da taxonomia permitirá a confecção de filogenias para os Scarabaeinae que juntamente com os dados de distribuição, variáveis ambientais e espaciais poderão ser utilizadas para a formação de modelos mais abrangentes com

objetivos de analisar os diferentes fatores que estruturam as metacomunidades atuais (Leibold, Economo & Peres-Neto, 2010; Diniz-Filho & Bini, 2011; Heino *et al.*, 2014).

Referências

- Diniz-Filho, J. A. F., & Bini, L. M. (2011). Geographical patterns in biodiversity: Towards an integration of concepts and methods from genes to species diversity. *Natureza e Conservação*, 9(2), 179–187. doi:10.4322/natcon.2011.023
- Heino, J., Melo, A. S., Siqueira, T., Soininen, J., Valanko, S., & Bini, L. M. (2014). Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*. doi:10.1111/fwb.12533
- Leibold, M. A., Economo, E. P., & Peres-Neto, P. (2010). Metacommunity phylogenetics: Separating the roles of environmental filters and historical biogeography. *Ecology Letters*, 13(10), 1290–1299. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01523.x
- Mcneely, J. A. (2002). Nature Conservation The role of taxonomy in conserving biodiversity. *Journal for Nature Conservation*, 153(3), 145–153. doi:http://dx.doi.org/10.1078/1617-1381-00015
- Silva, P. G., & Hernández, M. I. M. (2014). Local and Regional Effects on Community Structure of Dung Beetles in a Mainland-Island Scenario. *PLoS ONE*, 9(10), e111883. doi:10.1371/journal.pone.0111883
- Silva, P. G., & Hernández, M. I. M. (2015). Scale-Dependence of Processes Structuring Dung Beetle Metacommunities Using Functional Diversity and Community Deconstruction Approaches. *Plos One*, 10(3), e0123030. doi:10.1371/journal.pone.0123030