

Rodrigo Augusto Sarmiento Garcés

Variação da diversidade taxonômica e funcional de besouros copro-necrófagos (Scarabaeinae) e suas implicações nas funções ecossistêmicas em habitats com diferentes usos do solo no sul do Brasil

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal de Santa Catarina para a obtenção do grau de Mestre em Ecologia.

Orientadora: Prof^ª. Dr^ª. Malva Isabel Medina Hernández

Florianópolis, SC
2019

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Sarmiento-Garcés, Rodrigo Augusto

Variação da diversidade taxonômica e funcional de
besouros copro-necrófagos (Scarabaeinae) e suas
implicações nas funções ecossistêmicas em habitats
com diferentes usos do solo no sul do Brasil /
Rodrigo Augusto Sarmiento-Garcés ; orientadora,
Malva Isabel Medina Hernández, 2019.

81 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de
Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas,
Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Florianópolis,
2019.

Inclui referências.

1. Ecologia. 2. Diversidade. 3. Atributos
funcionais . 4. Scarabaeinae. 5. Funções
ecossistêmicas. I. Hernández, Malva Isabel Medina .
II. Universidade Federal de Santa Catarina.
Programa de Pós-Graduação em Ecologia. III. Título.

Rodrigo Sarmiento Garcés

Varição da diversidade taxonômica e funcional de besouros copro-necrófagos (Scarabaeinae) e suas implicações nas funções ecossistêmicas em habitats com diferentes usos do solo no sul do Brasil

Esta Dissertação foi julgada adequada para obtenção do Título de “Mestre em Ecologia” e aprovada em sua forma final pelo Programa de Pós-Graduação em Ecologia.

Florianópolis, 19 de fevereiro de 2019.

Prof. Fábio Daura Jorge, Dr.
Coordenador do Curso

Banca Examinadora:

Prof.^a Malva Isabel Medina Hernández, Dr.^a
Orientadora
Universidade Federal de Santa Catarina

Prof.^a Vanesca Korasaki, Dr.^a
Universidade Estadual de Minas Gerais

Prof. Eduardo Luis Hettwer Giehl, Dr.
Universidade Federal de Santa Catarina

Este trabajo se lo dedico a toda mi familia, los que están y a los que ya se fueron, especialmente a mi Mamita, mi Manito y mi cachorra Momina. Siempre estuvieron en mi mente.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar agradeço a minha família, minha mãezinha Azucena e meu irmão Eduardo por estar sempre comigo, mesmo na distância.

Ao projeto PVE “Efeito comparado do clima e das mudanças no uso do solo na distribuição espacial de um grupo de insetos indicadores (Coleoptera: Scarabaeinae) na Mata Atlântica” no PROGRAMA CIÊNCIA SEM FRONTEIRAS - Edital MEC/MCTI/CAPES/CNPq/FAPs Nº 09/2014 sob a coordenação de Malva Isabel Medina Hernández, pelo financiamento do projeto.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de pesquisa que me possibilitou dedicar integralmente meu tempo à concretização deste trabalho.

Agradeço também a todo o pessoal do Laboratório de Ecologia Terrestre Animal (LECOTA/UFSC).

Agradeço aos proprietários dos sítios donde foi desenvolvido o trabalho de campo, Dona Maria, Fernando e Jonatas da fazenda reunidas Campos Novos pela carinhosa acolhida, os ensinamentos e a disposição em contribuir com suas informações para este trabalho.

Agradeço ao laboratório de microbiologia e ecologia do solo da Universidade Federal de Santa Catarina, especialmente ao Dr. Marcelo Betancur Agudelo e ao professor Paulo Emílio Lovato

Agradeço especialmente a minha orientadora Dr^a. Malva Isabel Medina Hernández, pela orientação paciente e generosa. Obrigado pela oportunidade de me inserir no grupo de trabalho e por ter sempre abertas as portas de tua casa, obrigado por todo o aprendizado na sala de aula e nas assessorias, mas principalmente, pelo exemplo de compromisso. Agradeço também pelo incentivo, pelas perguntas, pela liberdade ao longo do processo da pesquisa assim como pela confiança que sempre teve em meu trabalho.

Também agradeço a todos os professores e profissionais e a todos meus colegas do PPG-Ecologia, UFSC pelos ensinamentos e apoio.

Agradeço ao Dr. Fernando Zagury Vaz-de-Mello, da Universidade Federal do Mato Grosso, pela identificação taxonômica das espécies de escarabeíneos.

À Banca de defesa desta pesquisa, formada pelos professores Dra. Vanessa Korasaki, Dr. Eduardo Luis Hettwer Giehl, Dr. Fernando Joner, Dra. Michele Dechoum. Estou muito agradecido pela paciência e pelo cuidado com o que leram este manuscrito e pelas significativas contribuições ao trabalho e à minha formação.

RESUMO

A perda da biodiversidade causada principalmente pela destruição de habitats é um dos problemas ambientais com maiores repercussões no funcionamento dos ecossistemas. No entanto, como as alterações nos habitats reestruturam comunidades, quais formas de vida são selecionadas ou perdidas e como as assembleias sobreviventes ao distúrbio influenciam no funcionamento dos ecossistemas, ainda é pouco compreendido para uma grande quantidade de táxons e ambientes. Avaliamos a mudança da diversidade taxonômica e funcional de besouros copro-necrófagos (Scarabaeinae) e sua relação com a variação dos fatores ambientais presentes em quatro habitats com diferentes usos do solo. Além disso, foi avaliado como a mudança na diversidade taxonômica e funcional repercute nas taxas de remoção de excremento. As coletas foram realizadas em quatro localidades do estado de Santa Catarina na ecorregião da Mata Atlântica, e ao longo de sistemas naturais com diferentes graus de perturbação, florestas em sucessão avançada e inicial, agroecossistemas de silvicultura de *Pinus* e áreas dedicadas à pecuária. Categorizamos os besouros coprófagos dentro de grupos funcionais de acordo com um dendrograma gerado a partir do índice de Gower, utilizando nove atributos qualitativos e quantitativos de medidas morfométricas e comportamentais. A riqueza e diversidade taxonômica e funcional foram estimadas e comparadas por meio de curvas de rarefação e extrapolação dos números de Hill com ordem $q=0$ para riqueza e $q=1$ e $q=2$ para equitatividade e dominância (Shannon e Simpson respectivamente). Para explorar as relações entre as diversidades taxonômica e funcional com os fatores ambientais de cada habitat, foram realizados modelos lineais generalizados. A mesma análise foi utilizada para a exploração das relações entre a taxa de remoção, como variável resposta, e as medidas da comunidade como fatores explicativos, e para entender como se relacionam os diferentes atributos funcionais com os fatores ambientais, foi usado um modelo do tipo “fourth corner”. Foi coletado um total de 1266 besouros escarabeíneos distribuídos em 35 espécies e identificados 11 grupos funcionais. As análises da diversidade taxonômica e funcional mostraram que áreas que ainda mantem o estrato arbóreo como as áreas de florestas e a monocultura de *Pinus*, não apresentam diferenças significativas entre elas, tanto na riqueza como nos índices de equitatividade e dominância, em contraste com as áreas dedicadas à pecuária onde se evidenciou uma perda significativa de espécies e de

grupos funcionais. Os GLMs mostraram um alto poder explicativo, onde os fatores ambientais como distância entre as árvores e a temperatura do solo e do ar, foram fatores determinantes na seleção de espécies e de grupos funcionais, tendo repercussões diretas sobre a diversidade taxonômica e funcional. A análise de “fourth corner” exibiu uma resposta dos atributos avaliados aos fatores ambientais, expressos nas diferenças das abundâncias das espécies encontradas, sendo a distância entre as árvores, diâmetro do tronco das árvores e temperatura do solo e do ar, os fatores de maior importância. No entanto, variáveis como diâmetro e altura dos arbustos, porcentagem de argila no solo e porcentagem de serapilheira, embora apresentem relações menos intensas, influenciam nas abundâncias por meio da sua interação com os atributos funcionais. As taxas de remoção estiveram fortemente relacionadas com a riqueza taxonômica e funcional e também com a biomassa, onde áreas com baixa riqueza e com menor biomassa apresentaram menores taxas de remoção. Desta forma, conclui-se, que áreas com presença de estrato arbóreo tem a capacidade de preservar uma proporção maior do conjunto regional de espécies, preservando a diversidade taxonômica e funcional, assim como as funções ecossistêmicas como a taxa de remoção de excrementos. Como a presença do dossel arbóreo controla variáveis ambientais como temperatura e radiação, sugere-se que estas parecem ter uma marcada influência sobre as comunidades de besouros rola-bosta e de seus atributos funcionais.

Palavras-chave: Diversidade. Atributos funcionais. Scarabaeinae. Funções ecossistêmicas.

ABSTRACT

The biodiversity loss that is caused mainly by habitat destruction is one of the environmental problems with the highest impact on ecosystems functioning. However, for several taxa and communities it is unclear how these habitat alterations restructure communities, how and what life forms are selected, and how the communities that are left after these alterations can modify the functioning of the ecosystem. Here, it was studied the alterations in the functional and taxonomical diversity in copro-necrophages beetles (Scarabaeinae) and their relationship with the variation of the environmental factors that are present in four habitats with different soil usage. In addition, it was also investigated how the change in the taxonomical and functional diversity affects excrement removal rates. Samplings were carried out in four locations in the State of Santa Catarina in the “Mata Atlântica” ecoregion in natural systems with different levels of perturbation, these being forests in advanced and initial succession, agroecosystems of pine monoculture and areas with livestock production. It was categorized the coprophages beetles in functional groups according to a dendrogram generated from the Gower index, using nine qualitative and quantitative attributes from morphometric and behavioral measurements. The richness and the functional diversity were estimated and compared through rarefaction curves and extrapolation of the Hill numbers with order $q=0$ for richness, $q=1$, and $q=2$ for evenness and dominance (Shannon and Simpson respectively). To explore the relationship between the taxonomical and functional diversity with the environmental factors of each habitat, it was performed generalized linear models (GLM). The same analysis was used to explore the relationship between the removing rate as the dependent variable, and the community measurements as the independent ones. To understand how the different functional attributes relate with the environmental factors, a fourth corners model was used. It was collected a total of 1266 dung beetles distributed in 35 species and there were identified 11 functional groups. The taxonomic and functional diversity analysis showed that areas that still maintain arboreal strata, such as the forest areas and the pine monoculture, are not significantly different, neither in terms of richness evenness or dominance. In contrast, in the livestock production areas, there was a significative loss of species and functional groups. Generalized linear models were highly explanatory where the environmental factors such as distance between trees and the

temperature of the soil and air were key factors in the selection of species and functional groups, having a direct effect on the taxonomic and functional diversity. The fourth corner analysis showed a response of the evaluated attributes to the environmental factors given the differences of the abundances in the species found, being the distance between trees, stem diameter and the temperature of the air and soil the most important factors. On the other hand, although variables such as diameter and height of shrubs, leaf litter and clay percentage, had a less intense relationships, they still have an influence on abundances in multiple functional attributes. Excrement removal rates were strongly related with the taxonomic richness and biomass, where the areas with low richness and with less biomass showed low removal rates. Thus, it was concluded that the areas with a tree canopy have the capacity to preserve larger proportion of the regional species, preserving the taxonomic and functional diversity, and ecosystem functions such as the removal rate of excrements. Presence of a tree canopy conditions environmental variables, such as temperature and solar radiation, and, at the same time, these variables seem to have a strong influence over the dung beetles' communities and their functional attributes.

Keywords: Diversity, functional traits, Scarabaeinae, ecosystem functions.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Curvas de rarefação e extrapolação ($q=0$) para a riqueza taxonômica de espécies em florestas em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicial (FSI), áreas de Pinus (PIN), áreas de pecuária (Cam) (a) Área 1 em Bom Retiro, SC (b) Área 2 em Bom Retiro, SC (c) Área 3 em Rancho Queimado, SC (d) Área 4 em Rancho Queimado, SC, sul do Brasil. 36
- Figura 2. Diagrama da distribuição dos dados de riqueza taxonômica em florestas em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicial (FSI), áreas de Pinus (PIN), áreas de pecuária (Cam). As linhas centrais representam a mediana, as caixas representam os quartis e as barras os mínimos e máximos. 37
- Figura 3. Diagrama de ordenação (PCoA) da similaridade das comunidades de besouros rola-bosta em quatro habitats com diferentes usos do solo no sul do Brasil: FSA: florestas em sucessão avançada, FSI: florestas em sucessão inicial, PIN: áreas de Pinus, Cam: áreas de pecuária. 40
- Figura 4. Dendrograma mostrando os 11 grupos funcionais produzidos a partir do Índice de Gower com técnica divisiva de agrupamento hierárquico com os atributos funcionais de 35 espécies de besouros escarabeíneos. 42
- Figura 5. Curvas de rarefação e extrapolação para a riqueza funcional de espécies ($q=0$), florestas em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicial (FSI), áreas de Pinus (Pin), áreas de pecuária (Cam) (a) Área 1 (b) Área 2 (c) Área 3 (d) Área 4. 45
- Figura 6. Diagrama de extremos e quartis da riqueza funcional em florestas em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicial (FSI), áreas de Pinus (PIN), áreas de pecuária (Cam). As linhas centrais representam a mediana, as caixas representam os quartis e os valores extremos os mínimos e máximos. 46
- Figura 7. Diagrama de ordenação (PCoA) para a composição funcional de besouros rola-bosta em quatro habitats com diferenças no uso do solo florestas em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicial (FSI), áreas de Pinus (PIN), áreas de pecuária (Cam), SC, sul do Brasil. 49
- Figura 8. Resultados do modelo fourth corner relacionando os atributos funcionais das espécies de besouros escarabeíneos com as variáveis ambientais. Os atributos são coloridos de acordo com os coeficientes do modelo: vermelho indica relevância positiva entre a

variável e o atributo, azul indica significância negativa entre o atributo e a variável. A intensidade da cor indica o grau de associação entre a variável e o atributo..... 51

Figura 9. Resultados do modelo Fourth corner relacionando os grupos funcionais com as variáveis ambientais. Os grupos funcionais são coloridos de acordo aos coeficientes: vermelho indica significância positiva, entre a variável e o atributo, e azul indica significância negativa entre o atributo e a variável. A intensidade da cor indica grau de associação entre a variável e o atributo 52

Figura 10. Relação entre a) biomassa e b) riqueza estimada presente em cada habitat estudado e a remoção de excremento. 53

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Resultados de riqueza e abundância em quatro áreas de estudo nos municípios de Bom Retiro (área 1 e 2) e Rancho Queimado (área 3 e 4), no estado de Santa Catarina, Brasil. Floresta em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicial (FSI), áreas de Pinus (PIN), áreas de pecuária (Cam).....	35
Tabela 2. Diversidade taxonômica, com base nos números de Hill, representando a Riqueza ($q=0$), diversidade (Shannon, $q=1$ e Simpson $q=2$) e cobertura de amostragem (para $q=0$) em quatro áreas no estado de Santa Catarina, sul do Brasil, em florestas em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicial (FSI), áreas de Pinus (Pin), áreas de pecuária (Cam).	39
Tabela 3. Lista e abundância de grupos funcionais em 4 áreas de estudo nos municípios de Bom Retiro & Rancho Queimado, no estado de Santa Catarina. (FSA), florestas em sucessão inicial (FSI), áreas de Pinus (PIN), áreas de pecuária (Cam)	44
Tabela 4. Aporte de biomassa (g) de cada grupo funcional em cada sítio amostral no estado de Santa Catarina, sul do Brasil, em florestas em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicial (FSI), áreas de Pinus (PIN), áreas de pecuária (Cam).	55

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

- BIC – Critério de Informação Bayesiano
CAM – Campos, áreas de pecuária
DAP – Diâmetro à altura do peito
DAT – Diâmetro à altura do tornozelo
FSA – Florestas em sucessão avançada
FSI – Florestas em sucessão
GLM – Modelos lineares generalizados
PIN – Silvicultura de *Pinus*
PCoA – Análise de Coordenadas Principais
UFSC – Universidade Federal de Santa Catarina

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO	21
CAPITULO1: DIMINUIÇÃO DA DIVERSIDADE TAXONÔMICA E FUNCIONAL DE BESOUROS ESCARABÉINEOS EM HÁBITATS SUBTROPICAIS ALTERADOS IMPACTA NA FUNÇÃO ECOSISTÊMICA DE REMOÇÃO DE ESTERCO	24
RESUMO	24
ABSTRACT	25
INTRODUÇÃO	26
MATERIAL E MÉTODOS	30
<i>Área de estudo</i>	30
<i>Amostragem de besouros copro-necrófagos</i>	30
<i>Remoção de excremento</i>	31
<i>Coleta de dados ambientais</i>	31
<i>Atributos funcionais das espécies</i>	32
<i>Análise dos dados</i>	33
RESULTADOS	35
<i>Diversidade taxonômica</i>	35
<i>Diversidade funcional</i>	40
Formando grupos funcionais	40
Análises de diversidade funcional	42
Função ecossistêmica de remoção	52
DISCUSSÃO	57
CONCLUSÕES	61
REFERÊNCIAS	63
ANEXOS	73

APRESENTAÇÃO

Este trabalho surge tentando dar uma resposta a um dos problemas ambientais que tem provocado maior interesse mundial, que consiste na perda da biodiversidade como consequência das atividades humanas, causada principalmente pela destruição do habitat (Moreno & Halffter 2001, Kattan 2002). A intensificação das atividades agrícolas traz consequências como a drástica transformação da paisagem, o empobrecimento dos solos e a aceleração dos processos irreversíveis de erosão. A concentração espacial da atividade pecuária tem gerado problemas de contaminação de aquíferos, erosão e produção de resíduos, os quais são fatores com grande influência na estruturação das comunidades, seja atuando de forma individual ou sinérgica (Sans, 2007).

A transformação de paisagens e a intensificação das monoculturas também têm acarretado modificações nos ecossistemas, com mudanças na estrutura vegetal e perda de diversidade, já que sistemas agrícolas ou pecuários substituem os ecossistemas naturais, mais diversos e heterogêneos, por ecossistemas homogêneos e simples (Sans, 2007, Guhl, 2009). Essas atividades têm gerado a extinção de populações e espécies, sem que se tenha podido avaliar, na maioria dos casos, a dimensão destas no funcionamento dos sistemas biológicos (Barragan et al., 2011).

Medidas de diversidade funcional têm sido utilizadas nas últimas duas décadas, com contínuos avanços no campo das medidas multivariadas (Petchey & Gaston 2006, Mouillot et al., 2013). Uma baixa riqueza funcional pode indicar que alguns dos recursos potencialmente disponíveis não estão sendo aproveitados (Mason et al., 2005, Cordoba-Tapia & Zambrano, 2015). No centro da teoria da diversidade funcional encontram-se os conceitos de nicho funcional e redundância funcional. O nicho funcional é análogo ao nicho ecológico e representa um hipervolume de n -dimensões em um espaço funcional, onde os eixos representam funções chave (ex: obtenção de alimento, geração de O_2 , taxa de decomposição, predação, etc.) ligadas a diferentes atributos funcionais (Rosenfeld, 2002, Cordoba-Tapia & Zambrano, 2015). Assim, é de extrema importância quantificar as modificações na estrutura funcional das comunidades após a perturbação humana, somado às alterações na estrutura taxonômica, pois ainda inexistente consenso na quantificação dos impactos da alteração do habitat sobre os componentes da diversidade, especialmente sobre os atributos funcionais (Villegger et al., 2010).

Os besouros escarabeíneos têm sido utilizados como indicadores em diversas pesquisas ecológicas por apresentarem grande potencial de resposta às mudanças ambientais (Halfpter & Arellano, 2002; Hernández, 2005; Nichols et al., 2007; Gardner et al., 2008b). Escarabeíneos são conhecidos por seu papel no funcionamento dos ecossistemas devido a sua dependência do excremento de vertebrados, particularmente dos mamíferos, como fonte de alimento e como recurso para nidificação na reprodução (Hanski & Camberfort, 1991). As atividades destes besouros estão ligadas a uma ampla variedade de processos ecológicos, incluindo decomposição e deslocamento dos excrementos, dispersão secundária de sementes, incorporação de matéria orgânica no solo, bioturbação (translocação e mistura das partículas do solo), controle de moscas e outros parasitas (Nichols et al., 2008).

A estrutura da vegetação e a disponibilidade espacial e temporal do excremento em um determinado habitat, modula a comunidade de besouros escarabeíneos. A equitatividade taxonômica e funcional das comunidades pode diminuir de forma significativa entre habitats florestais, clareiras, plantações e pastagens, em comparação com florestas maduras ou em sucessão avançada (revisão em Nichols et al., 2007). Desta forma, podem-se formar comunidades de áreas abertas, com pouca ou nenhuma espécie compartilhada com áreas florestais, de acordo com sua sensibilidade ambiental (Navarrete & Halfpter, 2008; Almeida & Louzada, 2009). Além disso, um grande número de espécies está estreitamente ligada à cobertura arbórea (espécies estenotópicas) (Halfpter & Arellano, 2001), o que é útil para gerar informações sobre as comunidades em gradientes, com perda ou fragmentação do habitat.

Os escarabeíneos tem recebido uma crescente atenção como indicadores das mudanças no uso da terra e o estado de saúde das áreas de pastagens (Escobar & Chacón-Ulloa, 2000; Escobar, 2004; Farias & Hernández, 2017). Embora seja conhecido que a transformação do habitat provoca perda de espécies, a informação sobre as consequências dessas mudanças na diversidade funcional de besouros coprófagos é escassa. Aproximações usando diferentes números de atributos funcionais foram feitas por Correa et al (2019), Gomez-Cifuentes et al (2017), Barragan et al. (2011) e Slade et al. (2007), os quais mostram que a perda de alguns grupos funcionais tem maior peso do que outros na realização de algumas funções ecológicas, como a remoção de fezes e a dispersão secundária de sementes. Além disso, mostram que a complementaridade de algumas combinações de grupos funcionais tem melhor rendimento nas funções ecossistêmicas em

comparação com outras combinações, onde não se apresenta a mesma tendência, o que demonstra que a efetividade das combinações vai depender da identidade dos grupos funcionais presentes.

Com base nestas ideias, o presente trabalho tem como objetivo identificar e ponderar o efeito de diferentes condições ambientais em diferentes habitats, ao longo de um gradiente de perturbação, sobre a diversidade de besouros coprófagos (Scarabaeinae) e suas implicações sobre a diversidade taxonômica e funcional, assim como com a função ecossistêmica de remoção de excremento.

CAPÍTULO 1: Artigo a ser submetido à revista PLOS ONE e formatado de acordo com as normas da revista

DIMINUIÇÃO DA DIVERSIDADE TAXONÔMICA E FUNCIONAL DE BESOUROS ESCARABEÍNEOS IMPACTA A FUNÇÃO ECOSISTÊMICA DE REMOÇÃO DE ESTERCO EM HABITATS SUBTROPICAIS ALTERADOS

Rodrigo Sarmiento-Garcés & Malva Isabel Medina Hernández

RESUMO

A perda da biodiversidade causada principalmente pela destruição do habitat é um dos problemas ambientais com maiores repercussões no funcionamento dos ecossistemas. No entanto, como a alteração do habitat reestrutura as comunidades, quais formas de vida são selecionadas e como as assembleias remanescentes repercutem no funcionamento dos ecossistemas, ainda é limitado para uma grande quantidade de táxons e ecossistemas. Avaliamos a mudança da diversidade taxonômica e funcional de besouros copro-necrófagos (Scarabaeinae) e sua relação com a variação dos fatores ambientais presentes em quatro hábitats com diferentes usos do solo. Além disso, foi avaliado como a mudança na diversidade taxonômica e funcional repercute nas taxas de remoção de excremento. As coletas foram realizadas em quatro localidades do estado de Santa Catarina, sul do Brasil, sobre sistemas naturais com diferentes graus de perturbação (florestas em sucessão avançada e inicial) e agroecossistemas (silvicultura e campos dedicados à pecuária). Categorizamos os besouros coprófagos dentro de grupos funcionais de acordo com um dendrograma gerado a partir do índice de Gower. As diversidades taxonômica e funcional foram estimadas e comparadas por meio de curvas de rarefação e extrapolação dos números de Hill com ordem $q=0$ para riqueza e $q=1$ e $q=2$ para equitatividade e dominância. Para explorar as relações entre as diversidades taxonômica e funcional com os fatores ambientais de cada habitat, foram realizados modelos lineais generalizados. A mesma análise foi utilizada para a exploração das relações entre a taxa de remoção, como variável resposta, e as medidas da comunidade como fatores explicativos, e para entender como se relacionam os diferentes atributos funcionais com os fatores ambientais, foi usado um modelo do tipo “fourth corner”. Foram coletados 1266 besouros escarabeíneos distribuídos em 35 espécies e classificados em 11 grupos funcionais. As análises da diversidade

taxonômica e funcional mostraram que áreas que ainda mantêm estrato arbóreo não apresentam diferenças significativas entre elas, em contraste com as áreas dedicadas a pecuária onde se evidenciou uma perda significativa de espécies e de grupos funcionais. Os GLMs mostraram que a distância entre as árvores e a temperatura do solo e do ar, foram fatores determinantes na seleção de espécies e de grupos funcionais. A análise de “fourth corner” exibiu uma resposta dos atributos avaliados aos fatores ambientais, expressados nas diferenças das abundâncias das espécies encontradas. As taxas de remoção de excrementos estiveram relacionadas positivamente com a riqueza taxonômica e funcional assim como com a biomassa. Desta forma, conclui-se, que áreas com estrato arbóreo tem a capacidade de preservar uma proporção maior do conjunto regional de espécies, preservando a diversidade taxonômica e funcional, assim como as funções ecossistêmicas como a taxa de remoção de excrementos.

Palavras-chave: Diversidade. Atributos funcionais. Scarabaeinae. Funções ecossistêmicas.

ABSTRACT

The biodiversity loss that is caused mainly by the habitat's destruction is one of the environmental problems with the highest impact on the ecosystems functioning. However, for several taxa and communities it is unclear how these habitat alterations restructure the community assemblage, how and what life forms are selected for, and how the communities that are left after these alterations can modify the functioning of the ecosystem. Here, it was studied the alterations in the functional and taxonomical diversity in copro-necrophages beetles (Scarabaeinae) and their relationship with the variation of the environmental factors that are present in four habitats with different soil usage. In addition, it was also investigated how the change in the taxonomical and functional diversity affects the excrement removal rate. The samplings were performed in four locations in the Santa Catarina state in the south of Brasil, in natural systems with different levels of perturbation, these were: forests that were in advanced and initial succession, agroecosystems of pines, and areas with livestock production. It was categorized the coprophages beetles in functional groups according to a dendrogram generated from the Gower index. The richness and the functional diversity were estimated and compared through rarefaction curves and extrapolation of the Hill numbers with order $q=0$ for richness, $q=1$, and $q=2$ for equity and dominance. To explore the relationship between the taxonomical and functional diversity

with the environmental factors of each habitat, it was performed generalized linear models (GLM). The same analysis was used to explore the relationship between the removing rate as dependent variable, and the community measurements as the independent one. To understand how related are the different functional attributes with the environmental factors, it was used a fourth corners model. It was collected a total of 1266 dung beetles distributed in 35 species and there were identified 11 functional groups. The taxonomic and functional diversity analysis showed that areas that still maintain arboreal strata, are not significantly different. In contrast, in the livestock production areas, there was a significative loss of species and functional groups. The GLM showed that factors such as distance between trees and the temperature of the soil and air were key factors in the selection of species and functional group. The fourth corner analysis showed a response of the evaluated attributes to the environmental factors given the differences of the abundances in the species found. The removal rates were positively related with the taxonomic richness and biomass. Thus, it was concluded that the areas with arboreal strata have the capacity to preserve larger proportion of the regional species, preserving the taxonomic and functional diversity, as well as the ecosystemic functions such as the removal rate.

Keywords: Diversity, functional traits, Scarabaeinae, ecosystem functions.

INTRODUÇÃO

Um dos problemas ambientais que tem suscitado maior interesse mundial consiste na perda da biodiversidade como consequência das atividades humanas, causada principalmente pela destruição do habitat [1,2]. A transformação de paisagens e a intensificação das monoculturas têm acarretado modificações nos ecossistemas, com mudanças na estrutura em comunidades vegetais e perda de diversidade, já que sistemas agrícolas ou pecuários substituem os ecossistemas naturais, mais diversos e heterogêneos, por ecossistemas homogêneos e simples [3,4]. Essas atividades têm gerado a extinção de populações e espécies, sem que se tenha podido avaliar, na maioria dos casos, a dimensão destas no funcionamento dos sistemas biológicos [5]. Assim, existe uma necessidade urgente de quantificar e prever os efeitos da perturbação nos padrões de biodiversidade para orientar os esforços de conservação e gestão dos recursos naturais [6].

Os estudos sobre padrões de diversidade tentam desvendar de que maneira se comportam as espécies em comunidades naturais e sob diferentes graus de perturbação. Isto tem ajudado a obter explicações sobre o comportamento da diversidade biológica e até que ponto as ações humanas podem transformar sua dinâmica, estrutura e comportamento [7]. A riqueza e abundância, junto com os índices de diversidade, são as medidas mais utilizadas para avaliar o impacto nas comunidades, mas tratam todas as espécies da mesma forma na sua contribuição ao funcionamento dos ecossistemas [5]. Essas medidas, embora permitam avaliações de mudanças nos padrões de diversidade, são limitadas para descrever quais espécies são perdidas e como a perda de certas formas de vida poderia alterar a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas [6].

Utilizando medidas de diversos caracteres morfológicos, fisiológicos e de história de vida que afetam o desempenho biológico dos indivíduos (atributos funcionais) podem ser realizadas medidas que descrevem as diferentes estratégias de vida das espécies a fim de prever a resposta dos organismos frente às mudanças de fatores ambientais, e assim poder inferir seu possível impacto na estruturação das comunidades e nos processos ecossistêmicos [8,9]. De fato, propõe-se que o componente funcional da diversidade biológica pode ser a chave para entender os mecanismos de montagem das comunidades e os processos dos ecossistemas, bem como os serviços que estes oferecem [8,10,11]. Neste contexto, a diversidade funcional oferece um mecanismo de aproximação das relações causais existentes entre os fatores promotores de mudanças ambientais locais e globais, a biodiversidade, o funcionamento ecológico e os serviços ecossistêmicos [12].

Comunidades mais diversas são mais produtivas porque tendem a apresentar espécies-chave que têm grande influência sobre a produtividade. Além disso, as diferenças nos atributos funcionais entre os organismos aumentam a captura total de recursos. É evidente que tanto a identidade quanto a diversidade de organismos controlam em conjunto o funcionamento dos ecossistemas [6]. Embora a diversidade funcional afete a integridade dos processos ecológicos e a dinâmica dos ecossistemas, não existe uma forma simples e direta de avaliá-la [5, 13, 14]. Não obstante pode-se quantificar como o número de níveis tróficos ou de grupos funcionais, assim como pelos recursos aproveitados pelas espécies ou utilizando métodos multivariados que resumam a variabilidade funcional no grupo de espécies analisadas.

Medidas de diversidade funcional têm sido realizadas de muitas maneiras nas últimas duas décadas, com contínuos avanços no campo das medidas multivariadas [8, 15]. Villeger e colaboradores (2008)[16] propõem três índices complementares e independentes para avaliar as principais facetas da diversidade funcional: riqueza funcional (espaço funcional ocupado pela comunidade), equitatividade funcional (regularidade na distribuição das abundâncias das espécies no espaço funcional) e divergência funcional (como as abundâncias das espécies divergem do centro do espaço funcional) [8, 17]. No entanto, apesar da sensibilidade desses índices às mudanças ambientais, ainda são de difícil interpretação e comparação com medidas de diversidade taxonômica, além de serem insuficientes no momento de identificar quais atributos são selecionados ou excluídos de uma comunidade. Em contrapartida, os índices para medir diversidade propostos por Chao e colaboradores (2014) [18], baseados nos números de Hill, permitem medir a diversidade a partir do número efetivo de espécies no caso da diversidade taxonômica, ou em termos de números efetivos de grupos funcionais, no caso da diversidade funcional, os quais podem ser facilmente identificados. Essa forma de medir a diversidade facilita a comparação dos dados provenientes de comunidades distintas, por causa da standardização com base no tamanho da amostra. Além disso, proporciona um marco unificado entre diversidade taxonômica, filogenética e funcional para medir diversidade [18].

Nosso estudo está focado na diversidade de besouros escarabeíneos, que têm sido utilizados como indicadores por apresentarem grande potencial de resposta às mudanças ambientais [19; 20, 21; 22; 23; 24], além de serem conhecidos por seu papel no funcionamento dos ecossistemas devido a sua dependência do excremento de vertebrados, particularmente de mamíferos, como fonte de alimento e como recurso para nidificação na reprodução [25, 26, 27]. As atividades destes besouros estão ligadas a uma ampla variedade de processos ecológicos, incluindo a decomposição e deslocamento dos excrementos, dispersão secundária de sementes, incorporação de matéria orgânica no solo, bioturbação (deslocamento e mistura das partículas do solo), e controle de moscas e outras parasitas que afetam ao gado, animais de estimação e humanos [28]. Visto que a ciclagem de nutrientes e a formação do solo são funções ecossistêmicas que estão fortemente associadas ao funcionamento dos ecossistemas elas são consideradas como funções ecossistêmicas de suporte, sendo a base das demais funções. Por estas razões, a conservação

da biota responsável por tais processos é fundamental na manutenção dos ecossistemas e, por consequência, ao bem-estar humano [29, 30].

A estrutura da vegetação e a disponibilidade espacial e temporal do excremento em um determinado habitat afetam a estruturação da comunidade de besouros escarabeíneos. A riqueza e a equitatividade das comunidades podem declinar de forma significativa entre habitats de plantações florestais, pastagens e clareiras, em comparação com florestas maduras ou em sucessão avançada [31, 32; 33, 34; 35; 36; 22]. Fatores históricos e/ou ecológicos podem ter atuado no passado ou atualmente como agentes causais da perda ou aumento da diversidade [37, 38]. Assim, a elucidação de quais fatores ambientais têm maior influência sobre a estruturação das comunidades facilita compreender as relações entre fatores ambientais, medidas de diversidade e atributos funcionais [37; 40].

Embora a transformação do habitat provoque perda de espécies, a informação sobre as consequências dessas mudanças na diversidade funcional e nas funções ecossistêmicas ainda é motivo de estudos. A perda de alguns grupos funcionais de besouros escarabeíneos, como espécies grandes escavadoras, tem maior efeito na realização de funções ecológicas [41,42], como a remoção de fezes e a dispersão secundária de sementes, em comparação com espécies de menor porte e menor eficiência em este tipo de funções [5, 30, 41, 43]. Não obstante, o efeito de certos grupos seja considerável na função ecossistêmica, a complementaridade de algumas combinações de grupos funcionais (por exemplo espécies grandes escavadoras junto com espécies roladoras) tem melhor rendimento nas funções ecossistêmicas em comparação com outras combinações (de espécies pequenas, por exemplo), onde não se apresenta a mesma tendência, o que demonstra que a efetividade das combinações vai depender da identidade dos grupos funcionais presentes [41].

Como a transformação da paisagem provoca mudanças nos fatores ambientais em habitats com diferentes usos da terra, a hipótese do trabalho é que tais alterações acarretam mudanças na diversidade de besouros copro-necrófagos (Scarabaeinae), prejudicando as funções ecossistêmicas. Com base no anterior, o objetivo deste trabalho foi identificar e ponderar o efeito de diferentes fatores ambientais em quatro habitats com diferente uso da terra, incluindo sistemas naturais com diferentes graus de perturbação (florestas em sucessão avançada e em sucessão inicial) e em agro-ecossistemas (incluindo monoculturas de *Pinus* e campos dedicados à pecuária) sobre a diversidade taxonômica e funcional de besouros escarabeíneos. Assim, pretende-se avaliar o impacto da variação das

diversidades (taxonômica e funcional) em diferentes habitats e a relação dessas com as taxas de remoção de excremento efetuada por estes besouros.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi conduzido em quatro diferentes áreas nos municípios de Bom Retiro (área 1: 27°53'41.71''S, 49°25'57.61''O e área 2: 27°54'13.67''S, 49°25'57.42''O, e Rancho Queimado (área 3: 27°40'24.61''S, 49°02'63''O e área 4: 27°41'18.49''S, 49°00'56.32''O), no estado de Santa Catarina, sul do Brasil. A distância entre as áreas foi de 1 km no município de Bom Retiro (áreas 1 e 2) e de 2,5 km no município de Rancho Queimado (áreas 3 e 4); e entre ambos municípios a distância é de 46 km.

As áreas se encontram dentro da ecorregião Mata Atlântica com altitude entre 800 e 1000 m.s.n.m. e apresentam clima subtropical úmido (Cfa) segundo a classificação de Köppen–Geiger, com estações definidas e chuvas bem distribuídas ao longo do ano, com média anual de 1.700 mm. As temperaturas variam fortemente ao longo do ano, entre 0° C e 40° C, com média anual de 19° C [44].

Em cada uma das áreas foram selecionados quatro habitats com diferentes usos do solo, incluindo sistemas naturais com distintos graus de perturbação: florestas em sucessão avançada (FSA) e inicial (FSI), e agroecossistemas: silvicultura de *Pinus* (PIN) e áreas de campos dedicadas à pecuária (Cam). Na área 3 não foi possível incluir o habitat de *Pinus*, por não estar bem representado. Desta forma, foram avaliados 15 sítios amostrais na totalidade do estudo. Os habitats dentro de cada área são contíguos, estando os sítios amostrais instalados a uma distância mínima de 200 m entre eles.

Amostragem de besouros copro-necrófagos

Em cada sítio de amostragem se localizaram cinco pontos de coleta distribuídos ao longo de uma transeção e distanciados entre si por 30 metros. Em cada ponto de coleta foram instaladas 2 armadilhas de queda tipo “pitfall” com iscas de atração para coleta dos besouros, distanciadas 15 m entre os pares, uma iscada com fezes humanas (20 g) e uma com carne de porco em decomposição (20 g), para atrair espécies coprófagas e necrófagas respectivamente, totalizando 10 armadilhas por sítio amostral. As armadilhas tipo “pitfall” consistem em um recipiente plástico (20 cm de

diâmetro, 20 cm de profundidade), colocado no nível do solo, preenchido até a metade com uma mistura de água e detergente líquido. Este método é o mais comumente utilizado para coletar besouros coprófagos e o mais efetivo para coletar a maioria das espécies deste grupo. Este protocolo foi replicado duas vezes para cada sítio amostral ao longo de quatro meses de amostragem, entre novembro de 2017 e fevereiro de 2018. As armadilhas foram revistadas a cada 12 horas (período diurno e noturno), até completar 48 h de exposição. Os besouros foram capturados e preservados em uma solução de álcool a 90%. Posteriormente foram contados e identificados até o nível de espécie, sendo confirmada a identificação pelo Dr. Fernando Vaz-de-Mello. O material coletado ficou depositado na Coleção Entomológica do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Santa Catarina e na Coleção Entomológica da Universidade Federal de Mato Grosso.

Remoção de excremento

Para a avaliação da remoção de excremento se realizou, simultaneamente às coletas de besouros, um experimento em cada sítio amostral, o qual consistia em depositar sobre o solo quatro amostras de 85 g de fezes frescas de cachorro, distanciadas 50 m entre si e colocadas acima de uma malha plástica de 10 cm². Após 48 h de exposição as amostras foram pesadas com o objetivo de medir a porcentagem de remoção por besouros coprófagos. As fezes foram recolhidas anteriormente no Biotério Central da Universidade Federal de Santa Catarina e congeladas até o momento do uso. As fezes de cachorro foram escolhidas para este experimento devido à grande quantidade de fezes disponível em ambiente controlado e à sua capacidade de atração da coprofauna em ambientes naturais. Além das amostras para medir a remoção foram instaladas duas amostras do mesmo peso, mas protegidas por uma tela de voile, que evitava o acesso dos besouros às fezes, com objetivo de mensurar a perda de peso por dessecação ou percolação.

Coleta de dados ambientais

Em cada sítio amostral foram medidos diferentes fatores ambientais e edáficos, adaptando diferentes propostas metodológicas [24, 45, 46]. Temperatura do ar e do solo foram avaliadas a cada 15 minutos; durante os dias de coleta por meio de “dataloggers” HOBO pro. A partir do conjunto de dados obtidos, calculamos a temperatura média diária em cada sítio de amostragem.

A estrutura da vegetação para cada sítio amostral foi descrita por 10 variáveis ambientais por meio do método do quadrante centrado em um ponto [45]. Em cada sítio amostral, selecionaram-se dois pontos para a amostragem da estrutura, em cada ponto, com ajuda de uma bússola, se traçou uma cruz em sentido norte-sul, leste-oeste, com o objetivo de localizar os quadrantes para sua avaliação. As variáveis das árvores, arbustos e solo, foram medidas em cada quadrante da seguinte forma: (1) diâmetro à altura do peito [DAP] das árvores com $DAP > 5$ cm; (2) altura da árvore; (3) distância da árvore ao centro do quadrante; (4-6) repetição das medidas anteriores para arbustos com diâmetro à altura do tornozelo [DAT] ≤ 5 cm e altura mínima de 1 m. Em uma área de um metro quadrado dentro de cada quadrante foram visualmente avaliadas (7) a porcentagem de serapilheira; (8) de cobertura verde; (9) de solo nu (10) e a profundidade da serapilheira, medida no centro do quadrante com o auxílio de uma régua milimetrada.

Os solos foram avaliados com amostras não alteradas e compostas, a primeira para medir a densidade aparente através do método do anel volumétrico, o qual consiste em tomar uma amostra da parte superficial de solo com ajuda de um anel de aço de volume conhecido, para depois ser secada na estufa a uma temperatura de 105°C por 48 horas e posteriormente ser pesada para encontrar a relação peso/volume. A coleta de amostras compostas consistiu em obter cinco amostras (uma em cada ponto de coleta) da parte superficial do solo, em uma área de 10×10 cm e 15 cm de profundidade, misturá-las em uma sacola de lona e tirar uma porção de 500 g, a qual foi posteriormente analisada de acordo com o protocolo da Embrapa para medir granulometria (textura) e porcentagem de umidade [46].

Atributos funcionais das espécies

Para avaliar os atributos funcionais das espécies coletadas foi colhida uma amostra aleatória de 15 indivíduos de cada espécie, quando a abundância era maior do que 15 indivíduos, ou a totalidade dos indivíduos quando a abundância era menor. Posteriormente, foram ponderadas diversas características dos espécimes que podem influenciar na aptidão ou “fitness”, incluindo características tanto morfológicas quanto comportamentais, de caráter quantitativo ou qualitativo. Os dados qualitativos se associam a variáveis categóricas, que foram alocação do recurso – paracoprídeo, telecoprídeo, endocoprídeo –, horário de atividade – diurno, noturno – e dieta – coprófago, necrófago, generalista –. As

medidas quantitativas obtidas foram: tamanho, definido pela biomassa; habilidade de voo, inferida pela razão entre o comprimento da asa \times largura da asa sobre o comprimento do corpo; forma da asa, avaliada pela razão entre o comprimento e a largura da asa; capacidade de escavação, inferida a partir da razão entre a tíbia anterior e o comprimento do corpo; capacidade de rolar, inferida a partir da razão entre a tíbia posterior e o comprimento do corpo; força muscular, inferida pelo tamanho do tórax (altura do besouro no nível da base dos élitros \times largura dos élitros/comprimento do corpo).

Análise dos dados

A riqueza e diversidade taxonômica e a efetividade amostral foram estimadas e comparadas por meio de curvas de rarefação e extrapolação dos números de Hill com ordem $q=0$ para riqueza e $q=1$ e $q=2$ para diversidade, (Shannon representando as espécies típicas ou equitatividade e Simpson as abundantes ou dominantes, respectivamente) [18]. Os valores de riqueza entre habitats por área foram comparados usando os intervalos de confiança (95%) das curvas de rarefação [18]. Para testar as diferenças na riqueza taxonômica entre habitats foi realizado um modelo misto generalizado (GLMM), com a área como variável aleatória, com o objetivo de excluir o efeito das diferenças na riqueza que apresentam as quatro áreas em estudo.

A diferenciação das comunidades em função dos habitats com diferentes usos do solo foi verificada por meio de uma análise de variância multivariada (Permanova), utilizando a função “adonis”, com 999 permutações no pacote “vegan” [47]. Para visualização dos resultados foi aplicada uma análise de coordenadas principais (PCoA), utilizando a dissimilaridade de Bray-Curtis.

Com a matriz de dados de atributos funcionais foi calculada a dissimilaridade entre as espécies utilizando o índice de Gower. Este índice é útil quando as variáveis usadas são uma combinação de variáveis numéricas e não numéricas (nominais, binárias, ordinais, mesmo com combinações entre elas). Com o objetivo de formar grupos funcionais entre as espécies coletadas, foi realizado um dendrograma com a distância calculada com o índice de Gower para encontrar agrupamentos de tal forma que os objetos (as espécies) de um grupo fossem similares entre si e diferentes dos objetos de outros grupos. Para a realização destes grupos se utilizou o método de agrupamento hierárquico por repartição com técnica “divisiva” (função “diana” do pacote “cluster”). Este método começa considerando o conjunto de dados completo como um grupo (“cluster”) e depois divide os grupos até que cada objeto fique por separado [48]. Os métodos divisivos possuem a

vantagem de considerar muitas divisões no primeiro passo, diminuindo a probabilidade de uma decisão errada, sendo assim mais seguros que os métodos hierárquicos aglomerativos [46].

Os grupos funcionais obtidos foram incluídos na análise de diversidade funcional, os quais mediram e compararam a riqueza funcional a partir das curvas de rarefação e extrapolação dos números de Hill com ordem $q=0$ e a diversidade funcional a partir de $q=1$ e $q=2$, unificando assim o método de comparação da diversidade taxonômica e funcional, como proposto por Chao et al. (2014). Para comparar a riqueza funcional entre os habitats, repetimos o mesmo método que utilizamos na análise taxonômica (GLMM), incluindo as áreas como variáveis aleatórias para excluir o efeito das diferenças na riqueza que apresentam as quatro áreas em estudo.

Para explorar as relações entre as diversidades taxonômica e funcional com os fatores ambientais foram avaliados os valores da riqueza taxonômica e funcional dos 15 sítios amostrais como variável resposta e as variáveis ambientais dos mesmos 15 sítios como fatores explicativos, com o objetivo de compreender qual destas variáveis opera como fator limitante e selecionador de espécies na comunidade. Para este fim, foram empregados modelos lineares generalizados (GLM) com distribuição binomial negativa [49, 50]. Posteriormente, modelos lineares generalizados foram utilizados para a exploração das relações entre a taxa de remoção de excrementos, como variável resposta, e as medidas da comunidade como fatores explicativos: riqueza taxonômica e funcional observada, riqueza taxonômica e funcional estimada ($q=0$), diversidade taxonômica e funcional ($q=1$ e $q=2$), abundância e biomassa. Variáveis que apresentaram alta correlação foram selecionadas e excluídas do modelo.

Para entender como se relacionam os diferentes atributos funcionais com os fatores ambientais, foi usado um modelo de “fourth corner”, que modela a abundância das espécies em função das variáveis ambientais (por habitat), dos atributos das espécies (por espécie) e da interação entre estas. Em consequência, para nosso estudo espera-se que a abundância relativa das espécies de um sítio amostral se diferencie da abundância relativa regional por diferenças nos atributos funcionais, de tal maneira que, o aumento ou a diminuição da abundância de uma espécie esteja relacionada pela presença de melhores ou piores atributos das espécies que sejam adequados para as variáveis ambientais em um sítio amostral em particular. De outro lado, os modelos de “fourth corner”, são baseados nos modelos lineares generalizados (GLM), sendo capazes de

controlar a forte relação de média-variância nos dados de abundância, em lugar de usar e transformar métodos que supõem igual variância, o que gera vantagens na interpretação, verificação de modelos, extensões e inferência [51]. Os GLMs usados no modelo de “fourth corner” foram ajustados usando a penalização LASSO (pacote mvabund). Isso simplifica a interpretação porque realiza automaticamente a seleção do modelo, estabelecendo em zero qualquer coeficiente de interação que não reduza o Critério de Informação Bayesiano (BIC) [51].

Todas as análises foram realizadas através do software R versão 3.4.3 [52]

RESULTADOS

Diversidade taxonômica

Foram coletados 1266 besouros escarabeíneos distribuídos em 35 espécies (Anexo 1). Cada área apresentou características singulares nas suas comunidades. No entanto, foi possível observar de modo geral que os habitats de campos apresentaram uma marcada diminuição de espécies e de indivíduos em comparação com os habitats de florestas (FSA, FSI) e monoculturas de *Pinus*, os quais mantiveram riquezas similares, embora com valores de riqueza levemente menores em áreas de FSA (Tabela 1).

Tabela 1. Resultados de riqueza e abundância em quatro áreas de estudo nos municípios de Bom Retiro (área 1 e 2) e Rancho Queimado (área 3 e 4), no estado de Santa Catarina, Brasil. Floresta em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicial (FSI), monocultura de *Pinus* (PIN) e campos (Cam)

	Área 1				Área 2				Área 3			Área 4			
	FSA	FSI	PIN	Cam	FSA	FSI	PIN	Cam	FSA	FSI	Cam	FSA	FSI	PIN	Cam
Espécies	7	8	8	2	11	11	11	3	14	18	2	14	20	18	8
Abundâncias	121	65	61	13	50	71	73	3	123	124	2	109	163	249	39
Espécies-Área	13				17				20			25			
Abundâncias-Área	259				197				249			561			

A cobertura de amostragem indicou suficiência amostral na maioria dos sítios amostrais, com valores acima do 95% do total estimado, com exceção dos habitats de campo das áreas 2, 3 e 4, que apresentaram valores de 35%, 68% e 75% respectivamente (Tabela 2). As curvas de rarefação mostraram que não houve diferença significativa (intervalos de confiança sobrepostos) na riqueza taxonômica entre os habitats florestais, incluindo

ambientes de *Pinus* e florestas em sucessão inicial e avançada, mas as áreas de campo apresentaram valores menores, evidenciando uma acentuada diminuição na riqueza (Figura 1). Na área 1 houve uma perda significativa de aproximadamente um quarto das espécies no campo, já que nele houve somente duas espécies em comparação com as outras áreas, que tiveram uma riqueza estimada entre 7 e 9,2 espécies (Figura 1a). O mesmo padrão foi observado na área 2, onde se perderam aproximadamente metade das espécies nas áreas de pasto, com 5 espécies estimadas em comparação das 11,1 estimadas para todas as outras áreas (Figura 1b). Já na área 3, que apresenta uma elevada riqueza regional, o campo mostrou uma substancial perda, mantendo aproximadamente 15% da riqueza, com 2,5 espécies comparadas com 14,1 de FSA e 18 em FSI (Figura 1c). Já na área 4, de alta riqueza, não houve diferenças significativas na riqueza estimada por habitat, variando de 14,1 nos pastos, a 20,6 em FSI (Figura 1d).

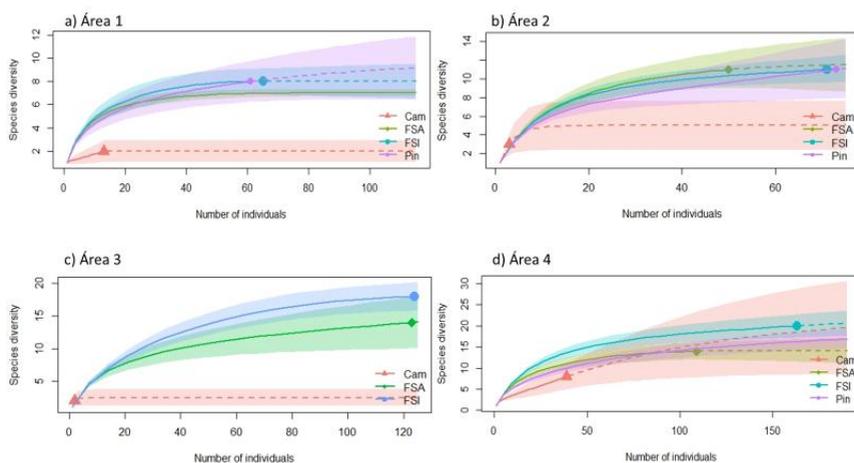


Figura 1. Curvas de rarefação e extrapolação ($q=0$) para a riqueza taxonômica de espécies em florestas em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicial (FSI), monocultura de *Pinus* (PIN) e de campo (Cam) (a) Área 1 em Bom Retiro, SC (b) Área 2 em Bom Retiro, SC (c) Área 3 em Rancho Queimado, SC (d) Área 4 em Rancho Queimado, SC, sul do Brasil.

Como foi observada uma forte influência do “pool” regional de espécies sobre a diversidade amostrada em cada área, foi realizada a análise

para todos os habitats em conjunto, retirando a variação por área. Assim, a perda de riqueza foi confirmada para as áreas de campos em comparação com as áreas de floresta em sucessão inicial ($F = 6,82$; $P < 0,001$), floresta em sucessão avançada ($F = 5,03$; $P < 0,001$) e monocultura de *Pinus* ($F = 5,32$; $P < 0,001$). Foi possível observar que somente 20 % da riqueza regional é mantida nas áreas de Campos (Figura 2). Cabe destacar que as áreas com presença de vegetação arbórea, formando dossel, possuem a capacidade de manter 70% da riqueza regional, independentemente que se trate de áreas de floresta ou de monocultura de *Pinus*.

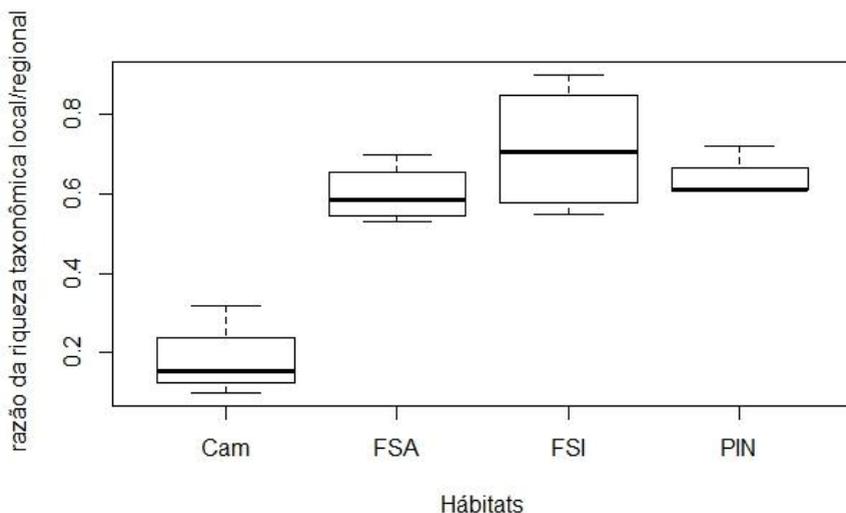


Figura 2. Diagrama da distribuição dos dados de riqueza taxonômica em florestas em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicial (FSI), monocultura de *Pinus* (PIN), áreas de Campos (Cam). As linhas centrais representam a mediana, as caixas representam os quartis e as barras os mínimos e máximos.

As variáveis ambientais explicaram a diminuição da riqueza taxonômica nos pastos nas diferentes áreas. O resultado do GLM mostrou que o conjunto de variáveis explanatórias explica 90% da variável resposta

do modelo. A distância entre as árvores ($Z = -5,89$; $P < 0,001$), atuando como um indicador inverso à densidade, e a temperatura do solo ($Z = 4,19$; $P < 0,001$) foram os parâmetros que se associaram à riqueza taxonômica de besouros copro-necrófagos. Assim, o modelo mostrou que à medida que a densidade de árvores é menor e a temperatura aumenta, como nos habitats de campos, a riqueza de espécies diminui. Nesse sentido foi possível observar que o campo da área 4 apresentou uma riqueza maior de espécies em comparação às outras áreas de campo, devido à maior densidade de árvores nesta área, com árvores de grande porte (araucárias) esparsas na matriz do campo (Anexo 1), o que corrobora a significância do modelo.

As análises da diversidade, incluindo a abundância relativa das espécies, mostraram um resultado similar às análises da riqueza, onde os intervalos de confiança da diversidade estimada ficaram sobrepostos entre as áreas de florestas e monocultura de *Pinus*, tanto para $q=1$ (Shannon) como para $q=2$ (Simpson) (Tabela 2). Com relação às comunidades provenientes dos habitats de campos, as áreas 1 e 4 apresentaram valores de diversidade significativamente menores que as áreas florestadas, mas os estimadores de diversidade das áreas 3 e 4 apresentaram valores pouco confiáveis em relação ao número de espécies típicas ou dominantes, devido à baixa abundância nessas áreas. Mesmo assim, ficou evidente que as áreas com presença de dossel (FSA, FSI, PIN) são áreas com alta diversidade, já que as espécies típicas (Shannon, $q=1$) podem representar entre 50 e 70% do conjunto das espécies por habitat, e as espécies abundantes (Simpson, $q=2$) representam entre 30 e 50% dos valores da riqueza de espécies, o que é produto da alta equitatividade na distribuição de abundância das espécies nessas comunidades (Tabela 2).

Tabela 2. Diversidade taxonômica, com base nos números de Hill, representando a Riqueza (q=0), diversidade (Shannon, q=1 e Simpson q=2) e cobertura de amostragem (para q=0) em quatro áreas no estado de Santa Catarina, sul do Brasil, em florestas em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicial (FSI), monocultura de *Pinus* (Pin), áreas de Campos (Cam).

	Área 1				Área 2				Área 3			Área 4			
	FSA	FSI	PIN	Cam	FSA	FSI	PIN	Cam	FSA	FSI	Cam	FSA	FSI	PIN	Cam
Riqueza estimada (q=0)	7,0	8,0	9,2	2,0	11,5	11,1	11,1	5	14,1	18,0	2,5	14,1	20,6	16,9	19,9
IC Diversidade (q=1)	6,7-7,2	6,5-9,4	6,2-12,1	1,0-2,9	8,6-14,3	9,4-12,7	7,6-14,6	2,3-7,6	10,4-17,6	15,6-20,3	1,1-3,8	11,1-17,1	17,3-23,8	14,8-19,2	8,5-30,6
IC Diversidade (q=2)	5,4	5,8	5,1	1,4	8,8	8,2	7,4	8,4	8,0	9,0	-	9,6	12,9	7,7	4,6
% cob de amostragem	4,7 - 6,0	4,7-7,0	3,9-6,2	0,9-1,8	7,0-10,6	7,1-9,2	6,0-8,8	2,9-13,8	6,8-9,1	7,2-10,9	-	7,8-11,5	11,6-14,3	6,5-8,9	2,2-7,0
	4,5	4,7	3,9	1,1	7,2	7,2	6,3	75	6,1	5,0	125	7,3	9,6	5,3	2,7
	3,8- 5,2	3,4-5,9	3,0-4,7	0,6-1,7	5,3-9,1	6,0-8,5	5,3-7,3	7,1-142,8	4,8-7,3	3,5-6,4	2,3-247	5,9-8,8	7,8-11,3	4,4-6,1	1,9-3,5
	100	100	90	100	95	100	95	35	95	95	65	100	100	100	85

Quanto à similaridade entre as comunidades a partir da composição taxonômica de espécies e sua abundância (dissimilaridade de Bray-Curtis), verificou-se que houve diferença significativa entre os quatro habitats considerados ($F = 1,398$; $P = 0,003$). Ficou evidente que as áreas que conservam o estrato arbóreo mantêm uma estrutura semelhante entre si e muito diferente das comunidades de besouros das áreas de Campos (**Figura 3**).

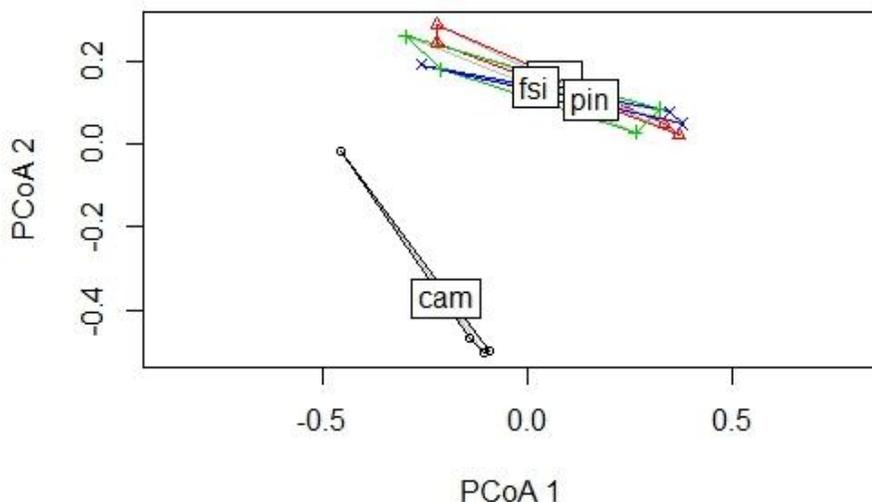


Figura 3. Diagrama de ordenação (PCoA) da similaridade das comunidades de besouros rola-bosta em quatro habitats com diferentes usos do solo no sul do Brasil: FSA: florestas em sucessão avançada, FSI: florestas em sucessão inicial, PIN: monocultura de *Pinus*, Cam: áreas de Campos.

Diversidade funcional

Formando grupos funcionais

Com base nos atributos funcionais das 35 espécies encontradas foram obtidos 11 agrupamentos a partir do agrupamento gerado com os dados analisados por meio do índice de Gower (Coeficiente Divisivo=0,74) (Figura 4). Os grupos foram caracterizados da seguinte maneira:

- Grupo 1: Espécies pequenas, paracoprídeas, diurnas e com dieta variada. Neste grupo estão as espécies: *Canthidium* aff *dispar*, *Canthidium* aff *sulcatum*, *Canthidium* aff *trinodosum* e *Canthidium* sp2.
- Grupo 2: Espécies de tamanho médio, roladoras e diurnas, com dieta coprófaga ou generalista. Espécies: *Canthon* aff *mutabilis*, *Canthon oliveroi*, *Canthon angularis*, *Canthon rutilans*, *Canthon lividus* e *Deltochilum rubripenne*.
- Grupo 3: Espécies de tamanho médio, roladoras e noturnas, com dieta de preferência necrófaga. Espécies: *Canthon luctuosus* e *Deltochilum morbillosum*.
- Grupo 4: Neste grupo somente está a espécie *Eurysternus cyanescens*, de tamanho médio, endocoprídea e noturna, de dieta generalista.
- Grupo 5: Espécies de tamanho médio, endocoprídeas e diurnas, de dieta coprófaga. Espécies: *Eurysternus inflexus* e *Eurysternus parallelus*.
- Grupo 6: Espécies de tamanho grande, paracoprídeas, diurnas e com dieta coprófaga ou generalista. Espécies: *Coprophanaeus saphirinus* e *Phanaeus splendidulus*.
- Grupo 7: Espécies de tamanho grande, paracoprídeas, noturnas e com dieta coprófaga. Espécies: *Dichotomius assifer*, *Dichotomius fissus*, *Dichotomius fimbriatus*, *Dichotomius sericeus*, *Homocopris* sp. e *Dichotomius mormon*.
- Grupo 8: Espécies pequenas e médias, paracoprídeas, noturnas e dieta coprófaga. Espécies: *Dichotomius* aff *acuticornis*, *Dichotomius opalescens*, *Onthophagus* aff. *hirculus*, *Onthophagus tristis*, *Onthophagus catharinensis*, *Uroxys dilaticollis*, *Uroxys* sp. 1 e *Uroxys* sp. 2.
- Grupo 9: Neste grupo somente está a espécie *Dichotomius ascanius*, tamanho médio, paracoprídea e noturna, se diferencia do grupo anterior por ter dieta generalista.
- Grupo 10: Espécies muito grandes, roladoras, noturnas e dieta coprófaga. Espécies: *Deltochilum brasiliensis* e *Deltochilum dentipes*.
- Grupo 11: Neste grupo somente está a espécie *Deltochilum multicolor*, de tamanho grande, mas menor que as do grupo anterior, sendo telecoprídea, noturna com dieta preferencialmente coprófaga.

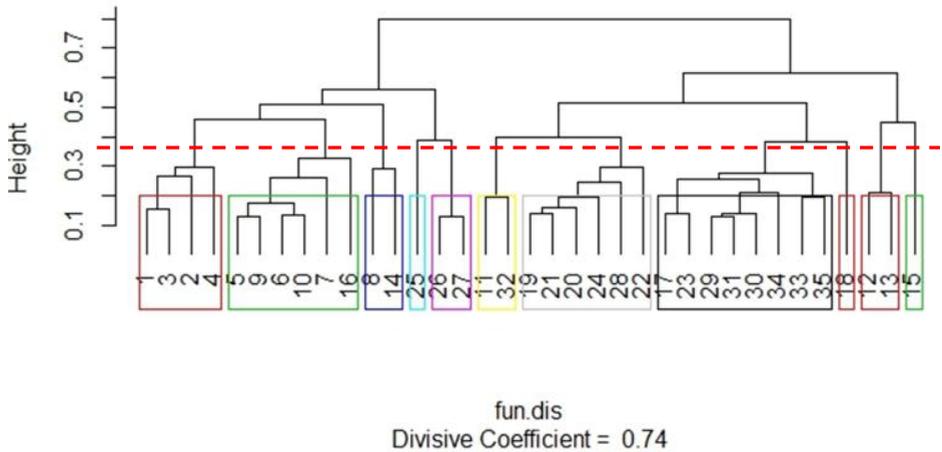


Figura 4. Dendrograma mostrando os 11 grupos funcionais produzidos a partir do Índice de Gower com técnica divisiva de agrupamento hierárquico com os atributos funcionais de 35 espécies de besouros escarabeíneos.

Análises de diversidade funcional

A riqueza funcional se mostrou maior nos ambientes florestais, dado que variou entre seis e 10 grupos em comparação com os campos, que apresentaram um ou dois grupos funcionais somente (à exceção da área 4, que não apresentou diferença significativa a outros sítios amostrais da mesma área) (Tabela 3). O grupo 1 de espécies escavadoras pequenas e diurnas e o grupo 6, de espécies escavadoras grandes e diurnas, foi encontrado em todos os habitats de floresta e cultivos de *Pinus*, mas ausentes nas áreas abertas. Um fenômeno semelhante ocorreu com os grupos 2, de espécies roladoras de tamanho médio, e o grupo 10, de espécies muito grandes roladoras noturnas, que estão bem representados nas áreas com cobertura arbórea, mas com poucos indivíduos nas áreas abertas. As espécies dos grupos 4 e 5, de espécies residentes e grupo 9, de espécies escavadoras de tamanho médio e noturnas, embora não tão frequentes como os grupos acima referidos, foram grupos que só ocorreram nas áreas de florestas e *Pinus*. O grupo 7, de espécies escavadoras, grandes e noturnas, e o grupo 11, com uma espécie rodadora grande e noturna, embora

representados nas áreas abertas, são grupos cuja abundância se vê afetada consideravelmente com a ausência de dossel.

Na área 1 houveram 7 grupos funcionais, dos quais 6 grupos estiveram presentes nas áreas florestais (FSI, FSA, PIN), sendo cinco grupos funcionais os mesmos para os três habitats. Já a área aberta apresentou somente dois grupos funcionais, subconjunto dos anteriores, que incluem espécies de tamanho pequeno (grupo 2 e grupo 8) (Tabela 3). Na área 2 foram encontrados 9 grupos funcionais, 8 na área de FSI, 7 na área de FSA, 5 nos *Pinus* e somente um grupo nas áreas abertas, que inclui espécies pequenas e endocoprídeas. Dos grupos funcionais encontrados na área 2, cinco foram compartilhados entre os habitats de floresta e *Pinus* e quatro exclusivos das áreas de floresta, como os grupos que incluem as espécies endocoprídeas, os telecoprídeos necrófagos e noturnos e os paracoprídeos de tamanho médio e noturnos. Na área 3 ocorreram 10 grupos funcionais, todos presentes nos habitats de floresta, um pequeno subconjunto de dois grupos no habitat de campo, com um indivíduo cada, incluindo espécies roladoras grandes e pequenas. Na área 4 foram encontrados 10 grupos funcionais, 8 grupos em FSA, 10 grupos em FSI, 9 grupos em PIN e 6 grupos em Cam; da mesma forma que nas áreas anteriores, o habitat de campo apresentou um subconjunto de espécies, das quais o grupo 7, de espécies grandes escavadoras e grupo 10 de espécies grandes roladoras, são os melhor representados neste habitat.

Tabela 3. Abundância de grupos funcionais em quatro áreas de estudo nos municípios de Bom Retiro e Rancho Queimado, no estado de Santa Catarina. (FSA), florestas em sucessão inicial (FSI), áreas de *Pinus* (PIN), áreas de campos (Cam)

	Área 1				Área 2				Área 3			Área 4			
	FSA	FSI	PIN	Cam	FSA	FSI	PIN	Cam	FSA	FSI	Cam	FSA	FSI	PIN	Cam
Grupo_1	44	23	7		10	5	3		7	3		4	4	82	
Grupo_2	43	21	24	1	14	12	24		4	13	1	2	14	14	1
Grupo_3	6					1			28	11		15	5	6	1
Grupo_4					1				1	2					
Grupo_5						3			7	51		2	13	9	1
Grupo_6	7	11	5		5	9	7		19	3		19	21	28	
Grupo_7			2						46	27		29	40	47	21
Grupo_8	5	4	4	12	13	29	26	3	6	7		31	37	56	
Grupo_9		3			5	7							1		
Grupo_10	16	3	19		2	5	13		4	4		7	8	3	2
Grupo_11									1	3	1		20	4	13
Riqueza	6	6	6	2	7	8	5	1	10	10	2	8	10	9	6
Abundância	121	65	61	13	50	71	73	3	123	124	2	109	163	249	39

A cobertura de amostragem realizada usando os grupos funcionais formados a partir das análises de agrupamento de atributos funcionais mostraram suficiência amostral na maioria dos habitats, com valores acima do 90% do total estimado, exceto no habitat de campo da área 3, que apresentou um valor de 65% de cobertura da amostragem (Tabela 4).

A análise da riqueza funcional, seguindo a mesma metodologia utilizada para a riqueza taxonômica ($q=0$ dos números de Hill), mostrou que a riqueza funcional nos ambientes florestais foi maior que nas áreas de campo (Figura 5). Da mesma forma que a riqueza taxonômica, a riqueza funcional mostrou uma tendência similar, onde as áreas com presença de dossel não apresentaram diferenças significativas entre elas (curvas de rarefação com intervalos de confiança sobrepostos), mas sim com as áreas abertas onde se apresentou uma perda considerável de grupos funcionais. Esta tendência só foi divergente na área 2 (Figura 5b), onde as áreas de *Pinus* e florestas em sucessão avançada não mostraram sobreposição nas curvas de rarefação, e na área 4 (Figura 5d) que assim como no caso da

riqueza taxonômica, não se apresentou diferenças na riqueza funcional entre os habitats avaliados.

Na área 1 houve uma perda significativa de aproximadamente um terço dos grupos funcionais nos pastos, já que neles houve somente dois grupos em comparação com os outros habitats, que tiveram uma riqueza estimada de 6,0 grupos (Figura 5a). O mesmo padrão foi observado na área 2, na qual se perderam aproximadamente 80% dos grupos funcionais no habitat de campo, com um grupo somente, comparado a uma riqueza funcional estimada entre 5,0 e 8,0 grupos nos demais habitats (Figura 5b). Já na área 3, a qual apresentou um maior número de grupos funcionais, os campos mostraram uma substancial perda de grupos, mantendo aproximadamente um 20% da riqueza funcional, com 2 grupos, em comparação com os 10 grupos em FSA e FSI (Figura 5c). Já na área 4, como também aconteceu para a riqueza taxonômica devido à presença de árvores esparsas no ambiente de campo, não houve diferenças significativas na riqueza funcional estimada por habitat, variando entre 8,0 grupos para FSA e 10,0 grupos para FSI (Figura 5d).

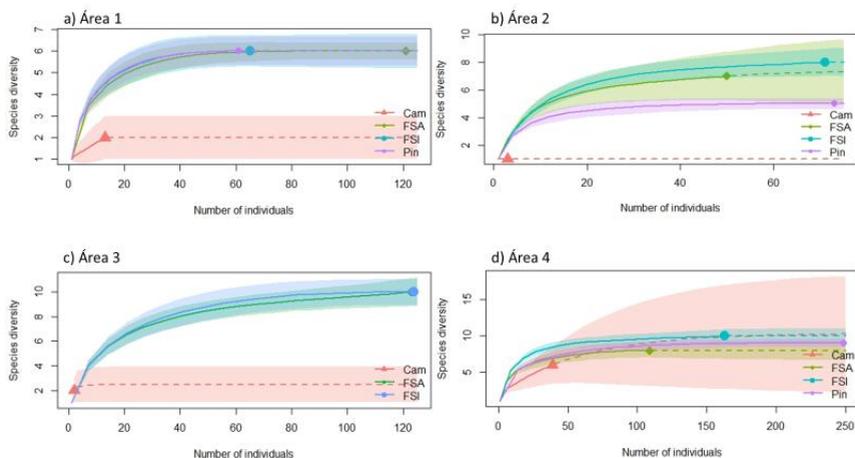


Figura 5. Curvas de rarefação e extrapolação para a riqueza funcional de espécies ($q=0$), florestas em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicial (FSI), monocultura de *Pinus* (Pin), áreas de campos (Cam) (a) Área 1 (b) Área 2 (c) Área 3 (d) Área 4.

As diferenças na riqueza funcional para todas as áreas em conjunto, mostrou uma diferença significativa entre os habitats de campos em comparação com as áreas de floresta em sucessão inicial ($F = 5.84$; $P < 0,001$), floresta em sucessão avançada ($F = 5.56$; $P < 0,001$) e monocultura de *Pinus* ($F = 4.09$; $P < 0,001$), com uma perda da riqueza funcional nos habitats de campos, de até um 80 % da riqueza funcional regional (Figura 6). Por outro lado, seguindo o padrão encontrado para a riqueza taxonômica, as áreas com estrato arbóreo têm a capacidade de conservar cerca de 80% da riqueza funcional regional.

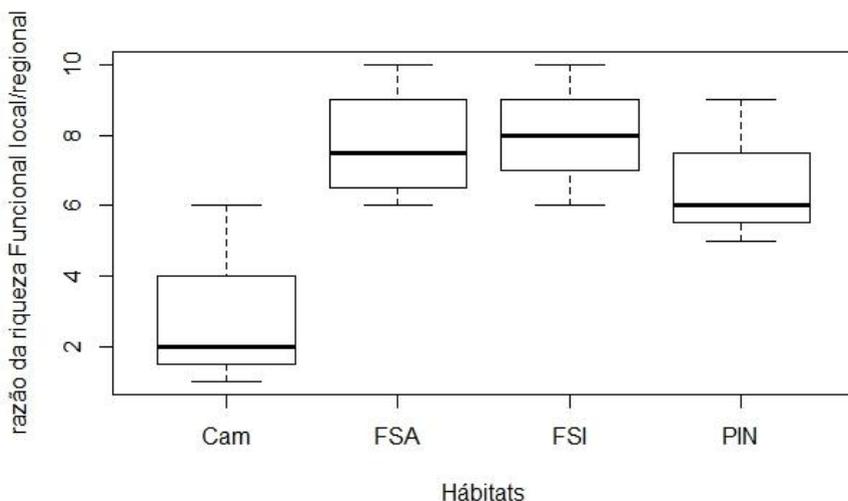


Figura 6. Diagrama de extremos e quartis da riqueza funcional em florestas em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicial (FSI), monocultura de *Pinus* (PIN), áreas de campos (Cam). As linhas centrais representam a mediana, as caixas representam os quartis e os valores extremos os mínimos e máximos.

As variáveis ambientais também explicaram a diminuição da riqueza funcional nos pastos nas diferentes áreas. A distância entre as árvores ($Z = -4,458$; $P < 0,001$) foi a que melhor descreve a perda de riqueza funcional de besouros copro-necrófagos em áreas abertas, e em menor medida a temperatura ambiental ($Z=1,87$; $P=0,06$), com uma porcentagem de explicação da variação de 85%. O modelo do GLM

mostrou, novamente, que à medida que a densidade de árvores é menor e a temperatura aumenta (desta vez a temperatura ambiental e não do solo como na análise da riqueza taxonômica), a riqueza funcional diminui (Anexo 2).

A diversidade funcional ($q=1$ e $q=2$ dos números de Hill) mostrou uma alta equitatividade entre os grupos funcionais presentes nas áreas de FSA, FSI e *Pinus*, e, como consequência, apresentaram alta diversidade, sem diferenças significativas entre elas para Shannon e Simpson (Tabela 4). Os grupos funcionais típicos ($q=1$, Shannon) representam entre 50 e 70% da riqueza funcional e os grupos abundantes ($q=2$, Simpson), representam entre 30 e 50% da totalidade dos grupos funcionais presentes por habitat. Em contraste com os habitats de florestas e *Pinus*, as áreas de campos, apresentam diversidades significativamente menores.

Tabela 4. Diversidade funcional, com base nos números de Hill, representando a Riqueza ($q=0$), diversidade de Shannon ($q=1$) e de Simpson ($q=2$) e a cobertura de amostragem (para $q=0$) em quatro áreas no estado de Santa Catarina, sul do Brasil, em florestas em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicia (FSI), monocultura de *Pinus* (PIN), áreas de Campos (Cam).

	Área 1				Área 2				Área 3			Área 4			
	FSA	FSI	PIN	Cam	FSA	FSI	PIN	Cam	FSA	FSI	Cam	FSA	FSI	PIN	Cam
Riqueza_est	6,0	6,0	6,0	2,0	7,3	8,0	5,0	1,0	10,0	10,0	2,5	8,0	10,0	9,0	10,0
IC	6,0-6,0	5,3-6,6	5,0-7,0	1,0-2,9	5,1-9,5	7,0-9,0	5,0-5,0	1,0-1,0	8,6-11,4	9,0-11,0	1,2-3,7	6,7-9,2	9,0-11,0	8,5-9,4	9,0-11,0
Shannon	4,2	4,5	4,5	1,4	5,6	5,6	4,0	1	5,8	5,8	NA	5,7	7,4	5,7	3,5
IC	3,6-4,8	3,8-5,2	3,6-5,3	0,8-1,9	4,4-6,6	4,5-6,6	3,5-4,5	1,0-1,0	4,8-6,8	4,7-6,8	NA	5,0-6,5	6,6-8,1	5,2-6,3	2,3-4,7
Simpson	3,5	3,8	3,6	1,1	4,9	4,3	3,6	1	4,4	4,1	125	4,9	6,2	4,7	2,5
IC	3,0-4,0	2,9-4,7	2,8-4,5	0,8-1,5	3,7-6,0	3,1-5,4	3,0-4,1	1,0-1,0	3,6-5,1	3,3-4,9	2,2-247	4,2-5,6	5,3-7,2	4,1-5,2	1,8-3,2
% cob de amostragem	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	65	100	100	90	100

A composição funcional de espécies apontou diferença significativa na composição total de grupos funcionais entre os quatro habitats considerados ($F = 1,524$; $P = 0,013$). À semelhança da composição taxonômica, as áreas que conservam o estrato arbóreo mantêm uma composição funcional muito similar entre elas em comparação com os habitats de campos, onde se observa uma separação da composição das áreas de floresta e de *Pinus* (Figura 7).

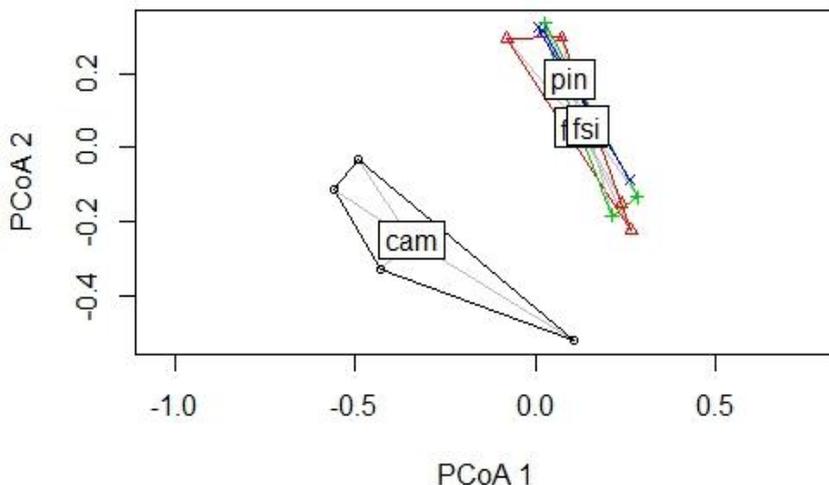


Figura 7. Diagrama de ordenação (PCoA) para a composição funcional de besouros rola-bosta em quatro habitats com diferenças no uso do solo florestas em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicial (FSI), monocultura de *Pinus* (PIN), áreas de Campos (Cam), SC, sul do Brasil.

De acordo com as análises “*fourth corner*”, os atributos das espécies e os grupos funcionais explicam uma quantidade significativa da variação na distribuição de abundância das espécies em relação às variáveis ambientais. Para o caso dos atributos das espécies, cada atributo parece afetado de forma particular por cada variável ambiental, mas foi possível observar uma tendência geral com relações mais fortes nas variáveis distância entre as árvores, porcentagem de argila e temperatura do solo e do ar. Ainda, variáveis como diâmetro e altura dos arbustos, porcentagem de

umidade no solo e porcentagem de serapilheira, embora com relações menos intensas, influenciam múltiplos atributos funcionais (Figura 8).

Além disso, a mesma análise revelou que espécies mais robustas (Vol_musc) estão associadas com áreas com baixa densidade de arbustos, assim como com a temperatura do solo e do ar e com a porcentagem de argila. O atributo que relaciona a tíbia anterior com a largura do corpo (cavar) esteve influenciado por múltiplos fatores ambientais, onde o fator distância entre as árvores apresentou uma relação positiva, sendo o fator que afetou mais intensamente este atributo. As espécies roladoras (rodar) tiveram uma relação positiva com o DAP, profundidade da serapilheira, silte e umidade e uma relação negativa com a distância entre arbustos e porcentagem de areia, no entanto as relações positivas tanto como as negativas tiveram relações com baixa intensidade. O atributo associado com a capacidade de voo, medido como o tamanho da asa em relação ao corpo (assa_cap), esteve relacionado com múltiplos fatores ambientais, onde espécies maiores e com alta capacidade de voo estão relacionadas com habitats bem estruturados com presença de espécies arbóreas, dado que teve relações negativas com áreas de campos e positivas com altura das árvores. Fatores associados à presença de arbustos também influenciaram esse atributo, tal como a temperatura ambiental e do solo, as quais tiveram uma relação positiva com esse atributo. A forma da asa contou com relações de baixa intensidade, apresentando uma relação negativa com a umidade do solo e com o DAP e relações positivas com a temperatura do ar e do solo. A biomassa mostrou relações negativas com a temperatura do ar e do solo, assim como a altura dos arbustos e porcentagem de argila.

Atributos associados à dieta, embora apresentem relações menos intensas parecem estar relacionados com variáveis como a estrutura dos arbustos, presença de serapilheira, temperatura e densidade do solo. O comportamento cavador, contudo, apresentou relações fracas, parecendo estar relacionado com múltiplas variáveis ambientais, como distância entre as árvores, DAP e altura das árvores, temperatura do ar e porcentagem de serapilheira. Já o comportamento diurno está associado a habitats com altos valores de DAP, presença de arbustos, profundidade de serapilheira e temperaturas ambientais moderadas.

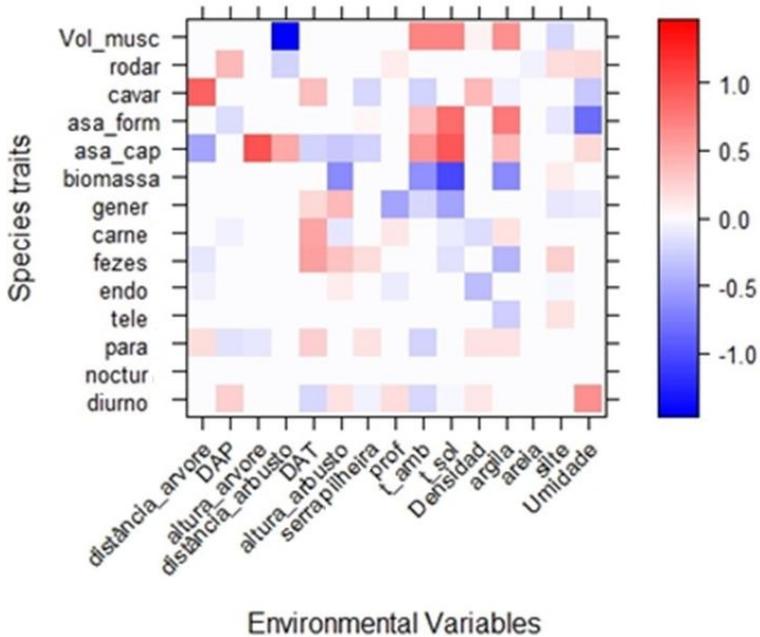


Figura 8. Resultados do modelo “*fourth-corner*” relacionando os atributos funcionais das espécies de besouros escarabeíneos com as variáveis ambientais. Os atributos são coloridos de acordo com os coeficientes do modelo: vermelho indica relevância positiva entre a variável e o atributo, azul indica relevância negativa entre o atributo e a variável. A intensidade da cor indica o grau de associação entre a variável e o atributo.

Quando se observam os grupos funcionais (e não somente os atributos), se observa que cada grupo apresenta interrelações particulares para cada variável (Figura 9). Os grupos 7 e 8, que são as espécies paracoprídeas noturnas, são afetados fortemente pela distância entre as árvores, sendo que o grupo 8 (de espécies pequenas) foi afetado positivamente pelas áreas abertas e o grupo 7 (de espécies grandes) se relaciona de forma negativa com as mesmas, além de apresentar relação positiva com a temperatura ambiental. O grupo 6 esteve relacionado com habitats com presença de árvores, estando relacionado com variáveis como o DAP, distância entre arbustos, temperatura do solo e do ar, todas elas com relações negativas, mas com intensidades fracas.

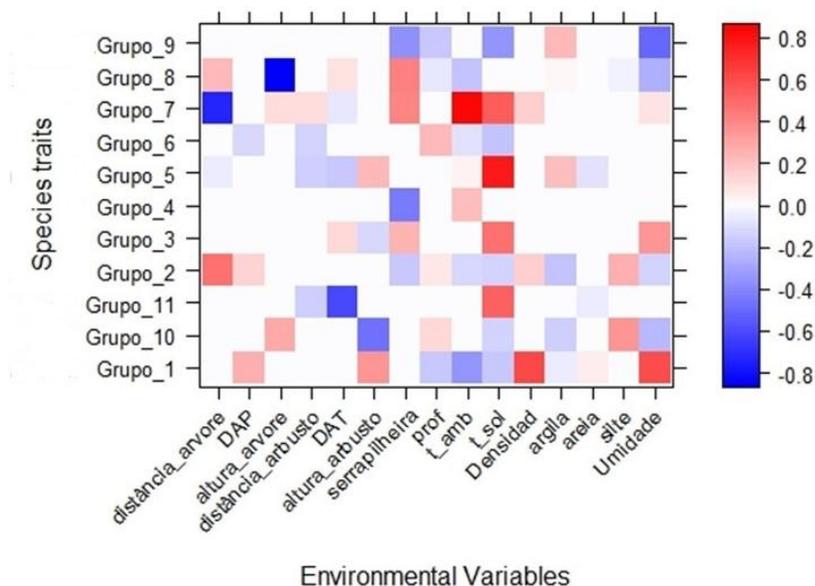


Figura 9. Resultados do modelo “*fourth-corner*” relacionando os grupos funcionais com as variáveis ambientais. Os grupos funcionais são coloridos de acordo aos coeficientes: vermelho indica relevância positiva, entre a variável e o atributo, e azul indica relevância negativa entre o atributo e a variável. A intensidade da cor indica grau de associação entre a variável e o atributo

Função ecossistêmica de remoção de excrementos

A remoção de excremento efetuada pelos besouros escarabeíneos, foi positivamente relacionada à biomassa (GLM, $Z = 5,14$; $P < 0,001$) (Figura 10a) e à riqueza taxonômica estimada ($Z = 3,55$; $P < 0,001$) (Figura 10b). Embora a riqueza funcional não tenha sido significativa no modelo quando todas as medidas da comunidade foram incluídas, esta é uma variável que se torna significativa quando as riquezas taxonômicas são excluídas do modelo, só que por sua alta correlação com as variáveis taxonômicas faz que seja excluída por apresentar valores menores no valor do Z ($Z = 3,30$; $P < 0,001$).

Essas análises mostram que a perda de espécies por habitat, e especialmente espécies de grande porte, afeta de forma negativa as taxas de

remoção, sendo perdida até 90% da capacidade de remoção em áreas de pastagens dedicadas à pecuária.

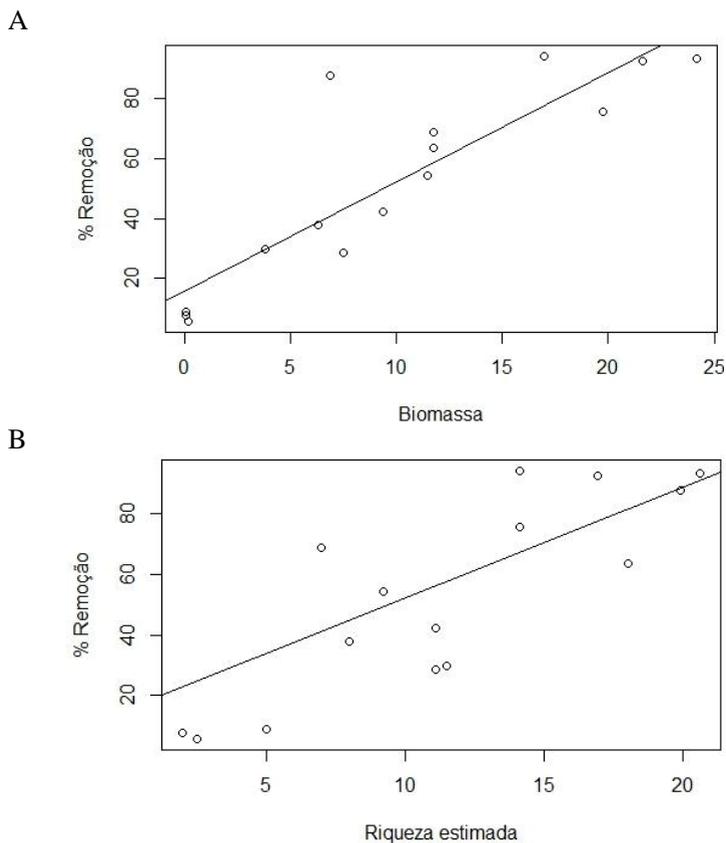


Figura 10. **Relação entre a) biomassa e b) riqueza estimada presente em cada habitat estudado e a remoção de excremento.**

A contribuição da biomassa de cada grupo funcional mostrou que a presença do grupo 7 na comunidade de besouros rola-bosta, particularmente nas áreas 3 e 4, fornece entre 40 a 50% da biomassa total, acrescentando à remoção entre 30 a 40% do total de excremento removido (**Tabela 5**). Por outro lado, o grupo 6 é um grupo com grandes contribuições na biomassa

da comunidade e, por conseguinte, na remoção de excremento, no caso das áreas 1 e 2 é o grupo que mais biomassa fornece, com valores que estão entre 45 e 70% da biomassa total e nas áreas 3 e 4 (em presença do grupo 7) apresenta uma contribuição que varia entre 10 e 40%. Esses resultados mostram que os grupos de espécies cavadoras grandes (diurnas e noturnas) desempenham um papel fundamental na função da remoção, já que na ausência desses grupos as taxas de remoção podem diminuir em até 90% (Figura 11).

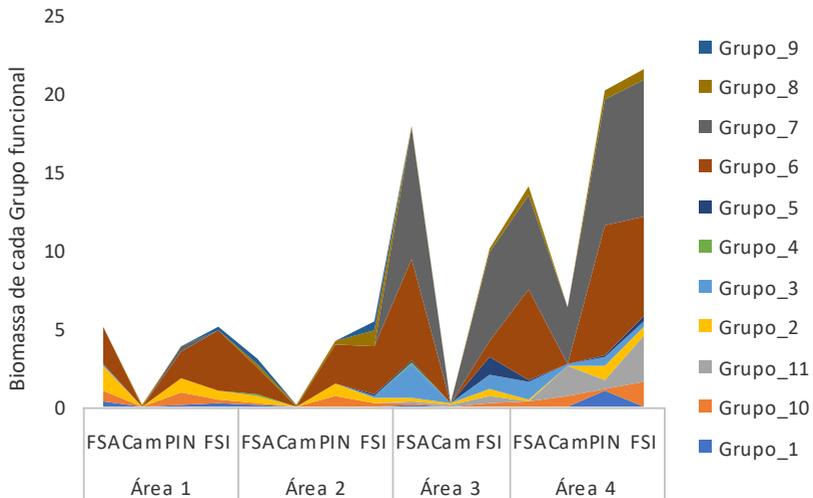


Figura 11. Aporte de biomassa (g) de cada grupo funcional de besouros rola-bosta em quatro habitats com diferenças no uso do solo: florestas em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicial (FSI), monocultura de *Pinus* (PIN), áreas de Campos (Cam), no sul do Brasil.

Tabela 5. Aporte de biomassa (g) de cada grupo funcional em cada sítio amostral no estado de Santa Catarina, sul do Brasil, em florestas em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicia (FSI), monocultura de Pinus (PIN), áreas de campos (Cam).

	Área 1				Área 2				Área 3			Área 4			
	FSA	Cam	PIN	FSI	FSA	Cam	PIN	FSI	FSA	Cam	FSI	FSA	Cam	PIN	FSI
Grupo 1	0.324		0.084	0.276	0.12		0.044	0.048	0.06		0.036	0.048		0.972	0.048
Grupo 2	1.591	0.004	0.88	0.665	0.502		0.899	0.348	0.207	0.029	0.487	0.074	0.029	0.962	0.516
Grupo 3	0.084							0.014	2.184		0.858	1.17	0.078	0.468	0.39
Grupo 4					0.045				0.045		0.09				
Grupo 5								0.168	0.147		1.071	0.042	0.056	0.189	0.308
Grupo 6	2.394		1.71	3.762	1.71		2.394	3.078	6.498		1.026	5.828		8.236	6.378
Grupo 7			0.358						8.425		5.667	6.043	3.643	8.143	8.795
Grupo 8	0.015	0.084	0.021	0.03	0.22	0.095	0.256	1.062	0.018		0.248	0.586		0.573	0.595
Grupo 9				0.201	0.335			0.469							0.067
Grupo 10	0.72		0.855	0.135	0.09		0.585	0.225	0.18		0.18	0.315	0.699	0.135	1.578
Grupo 11									0.147	0.147	0.441		1.911	0.588	2.94
Biomassa total	5.128	0.088	3.908	5.069	3.022	0.095	4.178	5.412	17.911	0.176	10.104	14.106	6.416	20.266	21.615
% de remoção	68.67	7.79	54.32	37.82	29.62	8.89	42.28	28.39	75.66	5.83	63.33	93.91	87.39	92.38	92.95

DISCUSSÃO

Com este trabalho ficou evidente que as transformações da paisagem provocaram mudanças na diversidade de besouros copro-necrófagos em habitats com diferentes usos da terra. As áreas com cobertura arbórea não apresentaram diferença de diversidade entre as comunidades de besouros escarabeíneos, mas houve grandes mudanças nas áreas de campo dedicadas à pecuária. Muitos estudos têm demonstrado que áreas que preservam parte dos estratos arbóreos, incluindo áreas de monoculturas, têm a capacidade de manter uma grande proporção de fauna de besouros rola-bosta [32; 33, 34; 43, 53, 54]. No caso da nossa área de estudo se constata que grande parte da diversidade regional apresenta uma alta resiliência, com capacidade de colonizar múltiplos habitats com diferente estado de perturbação, desde que a cobertura arbórea se mantenha, porque um grande número de besouros rola-bosta que fazem parte da fauna regional estão estreitamente relacionadas à cobertura arbórea (espécies ombrófilas) [20]. Esta afirmação é apoiada pelos resultados obtidos, onde a distância entre as árvores se apresenta como a variável que melhor explica a riqueza de besouros rola-bosta, áreas com cobertura arbórea tem a capacidade de abrigar a maior parte da riqueza taxonômica e funcional disponíveis no conjunto regional de espécies. Aparentemente a comunidade de besouros escarabeíneos não apresenta uma perda gradual de espécies em relação ao grau de distúrbio, mas apresenta um declínio substancial no momento em que o dossel é removido. Este resultado pode ser explicado pela similaridade nas condições ambientais (temperatura, radiação, umidade), que poderia explicar a similaridade taxonômica e funcional entre os habitats, dado que áreas de *Pinus* e florestas em sucessão inicial são um subconjunto da fauna de besouros rola-bosta presente em ambientes mais conservados [43].

Embora a cobertura de amostragem mostrou suficiência superior ao 90% na maioria dos habitats, nos campos se observaram porcentagens de cobertura amostral entre 35% e 75% na diversidade taxonômica (áreas 2, 3 e 4) e de 65% na diversidade funcional (área 3). Embora esses resultados mostrem um esforço amostral baixo, foram áreas que estiveram submetidas ao mesmo tratamento amostral que as demais áreas do estudo e tais resultados são explicados pela desintegração da comunidade nas áreas abertas, onde se perde até o 80% dos besouros copro-necrófagos. Isto pode ser corroborado com a porcentagem de remoção encontrada em áreas abertas, onde se evidencia

uma perda de até 90% da capacidade de remoção produto da diminuição de espécies encarregadas desta função.

A perda significativa de espécies nas áreas abertas já vêm sendo observado em numerosos estudos nos quais se comparam pastagens com áreas com cobertura arbórea [20, 32; 35, 53]. Como já mencionado, a abertura e expansão de novas pastagens representam um dos distúrbios com maior impacto sobre as comunidades de besouros rola-bosta [19, 20]. Isso porque as áreas abertas são afetadas por mudanças microclimáticas abruptas, elevando a temperatura e reduzindo a umidade, trazendo como consequência uma perda ou substituição de espécies e modificando a composição taxonômica e funcional [43, 55; 56].

Nosso estudo sugere que a maioria das espécies presentes do conjunto regional de espécies de besouros rola-bosta não estão adaptadas às áreas de pastagens. Possivelmente este processo está associado à história natural da área, dado que originalmente era coberta de florestas, com baixa associação com savanas naturais, tendo como consequência um reduzido número de espécies adaptadas a sobreviver e colonizar áreas abertas, atualmente transformadas para pecuária. Um caso oposto foi encontrado no Cerrado brasileiro, onde as áreas abertas ou especificamente áreas de pastagens exóticas têm a capacidade de manter uma proporção considerável, tanto de riqueza como de abundância de besouros rola-bosta, associados a este tipo de ambientes transformados [57; 58]. Nesse sentido, a capacidade de ocupação de um determinado habitat dependerá do cenário que moldou a história evolutiva e gerou o conjunto regional de espécies, sendo que as espécies na nossa área de estudo teriam capacidade de suportar modificações no ambiente somente enquanto se conserve o estrato do dossel.

A variável distância entre as árvores e temperatura do solo foram as variáveis que melhor explicaram a riqueza taxonômica. A distância entre as árvores apresentou uma relação negativa com a riqueza, o que pode ser explicado pelas áreas abertas permitirem uma maior entrada de radiação, além de apresentar grandes oscilações de temperatura [59, 60, 61] o que ocasiona ambientes mais suscetíveis à seleção de espécies por variação térmica, em comparação com ambientes com presença de dossel, onde se apresenta uma menor radiação e menor variação na temperatura, o que oferece uma maior estabilidade e menor susceptibilidade de seleção. Assim, a pecuária representa uma atividade de grande impacto sobre habitats terrestres, já que modifica a composição das espécies e a dinâmica dos processos

ecológicos-chave ao funcionamento dos ecossistemas, tais como a decomposição da matéria orgânica e a ciclagem de nutrientes.

As funções ecossistêmicas, especificamente a de remoção de excremento, está estreitamente ligada à riqueza taxonômica e a biomassa de besouros de cada habitat, uma vez que uma maior riqueza permite uma maior quantidade de guildas e/ou grupos funcionais, o que implica um maior aproveitamento do recurso. Além da multiplicidade de nichos, com maior riqueza há uma tendência de manter um maior número de espécies grandes ou com maior biomassa, e assim com grande capacidade de remoção de excrementos [5, 30, 41, 43]. É conhecido que comunidades mais diversas são mais produtivas porque contêm espécies chave que têm grande influência sobre a produtividade, além disso, as diferenças nos atributos funcionais entre os organismos aumentam a captura total de recursos. É evidente que tanto a identidade quanto a diversidade de organismos controlam em conjunto o funcionamento dos ecossistemas [6].

O número de espécies que pertencem ao mesmo grupo funcional declina com a magnitude da intervenção, onde áreas abertas apresentam poucos táxons e grupos funcionais, a diferença de áreas com presença de floresta, onde há um aumento evidente da riqueza funcional [5]. Além disso, a maior diversidade funcional potencializa certas funções ecossistêmicas, como é o caso da remoção. No entanto, isso não significa que todas as espécies têm o mesmo papel no funcionamento do ecossistema, nem que apresentem as mesmas respostas às mudanças ambientais [41, 62]. Em outras palavras, habitats com maior variedade de espécies grandes, mesmo pertencendo a um único grupo funcional, são os habitats que tendem a apresentar maiores valores de e maior estabilidade nas taxas de remoção de excrementos [5, 41, 43, 62].

Além de estarem relacionadas com a riqueza, a distância entre árvores e as temperaturas foram variáveis muito influentes sobre os atributos funcionais avaliados, tal como outras variáveis relacionadas com habitats com presença de estrato arbóreo e arbustivo, como DAP, DAT e altura do arbusto, de forma que a interação entre atributos e essas variáveis ambientais foram capazes de explicar diferenças nas abundâncias das espécies. Capacidade de voo e a biomassa são atributos relacionados com o tamanho da espécie e foram afetados negativamente pela distância das árvores e pela temperatura, o que significa que são fortemente afetados pelo desmatamento ou perda da cobertura arbórea. Esse fenômeno já tem sido reportado por diversos autores [5, 41, 62]

onde as espécies de grande porte, além de serem mais eficientes, também são mais susceptíveis à extinção.

Por outro lado, a forma de alocação do recurso também foi afetada pela distância das árvores, onde as espécies escavadoras (especialmente as espécies pequenas) tiveram uma maior vantagem em áreas abertas, já que as espécies escavadoras podem aproveitar o interior fresco do esterco, diferindo das espécies roladoras, que são mais susceptíveis à dessecação superficial do recurso. Em relação à temperatura, se observa que os atributos associados ao voo estão relacionados positivamente com a mesma, onde espécies maiores com maior capacidade de voo e espécies com asas mais alongadas se relacionam positivamente, no entanto esse fenômeno parecer possível em quanto o estrato arbóreo esteja presente, pelo menos em espécies de grande porte.

Quando se relacionam as variáveis ambientais diretamente com os grupos funcionais, se observa que o grupo de espécies escavadoras noturnas é afetado negativamente pela distância entre as árvores, e positivamente pela temperatura, à exceção do grupo 6, que é afetado negativamente pela temperatura, DAP, distância entre arbustos e positivamente pela serapilheira. Esses resultados coincidem com o estipulado por outros autores, que mostram que as espécies de maior tamanho são as espécies com maior susceptibilidade ao desmatamento [22, 41, 62]. Esses resultados também são concordantes com os resultados de remoção, dado que na ausência de estes grupos, a remoção é reduzida em até 90%. O grupo de espécies escavadoras diurnas grandes e o grupo de espécies roladoras noturnas grandes, mesmo que sem uma relação direta com a distância entre as árvores, apresentaram afinidade com fatores ambientais ligados a habitats arbóreos, o que demonstra que a perda da cobertura arbórea afeta as populações desses grupos, o que reflete na função ecossistêmica da remoção. O grupo de espécies roladoras pequenas e o grupo de espécies escavadoras pequenas se apresentaram como os únicos grupos funcionais relacionados positivamente com a distância entre as árvores, podendo estar relacionado com a sua tolerância térmica e capacidade de escavação, já que espécies pequenas mostram maior tolerância térmica a altas temperaturas e a baixas porcentagens de umidade [5, 43, 61].

CONCLUSÕES

O presente trabalho demonstrou o forte impacto que provocam as áreas abertas sobre as comunidades de besouros copro-necrófagos, assim como dos serviços ecossistêmicos que eles fornecem. As áreas sem cobertura arbórea podem perder até 80% da comunidade de besouros rola-bosta e até 90% da capacidade de remoção nestes ambientes.

Foi constatada uma alta resiliência da comunidade de besouros rola-bosta em ambientes florestais com intervenção humana, desde que a cobertura arbórea seja mantida.

A função ecossistêmica de remoção de excremento esteve fortemente relacionada com a riqueza e com biomassa de escarabeíneos, que foram fortemente influenciados pela densidade de árvores e pelas temperaturas do ar e do solo.

Espécies grandes cavadoras com alta capacidade de remoção são influenciadas pela temperatura, onde as espécies noturnas são relacionadas positivamente com a temperatura, enquanto as espécies diurnas são relacionadas negativamente com a mesma.

A presença de árvores aparece como um agente regulador que facilita a presença de espécies de grande importância para os serviços ecossistêmicos, assim como da comunidade de besouros rola-bosta de forma geral.

Os métodos usados no presente trabalho não somente permitiram avaliar as mudanças nos parâmetros da diversidade, mas também permitiram identificar espécies e grupos funcionais de grande importância para os serviços ecossistêmicos de remoção de excremento e os fatores ambientais que afetam sua presença.

Por último, pensando na conservação da biodiversidade e suas funções ecossistêmicas, vale ressaltar que é de suma importância manter pelo menos árvores dispersas nas matrizes de áreas abertas, assim como as florestas adjacentes, facilitando o intercâmbio da fauna de besouros rola-bosta entre ambientes e, assim, manter os serviços ecossistêmicos que eles fornecem.

REFERÊNCIAS

1. Moreno CE, Halffter YG. Spatial and temporal analysis of alpha, beta and gamma diversities of bats in a frag of alpha, beta and gamma diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation*. Springer. 2001; (10):367-382
2. Kattan H.G,. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. En: Guariguata, MR and Kattan, GH (eds). *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. Ediciones LUR. Cartago. pp. 562-590. 2002. Spanish
3. Sans FX. La diversidad de los agroecosistemas. *Ecosistemas*. 2007; Jan; 16 (1): 44-49. Spanish
4. Guhl A. Café, bosques y certificación agrícola en Aratoca, Santander. *Revista de Estudios Sociales*. 2009; No. 32. Spanish
5. Barragán F, Moreno CE, Escobar F, Halffter G, Navarrete D. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PLoS ONE*. 2011; 6(3). e17976.
6. Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*. 2007; Vol 486(7401), 59-67
7. Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He JS, Nakashizuka T, Raffaelli, et al. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*. 2006; 9(10), 1146–1156.
8. Mouillot D, Graham NA, Villéger S. Mason NW, Bellwood D.R. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology & evolution*. 2013; (28): 167–177.
9. Negret B.E.S. La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: Protocolos y aplicaciones. Instituto de investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 2016
10. Villéger, SJ, Ramos-Miranda J, Flores-Hernandez D, Mouillot D. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*. 2010; 20: 1512-1522.
11. Cadotte MW, Carscadden K, Mirotnick N. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of applied ecology*. 2011; 48, 1079–1087.

12. Martin-Lopez B, González JA, Díaz S, Castro I, García-Llorente M. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Ecosistemas*. 2007 Sept. Madrid. 16 (3): 69-80. Spanish
13. Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct Ecol*. 2010; 24: 867–876.
14. Chiu CH, Chao A. Distance-Based Functional Diversity Measures and Their Decomposition: A Framework Based on Hill Numbers. *PLoS ONE*. 2014; 9(7): e100014.
15. Petchey OL, Gaston KJ. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*. 2006; 9(6) 741-758.
16. Villéger S; Mason NWH, Mouillot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*. 2008; 89: 2290-2301.
17. Cordoba-Tapia F, Zambrano L. La diversidad funcional em la ecologia de comunidades. *Ecosistemas*. 2015; 24(3): 78-87
18. Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, et al.. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*. 2014; 84 (1): 45-67
19. Favila ME, Halfpfer G. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoologica Mexicana*. 1997; 72: 1–25.
20. Halfpfer G, Arellano L. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica*. 2002; 34(1): 144-154.
21. Nichols E, Larsen T, Spector S, Davis AL, Escobar F, Favila M. et al. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*. 2007; 137(1):1-19
22. Gardner TA, Hernández MIM, Barlow J, Peres CA. Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles. *Journal of Applied Ecology*. Journal compilation - British Ecological Society. 2008; 45(3): 883-893.
23. Hernández MIM, Vaz-de-Mello F.Z. Seasonal and spatial species richness variation of dung beetle (Coleoptera,

- Scarabaeidae s. str.) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*. 2009; 53: 607–613.
24. Silva PGD, Hernández MIM. Local and Regional Effects on Community Structure of Dung Beetles in a Mainland-Island Scenario. *PLoS ONE*. 2014.; 9(10): e111883.
 25. Halffter G, Edmonds WD. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): An ecological and evolutive approach. México D.F., Man and the Biosphere Program UNESCO.1982.
 26. Hanski I, Camberfort Y. *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, New Jersey. 1991.
 27. Nichols E, Gardner TA, Peres CA, Spector S. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos*. 2009; (118): 481-487.
 28. Nichols E, Spector S, Louzada J, Larsen T, Amezcuita S, Favila ME et al. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*. 2008;(141): 1461–1474.
 29. (MEA) Millennium Ecosystem Assessment. *Ecosystems and human well-being*. Island Press, Washington, DC. 2005.
 30. Batilani-Filho M, Hernández MIM. Staining method for assessing the ecological function of excrement removal by dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*. 2017; 70(4) 880–884
 31. Howden HF, Nealis VG. Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). *Biotropica*. 1975; 7(2): 77-83.
 32. Escobar F, Chacón de Ulloa P. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño-Colombia. *Revista de Biología Tropical*. 2000.; (48):961-975. Spanish
 33. Davis A, Holloway J, Huijbregts H, Krikken J, Kirk-Spriggs A, Sutton S. Dung beetles as indicators of change in the forests of Northern Borneo. *Journal of Applied Ecology*. 2001; 38(3):593-616.
 34. Vulinec K. Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. *Biotropica*. 2002; (34):297-309.

35. Medina C, Escobar F, Kattan H. Diversity and habitat use of dung beetles in a restored Andean landscape. *Biotropica*. 2002.; (34):181-187.
36. Davis A, Philips T. Effect of deforestation on a southwest Ghana dung beetle assemblage (Coleoptera: Scarabaeidae) at the periphery of Ankasa conservation area. *Environmental Entomology*. 2005; (34):1081-1088
37. Ricklefs, RE, Schluter D, Species diversity in ecological communities. Chicago. University Chicago Press. Chicago. 414. 1993
38. Lobo JM. Influencias geográficas, históricas y filogenéticas sobre la diversidad de las comunidades locales: una revisión y algunos ejemplos utilizando Scarabaeoidea coprófagos (Coleoptera, Laparosticti). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*. 1997; 21 (3-4): 15-31. Spanish
39. Huston MA. Biological diversity. Cambridge University Press. Cambridge. i-xix. 681 pp. 1994.
40. Cabrero-Sañudo FJ, Lobo J.M. Reconocimiento de los factores determinantes de la riqueza de especies: el caso de los Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae) en la península ibérica. *Graellsia*. Madrid. 2003; 59(2-3): 155-177
41. Slade EM, Mann DJ, Villanueva JF, Lewis OT. Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. *Journal of Animal Ecology*. 2007; 76(6), 1094–1104.
42. Amézquita S, Favila ME. Removal Rates of Native and Exotic Dung by Dung Beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) in a Fragmented Tropical Rain Forest. *Environmental Entomology*. 2010; 39(2): 328–336.
43. Gómez-Cifuentes A, Muneva A, Giménez VC, Gatti MG, Zurita GA. Influence of land use on the taxonomic and functional diversity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the southern Atlantic forest of Argentina. *Journal of Insect Conservation*. 2017; 21(1):147–156.
44. Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and earth system sciences discussions*, 4, 439–473. 2007
45. Cottam G, Curtis JT. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* . 1956; 37 (3):451-460.

46. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - EMBRAPA. Manual de métodos de análise de solo. 2.ed. Rio de Janeiro, Centro Nacional de Pesquisa de Solos. 1997; 212p. Portuguese
47. Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P., McGlenn D. *Vegan: Community ecology package*. 2017
48. Kaufman L, Rousseeuw PJ., *Finding Groups in Data* (John Wiley & Sons, New York. 1990
49. McCullagh, P, Nelder, JA. *Generalized Linear Models*, 2nd Ed. Chapman & Hall, London. 1989.
50. Crawley, M.J. *The R Book*. Wiley, Chichester. (General reference work on statistical analysis using R. Includes several chapters on generalized linear and related models.). 2007
51. Brown AM, Warton DI, Andrew NR, Binns M, Cassis G, Gibb H. The fourth-corner solution-using predictive models to understand how species traits interact with the environment. *Methods in Ecology and Evolution*. 2014; 5(4), 344-352
52. R Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2017
53. Escobar F. Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Tropical Zoology*. 2004; 17(1):123-136.
54. Quintero I, Roslin T. Rapid recovery of dung beetle communities following habitat fragmentation in central Amazonia. *Ecology*. 2005; 86(12): 3303-3311
55. Escobar F. Estudio de la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al norte del Tolima, Colombia. *Caldasia*. 1997; 19(3):419-430.
56. Horgan F. Invasion and retreat: shifting assemblages of dung beetles amidst changing agricultural landscapes in central Peru. *Biodiversity and Conservation*. 2009; 18(13):3519-3541
57. Correa CMA, Puker A, Ferreira KR, Cristaldo CM, Ferreira FNF, Abot AR, Korasaki V. Using dung beetles to evaluate the conversion effects from native to introduced pasture in the Brazilian Pantanal. *J Insect Conserv*. 2016; 20:447-456
58. Correa CMA, Braga RF, Puker A, Korasaki V. Patterns of taxonomic and functional diversity of dung beetles in a human-modified variegated landscape in Brazilian Cerrado. *Journal of Insect Conservation*. 2019;10.1007/s10841-018-00118-6

59. Navarrete-Gutiérrez D, Halffter G. 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.* 2008; (17):2869-2898
60. Larsen TH. Upslope range shifts of Andean dung beetles in response to deforestation: compounding and confounding effects of microclimatic change. *Biotropica.* 2012; 44:82–89.
61. Verdú JR, Arellano L, Numa C. Thermoregulation in endothermic dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): effect of body size and ecophysiological constraints in flight. *J Insect Physiol.* 2006; 52(8):854–860.
62. Larsen TH, Williams NM, Kremen C. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters.* 2005; 8:538–547.

REFERÊNCIAS

ALMEIDA, Sabrina; LOUZADA, Julio. Estrutura da Comunidade de Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) em Fitofisionomias do Cerrado e sua Importância para a Conservação. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 38, n. 1, p. 32-43, jan/feb. 2009.

BARRAGÁN, Felipe. et al. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 6, n. 3, e17976, mar. 2011.

CORDOBA-TAPIA, Fernando; ZAMBRANO, Luís. La diversidad funcional en la ecología de comunidades. **Ecosistemas**, Madrid, v. 24, n. 3, p. 78-87, feb./mar. 2015.

CORREA Cesar Murilo. et al. Patterns of taxonomic and functional diversity of dung beetles in a human-modified variegated landscape in Brazilian Cerrado. **Journal of Insect Conservation**. Essex, v. 21, n. 1, p. 89-99, oct./dez. 2019.

ESCOBAR, Federico. Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. **Tropical Zoology**. Florence, v. 17, n. 1, p.123-136, mai. 2004.

ESCOBAR Federico, CHACÓN de ULLOA Patricia. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño-Colombia. **Revista de Biología Tropical**. San Jose, v. 48, n. 4, p. 961-975, jun. 2000.

FARIAS, Patrícia Menegaz de; HERNANDEZ, Malva Isabel Medina. Dung beetles associated with agroecosystems of Southern Brazil: relationship with soil properties. **Revista Brasileira Ciência do Solo**, Viçosa, v. 41, e0160248, jun. 2017.

GARDNER, Toby Alan, et al. Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles. **Journal of Applied Ecology**, London, v. 45, p. 883-893, mar. 2008.

GÓMEZ-CIFUENTES Andrés, et al. Influence of land use on the taxonomic and functional diversity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the southern Atlantic forest of Argentina. **Journal of Insect Conservation**, Essex, v. 21, n. 1, p. 147–156, jul. 2017.

GUHL, A. Café, bosques y certificación agrícola en Aratoca, Santander. **Revista de Estudios Sociales**. Bogotá, n. 32, p. 114-125, mar. 2009.

HALFFTER, Gonzalo; ARELLANO, Lucrecia. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. **Biotropica**, Gainesville, v. 34, n. 1, p. 144-154. mar. 2002.

HANSKI Ilkka; CAMBERFORT Yves. **Dung beetle ecology**. Princeton University Press, New Jersey. 1991. p 520.

KATTAN, Gustavo. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. In: Guariguata, MR ; Kattan, GH. **Ecología y conservación de Bosques Neotropicales**. Cartago, 2002. p. 562-590.

MASON, Norman. et al. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, Lund, v. 111, n.1, p. 112-118, out. 2005.

MOUILLOT, David, et al. A functional approach reveals community responses to disturbances. **Trends in ecology & evolution**. Cambridge, v. 28, n. 3, p. 167–177, nov. 2013.

MORENO, Claudia; HALFFTER, Gonzalo. Spatial and temporal analysis of alpha, beta and gamma diversities of bats in a frag of alpha, beta and gamma diversities of bats in a fragmented landscape. **Biodiversity and Conservation**, Berlin, v. 10, n. 3, 367-382, mar. 2001.

NAVARRETE-GUTIÉRREZ, Dario, HALFFTER, Gonzalo. 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**. Berlin, v. 17, n. 12, p. 2869-2898, nov. 2008.

NICHOLS Liz, et al. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. **Biological Conservation**. Washington, v. 137, n. 1, p. 1-19, jun. 2007.

NICHOLS Liz, et al. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. **Biological Conservation**. Washington, v. 141, n. 6, 1461–1474, jun. 2008.

PETCHEY, Owen L; GASTON, Kevin J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letters**, Paris, v. 9, n. 3, p. 741-758, abr. 2006.

ROSENFELD, Jordan. Functional redundancy in ecology and conservation. **Oikos**, Lund, v. 98, n. 1, p. 56-162. jun. 2002.

SANS, FX. La diversidad de los agroecosistemas. **Ecosistemas**, Madrid, v. 16, n. 1, p. 44-49, jan. 2007.

SLADE, Eleanor, et al. Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. **Journal of Animal Ecology**. London, v. 76, n. 6, p. 1094–1104, nov. 2007.

VILLÉGER, Sébastien et al. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. **Ecological Applications**, Washington, v. 20, n. 6, p. 1512-1522, sep. 2010.

ANEXOS

Anexo 1. Lista de espécies e abundância de escarabeíneos em quatro áreas de estudo nos municípios de Bom Retiro (áreas 1 e 2) e Rancho Queimado (áreas 3 e 4), no estado de Santa Catarina, Brasil. Floresta em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicial (FSI), áreas de *Pinus* (PIN), áreas de pecuária.

	Área 1				Área 2				Área 3			Área 4			
	FSA	FSI	PIN	Cam	FSA	FSI	PIN	Cam	FSA	FSI	Cam	FSA	FSI	PIN	Cam
<i>Canthidium</i> aff. <i>dispar</i>															1
<i>Canthidium</i> aff. <i>sulcatum</i>	17					1			2						
<i>Canthidium</i> aff. <i>trinodosum</i>	27	23	7		10	4	2		5	3		4	4	81	
<i>Canthidium</i> sp.							1								
<i>Canthon</i> aff. <i>mutabilis</i>				1											
<i>Canthon</i> <i>angularis</i>	43	7	23		12		17		3	7		2			
<i>Canthon</i> <i>lividus</i>		14	1		2	12	6				1		9	1	1
<i>Canthon</i> <i>luctuosus</i>	6					1									
<i>Canthon</i> <i>oliverioi</i>										3					
<i>Canthon</i> <i>rutilans</i>										2			5	7	
<i>Coprophanæus</i> <i>saphirinus</i>	7	11	5		5	9	7		19	3		9	9	8	
<i>Deltochilum</i> <i>brasiliensis</i>	16	3	19		2	5	13		4	4		7	6	3	1
<i>Deltochilum</i> <i>dentipes</i>													2		1
<i>Deltochilum</i> <i>morbillosum</i>									28	11		15	5	6	1

	Área 1				Área 2				Área 3			Área 4			
	FSA	FSI	PIN	Cam	FSA	FSI	PIN	Cam	FSA	FSI	Cam	FSA	FSI	PIN	Cam
<i>Deltochilum multicolor</i>									1	3	1		20	4	13
<i>Deltochilum rubripenne</i>							1		1	1				6	
<i>Dichotomius aff. acuticornus</i>										2		4	4	3	
<i>Dichotomius ascanius</i>		3			5	7							1		
<i>Dichotomius assifer</i>									13	8		2	5	1	
<i>Dichotomius fimbriatus</i>													1		
<i>Dichotomius fissus</i>									1	2			1		
<i>Dichotomius mormon</i>										1		3	4	2	1
<i>Dichotomius opalescens</i>					2	13	1	1							
<i>Dichotomius sericeus</i>									32	16		24	29	44	20
<i>Eurysternus cyanescens</i>					1				1	2					
<i>Eurysternus inflexus</i>									7	51		2	12	9	
<i>Eurysternus parallelus</i>						3							1		1
<i>Homocopris sp.</i>			2												
<i>Onthophagus cathariinensis</i>												2	2	2	
<i>Onthophagus hircus</i>				12	1		1								
<i>Onthophagus tristis</i>		2	1		5	13	12			3		1			
<i>Phanaeus splendidulus</i>												10	12	20	
<i>Uroxys dilaticollis</i>								1							1
<i>Uroxys sp1</i>	5	2	3		5	3	12		6	2		24	31	50	

	Área 1				Área 2				Área 3			Área 4			
	FSA	FSI	PIN	Cam	FSA	FSI	PIN	Cam	FSA	FSI	Cam	FSA	FSI	PIN	Cam
<i>Uroxys</i> sp2	1														
Riqueza	7	8	8	2	11	11	11	3	14	18	2	14	20	18	8
Abundância	121	65	61	13	50	71	73	3	123	124	2	109	163	249	39

Anexo 2. Variáveis ambientais em cada ponto de amostragem em quatro áreas no estado de Santa Catarina, sul do Brasil, em florestas em sucessão avançada (FSA), florestas em sucessão inicia (FSI), áreas de *Pinus* (PIN), áreas de pecuária (Cam).

Área	hab	Distância árvore (m)	DAP (cm)	Altura árvore	Distância arbusto	DAT	Altura arbusto	Sera- pilhera	Cobertu- ra verde	Prof serra	t_am b	t_sol	Densi- dade	argila	areia	silte	Umi
1	FSA	311,6	35,1	8,41	116,3	2,8	257,5	69,3	50,0	1,1	17,0	17,5	22,3	17,5	18,9	63,5	69,7
1	FSI	271,8	21,1	10,0	136	3,3	323,0	16,5	91,7	3,0	16,4	18,1	72,2	31,7	25,4	42,7	33,3
1	PIN	260	34,3	16,6	311,8	1,9	181,2	98,1	19,1	5,1	18,2	17,6	96,1	22,2	29,4	48,2	25,5
1	Cam	-	-	-	-	-	-	0	100	0	19,8	20,3	105,9	12,1	55,3	32,4	22,7
2	FSA	247,1	23,4	9,6	298,7	2,3	166,2	20,375	86,2	1,9	17,4	18,6	86,1	17,8	61,2	20,9	16,1
2	FSI	275,3	21,3	9,0	161,2	3,4	201,2	52,5	55,6	2,1	17,3	18,2	69,1	38,8	13,6	47,5	29,5
2	PIN	341,4	35,0	18,0	231,7	2,5	151,4	100	27,2	5,1	17,5	18,5	84,2	26,5	32,3	41,1	21,8
2	Cam	-	-	-	238,3	1,5	140,0	0	100	0	20,1	21,9	84,4	12,9	53,6	33,4	24,6
3	FSA	360	15,8	11,2	178,0	2,3	288,7	88,1	18,8	3,1	19,3	18,1	37,1	35,7	16,2	48,0	65,7
3	FSI	270	21,8	9,4	226,8	2,9	275,0	26,0	72,2	1,3	18,4	19,7	59,9	28,6	25,3	45,9	36,2
3	Cam	-	-	-	-	-	-	0	100	0	22,0	20,8	76,9	35,9	7,6	56,3	72,4
4	FSA	184,3	13,8	10,7	112,1	3,6	170,0	99,7	21,2	3,75	17,9	18,6	62,6	28,7	31,4	39,7	39,7
4	FSI	283,1	13,5	8,0	98,7	1,3	170,0	77,8	51,5	4,3	18,2	19,0	75,4	23,5	41,3	35,0	30,8
4	PIN	269,1	23,1	11,2	258,7	1,8	237,5	100	24,3	5,4	18,0	18,6	95,4	30,4	36,1	33,3	32,6
4	Cam	541	25	8,4	1500	0	0	17,0	97,5	0,5	19,3	20,5	111,1	29,8	35,9	34,2	32,7

Anexo 3. Atributos funcionais das 35 espécies de escarabeíneos encontradas em quatro áreas no estado de Santa Catarina, sul do Brasil.

Espécie	horário	nidificação	dieta	Biomassa (g)	capacidade de voo	forma da asa	escavar	rolar	força
<i>Canthidium aff. dispar</i>	diurno	paracoprídeo	fezes	0,010	4,48	2,7	0,2	0,3	2,1
<i>Canthidium aff. sulcatum</i>	diurno	paracoprídeo	generalista	0,014	3,2	2,5	0,2	0,2	1,6
<i>Canthidium aff. trinodosum</i>	diurno	paracoprídeo	fezes	0,012	3,6	2,7	0,2	0,2	1,7
<i>Canthidium sp.</i>	diurno	paracoprídeo	carne	0,020	4,2	2,6	0,3	0,2	2,3
<i>Canthon aff. mutabilis</i>	diurno	telecoprídeo	fezes	0,004	3,0	2,9	0,3	0,3	1,5
<i>Canthon angularis</i>	diurno	telecoprídeo	fezes	0,037	5,3	2,7	0,3	0,3	2,1
<i>Canthon lividus</i>	diurno	telecoprídeo	p_carne	0,029	4,0	2,7	0,2	0,3	2,0
<i>Canthon luctuosus</i>	nocturno	telecoprídeo	p_carne	0,014	4,4	2,4	0,2	0,3	1,8
<i>Canthon oliverioi</i>	diurno	telecoprídeo	fezes	0,010	4,2	2,9	0,2	0,3	1,7
<i>Canthon rutilans</i>	diurno	telecoprídeo	fezes	0,051	4,5	2,8	0,3	0,3	2,4
<i>Coprophanæus saphirinus</i>	diurno	paracoprídeo	fezes	0,342	8,7	2,5	0,3	0,2	5,4
<i>Deltochilum brasiliensis</i>	nocturno	telecoprídeo	fezes	0,045	12,8	2,6	0,3	0,5	5,2
<i>Deltochilum dentipes</i>	nocturno	telecoprídeo	fezes	0,654	15,9	2,8	0,2	0,5	6,1
<i>Deltochilum morbillosum</i>	nocturno	telecoprídeo	carne	0,078	6,2	2,8	0,2	0,3	2,7

<i>Deltochilum multicolor</i>	nocturno	telecoprídeo	p_fezes	0,147	7,0	2,7	0,2	0,4	3,6
<i>Deltochilum rubripenne</i>	diurno	telecoprídeo	generalista	0,096	7,1	2,7	0,3	0,4	3,3
<i>Dichotomius aff. acuticornis</i>	nocturno	paracoprídeo	fezes	0,103	8,5	2,8	0,2	0,2	3,5
<i>Dichotomius ascanius</i>	nocturno	paracoprídeo	generalista	0,067	8,7	2,5	0,2	0,2	3,2
<i>Dichotomius assifer</i>	nocturno	paracoprídeo	fezes	0,257	12,0	2,5	0,2	0,2	4,8
<i>Dichotomius fimbriatus</i>	nocturno	paracoprídeo	fezes	0,304	14,7	2,4	0,2	0,2	5,9
<i>Dichotomius fissus</i>	nocturno	paracoprídeo	fezes	0,284	12,4	2,6	0,2	0,2	5,3
<i>Dichotomius mormon</i>	nocturno	paracoprídeo	fezes	0,643	17,2	2,5	0,2	0,2	6,2
<i>Dichotomius opalescens</i>	nocturno	paracoprídeo	fezes	0,069	6,2	2,7	0,2	0,2	3,2
<i>Dichotomius sericeus</i>	nocturno	paracoprídeo	fezes	0,150	12,0	2,5	0,2	0,2	4,0
<i>Eurysternus cyanescens</i>	nocturno	endocoprídeo	generalista	0,045	4,5	3,0	0,2	0,3	1,7
<i>Eurysternus inflexus</i>	diurno	endocoprídeo	fezes	0,021	3,5	3,4	0,2	0,3	1,1
<i>Eurysternus parallelus</i>	diurno	endocoprídeo	fezes	0,056	3,7	3,4	0,2	0,3	1,4
<i>Homocopris</i> sp.	nocturno	paracoprídeo	fezes	0,179	8,0	2,5	0,2	0,2	3,7
<i>Onthophagus aff. hirculus</i>	nocturno	paracoprídeo	fezes	0,007	2,2	2,8	0,2	0,2	1,2
<i>Onthophagus catharinensis</i>	nocturno	paracoprídeo	fezes	0,045	3,2	2,9	0,2	0,2	1,2
<i>Onthophagus tristis</i>	nocturno	paracoprídeo	fezes	0,012	2,8	2,9	0,2	0,2	1,5
<i>Phanaeus splendidulus</i>	diurno	paracoprídeo	fezes	0,275	5,8	2,7	0,2	0,2	4,7

<i>Uroxys dilaticollis</i>	nocturno	paracoprídeo	fezes	0,024	6,3	2,7	0,3	0,3	2,3
<i>Uroxys</i> sp.1	nocturno	-	fezes	0,003	2,0	2,7	0,2	0,2	1,8
<i>Uroxys</i> sp.2	nocturno	-	fezes	0,002	1,9	2,7	0,3	0,3	2,8

.

