



LUIZ OTÁVIO CORTEZ

**PERDA E FRAGMENTAÇÃO DE HABITAT DA MATA
ATLÂNTICA: EFEITOS LOCAIS E DA PAISAGEM SOBRE A
COMUNIDADE DE ROLA-BOSTAS (*COLEOPTERA:*
SCARABAEINAE)**

**LAVRAS-MG
2021**

LUIZ OTÁVIO CORTEZ

**PERDA E FRAGMENTAÇÃO DE HABITAT DA MATA ATLÂNTICA: EFEITOS
LOCAIS E DA PAISAGEM SOBRE A COMUNIDADE DE ROLA-BOSTAS
(*COLEOPTERA: SCARABAEINAE*)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração ecologia e conservação de recursos em paisagens fragmentadas e agrossistemas, para a obtenção do título de Mestre.

Prof. Dr. Júlio Neil Cassa Louzada
Orientador

Dr. Cássio Alencar Nunes
Coorientador

**LAVRAS-MG
2021**

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Cortez, Luiz Otávio.

Perda e Fragmentação de habitat da Mata Atlântica: efeitos locais e da paisagem sobre a comunidade de rola-bostas (*Coleoptera: Scarabaeinae*) / Luiz Otávio Cortez. - 2021.
60 p.

Orientador(a): Júlio Neil Cassa Louzada.

Coorientador(a): Cássio Alencar Nunes.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Lavras, 2021.

Bibliografia.

1. Fragmentação florestal. 2. Besouros rola-bosta. 3. Mata Atlântica. I. Louzada, Júlio Neil Cassa. II. Nunes, Cássio Alencar. III. Título.

LUIZ OTÁVIO CORTEZ

**PERDA E FRAGMENTAÇÃO DE HABITAT DA MATA ATLÂNTICA: EFEITOS
LOCAIS E DA PAISAGEM SOBRE A COMUNIDADE DE ROLA-BOSTAS
(*COLEOPTERA: SCARABAEINAE*)**

**HABITAT LOSS AND FRAGMENTATION OF ATLANTIC FOREST: LOCAL
AND LANDSCAPE EFFECTS ON THE COMMUNITY OF DUNG BEETLES
(*COLEOPTERA: SCARABAEINAE*)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração ecologia e conservação de recursos em paisagens fragmentadas e agrossistemas, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADO em 30 de Junho de 2021
Dr. Marcelo Passamani – UFLA
Dr. Pedro Giovani da Silva - UFMG

Prof. Dr. Júlio Neil Cassa Louzada
Orientador

Dr. Cássio Alencar Nunes
Coorientador

**LAVRAS-MG
2021**

AGRADECIMENTOS

Este trabalho representa a conclusão de uma importante fase de minha vida. Foi nesse período de mestrado que me deparei com grandes desafios e, possivelmente, foi o período em que mais aprendi. Um crescimento não só acadêmico e técnico, mas também um importante crescimento pessoal.

Devo esses agradecimentos, principalmente às minhas famílias. Famílias. No plural mesmo. Primeiro, à família de sangue, minha mãe Rita e meu pai Márcio que nunca deixaram de apoiar minhas decisões e por todo o carinho e segurança que transmitiram a mim, mesmo à distância. Devo esses agradecimentos também à família que tive a oportunidade de escolher, meus amigos da república, que sempre estiveram presentes quando precisei conversar, desabafar ou relaxar. Por último, mas de forma alguma menos importante, à minha companheira, Pollyana, que esteve ao meu lado o tempo todo durante os altos e baixos da vida de um estudante de pós-graduação, e sua família (que também considero como minha), Cristina, Valmir e Juan, com quem convivi muito durante esses últimos anos e também tiveram grande importância nesse processo.

Devo sinceros agradecimentos aos meus colegas “rola-bosteiros” e todos os demais colegas da Ecologia, pude aprender muito nesse período durante as disciplinas e as conversas nos corredores, pelo menos até a pandemia, na qual vivemos até hoje, impossibilitar essa experiência.

Ao meu orientador, Dr. Júlio Louzada, que me recebeu de braços abertos ainda durante a graduação. Agradeço, profundamente, pela confiança e pela oportunidade de realizar esse projeto. Agradeço ainda pelas importantes contribuições para meu trabalho e pela autonomia que me foi conferida.

Agradeço à equipe que esteve comigo em campo e que foi fundamental para que eu chegasse até aqui e, também, a todos os integrantes do projeto que contribuíram para o andamento da pesquisa. Agradeço, especialmente ao Dr. Cássio Alencar Nunes, outro colega “rola-bosteiro”, que coordenou o projeto e me coorientou nesse grande processo de aprendizado durante o mestrado.

Agradeço a todo o corpo docente do Departamento de Ecologia e Conservação, estar entre pessoas tão brilhantes contribuiu muito para o meu crescimento intelectual e profissional. Também devo meus agradecimentos à Ellen, da secretaria do departamento, por toda ajuda e apoio que dá a todos os estudantes sempre que precisamos.

Agradeço à Universidade Federal de Lavras e ao Departamento de Ecologia e Conservação, pela oportunidade de me formar em uma instituição pública em um programa de qualidade indiscutível de forma gratuita.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científica e Tecnológico (CNPq), pelo financiamento do projeto e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo financiamento de meus estudos.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001

“Há todo um velho mundo ainda por destruir e todo um novo mundo a construir. Mas nós conseguiremos, jovens amigos, não é verdade?” (Rosa Luxemburgo)

RESUMO

As atividades antrópicas representam um grande risco para a biodiversidade mundial. A perda e fragmentação de habitats têm representado grande parte dos impactos causados pela atividade humana às comunidades biológicas. A Mata Atlântica é um bioma que sofreu historicamente com a ocupação humana e o consequente processo de fragmentação, tendo sua cobertura vegetal substituída por pastagens, cultivos agrícolas, cidades e estradas. Esse contexto nos fornece condições para compreender como as comunidades respondem à perda e fragmentação de habitats florestais. Por esse motivo, este trabalho foi realizado com o objetivo de investigar as respostas da comunidade de besouros rola-bosta à variação de condições locais e da paisagem em um contexto de fragmentação de florestal. Os besouros rola-bosta apresentam grande sensibilidade a variações ambientais, além de possibilitarem uma amostragem rápida e de baixo custo. Por isso, representam um importante grupo focal para estudos que buscam avaliar os impactos de atividades antrópicas. Nesse sentido, nós amostramos as comunidades de besouros rola-bosta em 30 paisagens no domínio da Mata Atlântica por meio de armadilhas de queda iscadas com uma mistura de fezes de porco e humanas. Para cada paisagem foi calculada a proporção de cobertura florestal formando um gradiente de quantidade de habitat. Além disso, também foram medidas características do solo, da vegetação, microclimáticas e topográficas locais. Foi observado que a comunidade de besouros rola-bosta respondeu principalmente às características locais de cada paisagem. Além disso, foi observado que ao separar a comunidade em grupos considerando seus traços funcionais, a resposta da comunidade foi determinada principalmente pela resposta dos besouros pequenos, enquanto os demais grupos não sofreram grande influência das variáveis medidas. Esses resultados demonstram a importância de considerar um amplo conjunto de características locais e da paisagem, além de ser necessária uma observação mais detalhada da comunidade de besouros, ao passo que foi demonstrado que escarabeíneos com diferentes traços funcionais apresentam diferentes respostas à perda e fragmentação florestal.

Palavras-chave: Fragmentação florestal, Besouros rola-bosta; Mata Atlântica

ABSTRACT

Anthropogenic activities represent a great risk to global biodiversity. The loss and fragmentation of habitats has represented a large part of the impacts caused by human activity on biological communities. The Atlantic Forest is a biome that has historically suffered from human occupation and the consequent fragmentation process, having its vegetation cover replaced by pastures, agricultural crops, cities, and roads. This context provides us conditions to understand the responses of communities to loss and fragmentation of forest habitats. For this reason, this work was carried out with the aim of investigating the responses of the community of dung beetles to the variation of local and landscape conditions in a context of forest fragmentation. Dung beetles are highly sensitive to environmental variations, in addition to enabling fast and low-cost sampling. Therefore, they represent an important focal group for studies that seek to assess the impacts of human activities. Regarding that, we sampled dung beetle communities in 30 landscapes in the Atlantic Forest domain through pitfalls baited with a mixture of pig and human feces. For each landscape, the proportion of forest cover was calculated, forming a gradient of habitat amount. In addition, local characteristics of soil, vegetation, microclimate, and topography were also measured. It was observed that the community of dung beetles responded mainly to the local characteristics of each sampling points. Furthermore, it was observed that when separating the community into groups considering its functional traits, the community response was mainly determined by the response of small beetles, while the other groups were not greatly influenced by the measured variables. These results demonstrate the importance of considering a wide range of local and landscape features, in addition to the need for a more detailed observation of the beetle community, while dung beetles with different functional traits have been shown to have different responses to forest loss and fragmentation.

Keywords: Forest fragmentation; Dung Beetles; Atlantic Forest

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE	10
1 INTRODUÇÃO GERAL	10
2 REFERENCIAL TEÓRICO	12
2.1 PERDA E FRAGMENTAÇÃO DE HABITAT	12
2.1.1 Perda de Habitat	12
2.1.2 Fragmentação <i>per se</i>	13
2.1.3 A matriz	15
2.1.4 Efeito de borda	16
2.1.5 Tamanho dos fragmentos	17
2.1.6 Forma dos fragmentos	17
2.1.7 Isolamento dos fragmentos	18
2.1.8 Hipótese da quantidade de habitat	18
2.2 MATA ATLÂNTICA	19
2.2.1 O contexto da fragmentação na Mata Atlântica	20
2.3 BESOUROS ROLA-BOSTA	20
REFERÊNCIAS	23
SEGUNDA PARTE	36
ARTIGO - BESOUROS PEQUENOS DETERMINAM A RESPOSTA DA COMUNIDADE DE ROLA-BOSTAS (COLEOPTERA: SCARABAEINAE) A EFEITOS LOCAIS EM PAISAGENS HIPERFRAGMENTADAS	36
1 INTRODUÇÃO	38
2 MATERIAL E MÉTODOS	40
2.1. <i>ÁREA DE ESTUDO E DESENHO AMOSTRAL</i>	40
2.2. <i>AMOSTRAGEM DE BESOUROS</i>	41
2.3. <i>AMOSTRAGEM DE VARIÁVEIS LOCAIS</i>	42
2.4. <i>ANÁLISE DE DADOS</i>	42
3 RESULTADOS	44
4 DISCUSSÃO	48
REFERÊNCIAS	52

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO GERAL

Já é bem estabelecido que a intensificação de atividades socioeconômicas e mudanças demográficas vêm pressionando o meio ambiente com a degradação de ecossistemas e substituição por habitats antrópicos, levando o planeta a uma ampla perda de sua biodiversidade (LAURANCE, 2006; CARDINALE *et al.*, 2012; EDELMAN *et al.*, 2014; NEWBOLD *et al.*, 2015). As pressões demográficas e a expansão da área de influência de sistemas antrópicos pressionam os ecossistemas que abrigam os maiores níveis de diversidade, impondo-lhes as maiores taxas de mudanças do uso do solo (HANSEN *et al.*, 2013). Atualmente, no Brasil, as altas taxas de desmatamento (legal e ilegal) que ameaçam, principalmente, a Floresta Amazônica e o Cerrado estão intimamente relacionadas com a expansão de atividades extrativistas como, por exemplo, a produção de soja, criação de gado, mineração e extração de madeira com incentivos advindos, principalmente, de forças originadas fora dos trópicos (STERN; COMMON; BARBIER, 1996; SVAMPA, 2019; RAJÃO *et al.*, 2020).

Dentre as consequências dessa pressão antrópica, a perda e degradação de habitats figuram entre os principais fatores responsáveis pela extinção de espécies e consequente perda de biodiversidade no planeta (KRAUSS *et al.*, 2010; MANTYKA-PRINGLE; MARTIN; RHODES, 2012). Já se sabe que o processo de fragmentação e mudança do uso do solo leva à perda de espécies, mudanças na composição e estrutura de comunidades e no funcionamento dos ecossistemas (DAVIS, 1996; LEIDNER; HADDAD; LOVEJOY, 2010; DIDHAM; GHAZOUL; FRANÇA *et al.*, 2016; FRANÇA; LOUZADA; BARLOW, 2018; FONTÚRBEL *et al.*, 2021). Adicionalmente, as maneiras como os diferentes aspectos do processo de fragmentação influenciam a biodiversidade são bem conhecidas (FAHRIG, 2003, 2017). Contudo, é difícil fazer generalizações sobre os efeitos da fragmentação, uma vez que observamos respostas variadas entre os táxons (LAURANCE *et al.*, 2002; LAURANCE, 2004; EWERS; DIDHAM, 2006; FISCHER; LINDENMAYER, 2007; LAURANCE, 2008) e até mesmo dentro de alguns desses táxons quando observamos seus grupos funcionais separadamente (CARVALHO *et al.*, 2020; SOUZA *et al.*, 2020). Além disso, em alguns casos, o processo de fragmentação está historicamente associado ao ecossistema. Assim, é possível encontrar paisagens formadas tanto por manchas de floresta primária quanto por

manchas de áreas em regeneração com históricos de degradação diferentes, nos oferecendo um contexto complexo em múltiplas escalas espaciais e temporais (CHAZDON, 2003; DENT; WRIGHT, 2009).

Apesar da quantidade de informações disponíveis, ainda é necessário compreender mais detalhadamente como as comunidades respondem ao processo de fragmentação e perda de habitat em florestas tropicais. Nesse sentido, a Mata Atlântica oferece um bom contexto para esse tipo de estudo, visto que, hoje, ela representa um dos grandes exemplos de paisagens fragmentadas do planeta. Com quase 90% de sua cobertura original tendo sido convertida e 80% dos fragmentos remanescentes com 50 hectares ou menos (RIBEIRO *et al.*, 2009; RIBEIRO *et al.*, 2011), a Mata Atlântica é um dos *hotspots* de biodiversidade com maiores índices de biodiversidade e endemismo do mundo (MYERS *et al.*, 2000). Diante desse panorama, torna-se possível encontrar paisagens formando um gradiente de condições que oferecem possibilidades para a compreensão dos processos ecológicos que regem a distribuição da biodiversidade.

Para a investigação dos efeitos do processo de fragmentação podemos utilizar diversas métricas descritoras, embora alguns aspectos desse processo tenham efeitos mais evidentes que outros (FAHRIG, 2003). Diante disso, é importante ter uma boa compreensão de como os fatores influenciam e quais deles oferecem maior poder de predição das variações das comunidades. Pensando nisso, Fahrig (2013) propôs a hipótese da Quantidade de habitat ao perceber a relação próxima dessa variável da paisagem com outras medidas de fragmentação. Alguns estudos têm corroborado essa hipótese (PARDINI *et al.*, 2010; SÁNCHEZ-DE-JESÚS *et al.*, 2015; CARVALHO-ROCHA; PERES; NECKEL-OLIVEIRA, 2020; RIOS *et al.*, 2021), embora ainda existam questionamentos ainda válidos (HANSKI, 2015; HADDAD *et al.*, 2017). Portanto, ainda é preciso investigar mais a fundo como as comunidades respondem à variação na quantidade de habitat, além de quais outras variáveis ambientais influenciam nesse processo, como forma de melhorar a condição de formular políticas públicas e antever impactos futuros da fragmentação florestal sobre a biodiversidade.

Os besouros da subfamília *Scarabaeinae* (*Coleoptera: Scarabaeidae*) são amplamente utilizados em estudos que investigam os efeitos do processo de fragmentação (ESTRADA *et al.*, 1998; ANDRESEN, 2003; FILGUEIRAS; IANNUZZI; LEAL, 2011; SOUZA *et al.*, 2020; TORPPA; WIRTA; HANSKI, 2020). Esse grupo reúne um conjunto de características que o posiciona como um bom bioindicador de degradação ambiental (HALLFETER; FAVILA, 1993; GARDNER *et al.*, 2008; SLADE; MANN; LEWIS, 2011) além de apresentar

grande importância para a manutenção e funcionamento de ecossistemas (NICHOLS *et al.*, 2008).

Essa dissertação representa uma contribuição para a compreensão dos efeitos da fragmentação em florestas tropicais, investigando as respostas da comunidade de escarabeíneos em 30 paisagens na Mata Atlântica da região sudeste brasileira. Na primeira parte, é feita uma síntese sobre a fragmentação de ecossistemas, o histórico de fragmentação da Mata Atlântica e os besouros rola-bosta. Na segunda parte, investiga-se como a comunidade de besouros rola-bosta varia em 30 paisagens, respondendo a um gradiente de quantidade de habitat da paisagem e a características ambientais locais presentes nos sítios amostrais.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 PERDA E FRAGMENTAÇÃO DE HABITAT

A fragmentação de habitat é geralmente caracterizada como o processo em que “uma grande extensão de habitat é transformada em muitos fragmentos menores de menor área total, isolados uns dos outros por uma matriz de habitats diferentes do original” (WILCOVE; MCLELLAN; DOBSON, 1986). Essa definição implica outros efeitos do processo de fragmentação no padrão dos habitats como (i) a redução na quantidade de habitat, (ii) aumento no número de fragmentos, (iii) redução do tamanho dos fragmentos e (iv) aumento no isolamento dos fragmentos (FAHRIG, 2003).

A fragmentação só ocorre após a remoção de parte do habitat. Por isso, podemos observar uma relação íntima entre o processo de fragmentação e a perda de habitat (DIDHAM; KAPOS; EWERS, 2012). Entretanto, Fahrig (2003) relata a importância de fazer uma distinção clara entre “perda de habitat” e “fragmentação”. A autora aponta que “perda de habitat” se trata da redução da área total daquele habitat, já a fragmentação *per se* (ou fragmentação *stricto sensu*) está relacionada com a divisão do habitat e dos efeitos decorrentes desse processo. Dessa forma, a fragmentação pode afetar a biodiversidade de diferentes formas dependendo dos efeitos levados em consideração.

2.1.1 Perda de Habitat

A causa mais óbvia da fragmentação é a remoção de áreas do habitat. Esse processo pode ocorrer de diversas formas, resultando em diferentes padrões espaciais. Se esses padrões variados afetam a biodiversidade de diversas formas, então não podemos medir a fragmentação de habitats apenas como a quantidade de habitat remanescente na paisagem, como observado em alguns estudos (e.g., ROBINSON *et al.* 1995; CARLSON; HARTMAN, 2001; VIRGÓS, 2001; BAILEY *et al.*, 2010; FILGUEIRAS; IANNUZZI; LEAL, 2011). De fato, o processo de fragmentação não causa apenas a redução na quantidade de habitat, mas também altera as propriedades do habitat remanescente ao diminuir e isolar cada vez mais os fragmentos restantes (VAN DEN BERG *et al.*, 2001).

A redução da quantidade de habitat tem uma forte relação negativa com a biodiversidade que pode ser observada das mais variadas formas. Esse efeito pode ser observado tanto sobre medidas diretas de diversidade, como a riqueza de espécies (STEFFAN-DEWENTER *et al.*, 2002; BAILEY *et al.*, 2010; SMITH; FAHRIG; FRANCIS, 2011; RODRÍGUEZ-LOINAZ; AMEZAGA; ONAINDIA, 2012; RIOS *et al.*, 2021), abundância e distribuição (GIBBS, 1998; GUTHERY *et al.*, 2001; BETTS *et al.*, 2006; SMITH *et al.*, 2009; BAILEY *et al.*, 2010), diversidade genética (GIBBS, 2001; JACKSON; FAHRIG, 2014; WAN; CUSHMAN; GANEY, 2018), como também sobre medidas indiretas de biodiversidade. Nesse sentido, foram observados efeitos negativos sobre a taxa de crescimento populacional (BASCOMPTE; POSSINGHAM; ROUGHGARDEN, 2002; DONOVAN; FLATHER, 2002), tamanho da cadeia trófica (KOMONEN *et al.*, 2000), interações interespecíficas (TAYLOR; MERRIAM, 1995), o número de espécies especialistas e de tamanho corporal grande (GIBBS; STANTON, 2001; COLLEVATTI *et al.*, 2020). Além de afetar também o sucesso reprodutivo e de dispersão das espécies (WITH; KING, 1999; KURKI *et al.*, 2000; BÉLISLE; DESROCHERS; FORTIN, 2001; HINAM; ST. CLAIR, 2008), a taxa de predação e parasitismo (BERGIN *et al.*, 2000; FREY *et al.*, 2018; WITH; PAVUK, 2019) e, por fim, aspectos comportamentais das espécies (MAHAN; YAHNER, 1999).

2.1.2 Fragmentação *per se*

Existem efeitos da fragmentação independentes da perda de habitat? Tais efeitos independentes são observados na diferença entre a configuração de habitats entre paisagens (MCGARICAL; CUSHMAN, 2002). Pesquisadores têm utilizado três diferentes tipos de

estudo para estimar as respostas ecológicas à fragmentação *per se*. Os estudos podem ser realizados utilizando paisagens experimentais com gradientes independentes de quantidade de habitat e de fragmentação (e.g., WITH *et al.*, 2002; WITH; PAVUK, 2012; MAY *et al.*, 2019; WITH; PAVUK, 2019; POLI; HIGHTOWER; FLETCHER, 2020) ou apenas com um gradiente de fragmentação mantendo constante a quantidade de habitat (e.g., WOLFF; SCHAUBER; EDGE, 1997; GOODWIN; FAHRIG, 2002; MELITO *et al.*, 2021); utilizando paisagens reais com a adoção de métodos estatísticos para controlar os efeitos da quantidade de habitat (e.g., HOVEL; LIPCIUS, 2001; SMITH; FAHRIG; FRANCIS, 2011; ROBERTSON *et al.*, 2013; DE CAMARGO *et al.*, 2018); ou utilizando a abordagem SLOSS (*single large or several small*) que compara a riqueza de espécies entre um conjunto de fragmentos pequenos e um fragmento único maior, com controle da quantidade de habitat. Evidências empíricas apontam que os efeitos da fragmentação *per se* sobre a biodiversidade são geralmente mais fracas que os efeitos da perda de habitat (FAHRIG, 2003; FAHRIG, 2013). Além disso, também sugerem que a fragmentação *per se* pode apresentar tanto efeitos positivos quanto negativos (FAHRIG, 2003), embora em um estudo mais recente tenha sido observado uma predominância de efeitos positivos da fragmentação *per se* sobre a biodiversidade (FAHRIG, 2017).

A constatação dos efeitos positivos tem surpreendido os pesquisadores, que encontram dificuldades para explicar seus resultados (FAHRIG, 2017). A partir disso emergiram diversas explicações para essa influência positiva da fragmentação *per se*. A mais comum sugere um aumento da conectividade funcional da paisagem decorrente da fragmentação (e.g., TISCHENDORF; FAHRIG, 2000; HEALEY; HOVEL, 2004; RADFORD; BENNETT; CHEERS, 2005; HOLZSCHUH; STEFFAN-DEWENTER; TSCHARNTKE, 2010; SAURA; BODIN; FORTIN., 2014). Além disso, também é sugerido que paisagens mais fragmentadas contêm uma maior diversidade de habitats (TSCHARNTKE *et al.*, 2002; HU *et al.*, 2012); que existe um efeito positivo do aumento da densidade de bordas na paisagem (e.g., KLINGBEIL; WILLIG, 2009; WALTER *et al.*, 2009; HENDEN *et al.*, 2011; MOORE; VAN NEIL; HARVEY, 2011) embora o efeito de borda também seja muito utilizado para explicar efeitos negativos da fragmentação; que a fragmentação do habitat estabiliza ou aumenta a persistência dos sistemas presa-predador e hospedeiro-parasitóide (e.g., ROLAND, 1993); que a fragmentação diminui a competição intra e interespecífica (e.g., HANSKI, 1987; COLLINS; BARRETT, 1997; WOLFF; SCHAUBER; EDGE, 1997; CALEY; BUCKLEY; JONES, 2001; DUFOUR *et al.*, 2006); que a fragmentação diminui o risco de extinção simultânea de

populações locais (e.g., DEN BOER, 1968; MARTÍNEZ-SANZ *et al.*, 2012); que a fragmentação aumenta a complementação da paisagem aumentando a acessibilidade das espécies a diferentes tipos de habitat (e.g., DUNNING; DANIELSON; PULLIAM, 1992; SLANCAROVA *et al.*, 2014); e, por fim, que a matriz em paisagens com muitos fragmentos pequenos ofereceria melhores condições para o movimento das espécies através da paisagem (e.g., FAHRIG *et al.*, 2011; CONCEPCIÓN *et al.*, 2012; LINDSAY *et al.*, 2013; FAHRIG *et al.*, 2015).

De fato, algumas explicações dadas aos efeitos positivos da fragmentação de habitat também podem ser utilizadas para explicar os efeitos negativos. Os efeitos negativos geralmente são explicados pelo aumento no número de fragmentos pequenos, o que remete à menor disponibilidade de habitat para as espécies e ao confinamento das espécies nesses habitats pequenos devido à sua incapacidade de atravessar a porção de não-habitat da paisagem (e.g., a matriz). A outra causa dos efeitos negativos seria o aumento da proporção de bordas dos habitats. Esse processo pode aumentar a mortalidade e reduzir a taxa de reprodução de uma população (FAHRIG, 2002).

2.1.3 A matriz

O processo de fragmentação acarreta uma série de mudanças estruturais que podem alterar profundamente a qualidade do habitat remanescente. A matriz consiste na unidade da paisagem que controla a dinâmica da paisagem (FORMAN, 1995). Ou seja, geralmente, essa unidade se caracteriza por dominar o recobrimento espacial da paisagem, ou por apresentar uma maior conexão de sua área. Metzger (2001) destaca uma segunda definição, que seria usada particularmente em estudos de paisagens fragmentadas. Nessa definição, a matriz é entendida como o conjunto de unidades de não-habitat para uma dada comunidade ou espécie estudada.

No contexto da Mata Atlântica, na maioria das vezes fragmentos florestais são circundados por um conjunto de ambientes antropizados (e.g., pastagens, monoculturas ou vegetação de crescimento secundário), constituindo a matriz de não-habitat. Essa matriz se caracteriza por apresentar baixa biomassa e complexidade estrutural (MURCIA, 1995). O desmatamento, um aspecto central no processo de conversão dos ambientes florestais, ao expor o solo, cria condições que favorecem a diminuição da profundidade do solo e o aumento do risco de erosão. Esse processo também modifica drasticamente as condições

microclimáticas das áreas que cercam os fragmentos, já que florestas tropicais intactas são sombreadas e úmidas, apresentam temperaturas estáveis, pouco vento e cobertura de dossel quase contínua (MURCIA, 1995; GASH; NOBRE, 1997; LAURANCE *et al.*, 2002, LAURANCE, 2004).

As características da matriz na Mata Atlântica e as atividades humanas nela presentes podem influenciar marcadamente o fluxo de nutrientes e materiais para o fragmento, além da persistência de espécies de plantas e animais (COLLINGE, 1996). O tipo da matriz também é capaz de determinar a susceptibilidade do fragmento à propagação de perturbações, como o fogo, acarretando a perda de área dos fragmentos após incêndios iniciados na matriz (LAURANCE, 2004; PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006). Entretanto, suas características também podem servir para atenuar as mudanças decorrentes do efeito de borda, como o crescimento de uma vegetação secundária, ou até mesmo o plantio de uma vegetação “tampão”, que pode funcionar para proteger o interior do fragmento (MESQUITA; DELAMÔNICA; LAURANCE, 1999; LAURANCE, 2004).

2.1.4 Efeito de borda

A borda de um fragmento seria a interface que o separa da matriz ao seu redor (LAURANCE, 2004). As florestas contínuas são ambientes mais intactos, já que apresentam um núcleo maior evitando o contato de boa parte de seu interior com a borda (LAURANCE; BIERREGAARD, 1997). A fragmentação promove um aumento na proporção de bordas do habitat remanescente em relação à sua área total devido à alta relação perímetro/área dos fragmentos, o que amplifica os impactos em muitos processos ecológicos dentro dos fragmentos (LAURANCE, 2004; PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006). O efeito de borda diz respeito a uma série de efeitos abióticos e bióticos que ocorrem nos limites dos fragmentos, e que se estendem para o interior a distâncias variadas (PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006).

Geralmente, o ambiente que corresponde à matriz é estruturalmente aberto e suas características físicas e hidrológicas diferem drasticamente das do fragmento florestal. A adjacência entre os dois tipos de ambientes acaba criando um gradiente de condições ambientais da borda para o interior do fragmento devido à exposição do fragmento a temperaturas elevadas e umidade reduzida, ventos quentes e secos e maior penetração da radiação solar provenientes da matriz (MURCIA, 1995; LAURANCE, 2004; PIRES;

FERNANDEZ; BARROS, 2006). Essa relação entre borda e fragmento pode ocasionar mudanças na estrutura da vegetação dos fragmentos devido ao aumento da velocidade em seus interiores provocando a queda de árvores e abertura de clareiras, ou à maior mortalidade de árvores das bordas do fragmento o que favorece a redução da cobertura de dossel. A maior penetração de luz promove o crescimento de uma vegetação característica de áreas perturbadas, como lianas, cipós e plantas de sucessão secundária nas bordas dos fragmentos. Por fim, a serrapilheira que se acumula na borda pode influenciar negativamente a germinação e a sobrevivência de sementes (MURCIA, 1995; LAURANCE, 2004; OLIFIERS; CERQUEIRA, 2006; PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006).

2.1.5 Tamanho dos fragmentos

A ideia de que o tamanho de um habitat está diretamente relacionado com sua capacidade de sustentar comunidades mais diversas e populosas são aplicações da Teoria de Biogeografia de Ilhas (MACARTHUR; WILSON, 1967). Esse conceito foi adaptado para o uso na ecologia de paisagens, que oferece um contexto semelhante ao de um conjunto de ilhas, porém com características próprias (METZGER, 2001). O tamanho dos fragmentos é um fator que impacta diretamente os processos ecológicos que ocorrem dentro desses fragmentos. Esses efeitos ocorrem, principalmente, devido ao aumento da proporção de bordas em relação a área total de fragmentos (COLLINGE, 1996) e obviamente, devido à redução da disponibilidade de áreas de habitat para as espécies, de forma que fragmentos menores apresentam menos espécies em relação aos maiores (MACARTHUR; WILSON, 1967; DEBINSKI; HOLT, 2000;). Além disso, o conjunto de espécies presentes nos fragmentos menores, muitas vezes, representa um subconjunto das espécies presentes em fragmentos maiores (KOLOZVARY; SWIHART, 1999; VALLAN, 2000; GANZHORN; EISENBEIß, 2001). Fahrig (2003) percebeu que, apesar dos efeitos evidentes do tamanho do fragmento, não podemos ignorar a relação potencial dessa medida com efeitos em escala de paisagem, já que a presença de fragmentos grandes em uma paisagem significa também uma maior quantidade de habitat na escala de paisagem (MCCOY; MUSHINKY, 1999; FERNANDEZ-JURICIC, 2000).

2.1.6 Forma dos fragmentos

Há uma relação intrínseca entre a complexidade da forma de um fragmento e o efeito de borda, já que o formato da mancha é capaz de determinar a sua densidade de borda e consequentemente as condições internas do habitat remanescente (COLLINGE, 1996; EWERS; DIDHAM, 2006). Fragmentos com formas irregulares apresentam maior proporção de borda em relação à sua área, acentuando a extensão de seus efeitos. Por exemplo, um fragmento com formato circular com tamanho de 100 ha apresenta menor relação perímetro/área e proporcionalmente maior similaridade de suas condições internas em relação a um ambiente florestal intacto do que um fragmento retangular de mesma área (COLLINGE, 1996).

2.1.7 Isolamento dos fragmentos

O isolamento de fragmentos é quase universalmente compreendido como um aspecto da configuração do habitat. Quando uma paisagem é muito fragmentada, os habitats remanescentes ficam isolados uns dos outros por uma matriz de não-habitat. Assim, é maior o grau de isolamento quanto menor for a quantidade e o tamanho dos fragmentos restantes na paisagem (COLLINGE, 1996; EWERS; DIDHAM, 2006). Dessa forma, o isolamento seria uma medida da falta de habitats na paisagem que cerca o fragmento. Bender *et al.* (2003) notou que as métricas usadas para medir o isolamento dos fragmentos estavam negativamente correlacionadas com a quantidade de habitat da paisagem em questão. As medidas de isolamento mais usadas, como a distância para o “fragmento-vizinho” mais próximo (e.g., DELIN; ANDRÉN, 1999; HAIG; MATTHES; LARSON, 2000; BAILEY *et al.*, 2010) ou o inverso da quantidade de habitat no entorno do fragmento (e.g., KINNUNEN *et al.*, 1996; MIYASHITA; SHINKAI; CHIDA, 1998; MAGURA; KOEDOEBOEZ; TOTHMERESZ, 2001) são, de alguma forma, medidas indiretas da quantidade de habitat da paisagem estudada (FAHRIG, 2003).

No mesmo sentido, estudos mostraram efeitos negativos do isolamento de fragmentos sobre a riqueza de espécies ou sua presença/ausência nos fragmentos (MCCOY; MUSHINKY, 1999; RUKKE, 2000; VIRGÓS, 2001) reforçando o forte efeito negativo da perda de habitat em paisagens sobre a biodiversidade.

2.1.8 Hipótese da quantidade de habitat

Desde a proposição da Teoria de Biogeografia de Ilhas (MACATHUR; WILSON, 1967) se tornou central, na biologia da conservação, a ideia de que as manchas de habitat em ecossistemas são análogas a ilhas. O tamanho e o isolamento do fragmento se tornaram os principais determinantes da riqueza e abundância de espécies nas manchas de habitat. A partir disso, cada fragmento passou a ser considerado a unidade espacial natural para a avaliação da riqueza, abundância e ocorrência de espécies em estudos de fragmentação. Entretanto, essa visão foi questionada por Fahrig (2013) que propôs a Hipótese da Quantidade de Habitat. Com essa hipótese, a autora aponta que o tamanho e isolamento dos fragmentos acabam tendo seus efeitos sobre as comunidades confundidos com o efeito da quantidade de habitat presente em escala de paisagem. Melhor dizendo, a hipótese substitui duas variáveis preditoras (tamanho e isolamento da mancha) por uma variável única: a quantidade de habitat na paisagem.

Estudos feitos em com grupos taxonômicos variados em diversos contextos de paisagem têm corroborado a Hipótese da Quantidade de Habitat (PARDINI *et al.*, 2010; SÁNCHEZ-DE-JESÚS *et al.*, 2015; CARVALHO-ROCHA; PERES; NECKEL-OLIVEIRA, 2020; RIOS *et al.*, 2021). Além disso, têm sido observadas quantidades críticas de habitat, chamadas de limiares de extinção, nas quais ocorre um declínio abrupto da riqueza de espécies, (FAHRIG, 2002; RIGUEIRA; DA ROCHA; MARIANO-NETO, 2013; PINTO LEITE; MARIANO-NETO; BERNARDO DA ROCHA, 2018). Ainda assim, alguns questionamentos acerca da hipótese foram levantados, por exemplo, em relação a ela ser aplicada a comunidades, não considerando as características e requisitos de habitat das espécies (HANSKI, 2015).

2.2 MATA ATLÂNTICA

A floresta Atlântica dispõe de altas taxas de biodiversidade (de 1% a 8% de todas as espécies do mundo) apresentando um elevado grau de endemismo. Devido à sua diversidade biológica e a crescente ameaça à essa biodiversidade a Mata Atlântica é reconhecida como um *hotspot* mundial para a conservação da biodiversidade (MYERS *et al.*, 2000). Originalmente, esse bioma correspondia a uma das maiores florestas tropicais das américas, apresentando 150 milhões de hectares de vegetação ao longo de um amplo gradiente latitudinal. Contudo, foi o primeiro bioma brasileiro a ser afetado com altas taxas de perda de habitat e fragmentação nos últimos séculos (TABARELLI *et al.*, 2010). O resultado disso: paisagens altamente

antropizadas resultantes do desmatamento de quase 90% de sua cobertura original e uma porcentagem de 80% dos fragmentos remanescentes com 50 hectares ou menos (RIBEIRO *et al.*, 2009; RIBEIRO *et al.*, 2011).

2.2.1 O contexto da fragmentação na Mata Atlântica

Historicamente, o desmatamento da Mata Atlântica se deu em um contexto de exploração econômica e expansão extrativista nas regiões de abrangência do bioma. Do século XVI ao século XXI as áreas de floresta nativa da região sofreram com a exploração do pau-brasil (*Paubrasilia echinata*), a introdução das monoculturas de cana-de-açúcar, café e *Eucalyptus*, a introdução de pastagens para a expansão da pecuária e a crescente urbanização devido à alta concentração da população ao longo do bioma (DEAN, 1997).

O longo processo histórico de ocupação e antropização da Mata Atlântica promoveu um contexto especial atualmente. Os processos de perda e fragmentação coexistem com processos de regeneração e restauração dos habitats florestais, o que torna os padrões gerais observados em paisagens para os efeitos da perda e fragmentação de habitat mais difíceis de serem detectados. Por ser altamente ameaçada, a Mata Atlântica é o bioma brasileiro com as maiores quantidades de iniciativas e estudos de restauração (GUERRA *et al.*, 2020). Dessa forma, florestas secundárias, frequentemente, representam grande parte da vegetação natural em paisagens tropicais antropizadas (CHAZDON *et al.*, 2009; GARDNER *et al.*, 2009).

Neste tipo de sistemas, encontramos tanto áreas de floresta primária, mesmo que poucas (RIBEIRO *et al.*, 2009; RIBEIRO *et al.*, 2011), quanto áreas com diferentes históricos e em diferentes estágios de regeneração. Essas áreas de floresta secundária, muitas vezes ainda não são capazes de suportar a mesma biodiversidade e funções ecossistêmicas de áreas primárias (BIHN *et al.*, 2008; AUDINO; COMITA; LOUZADA, 2014) visto que pode ser necessário um longo processo de regeneração para que as áreas definitivamente recuperem sua biodiversidade e características estruturais (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001). Portanto, mesmo paisagens com características semelhantes de configuração e quantidade de habitat podem apresentar padrões variados de biodiversidade em múltiplas escalas temporais e espaciais (CHAZDON, 2003; DENT; WRIGHT, 2009).

2.3 BESOUROS ROLA-BOSTA

Os besouros da subfamília Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) são popularmente conhecidos como besouros rola-bosta devido ao seu hábito alimentar detritívoro (i.e., alimentam-se de fezes, carcaças e matéria orgânica em decomposição), além do hábito de fazer bolas de detritos e rolá-las a variadas distâncias da fonte (HALFFTER; MATTHEWS, 1966). Essa subfamília é composta por cerca de 6.000 espécies distribuídas mundialmente, sendo mais diversa nas regiões tropicais do planeta (HANSKI; CAMBEFORT, 1991). Na América do Sul, existem registros de mais de 1.250 espécies e, no Brasil, são encontradas cerca de 618 espécies, pertencentes a seis tribos, sendo elas Ateuchini, Deltochilini, Coprini, Dichotomiini Oniticellini, Onthophagini e Phanaeini (VAZ-DE-MELLO, 2000, 2011).

Os besouros rola-bosta apresentam diferentes comportamentos alimentares e de acordo com o tipo de recurso alimentar utilizado, podem ser classificados em guildas tróficas. A mais comum é a dos coprófagos, que se alimentam de fezes. Os que são classificados como necrófagos se alimentam de carcaça; os saprófagos, de material vegetal em decomposição; os carpófagos, de frutos em decomposição e os micetófagos, que se alimentam de fungos e bolores, além de outros tipos de hábitos alimentares (HALFFTER; MATTHEWS, 1966).

Eles também podem ser divididos de acordo com a forma como alocam o recurso, formando, então, grupos funcionais. Logo, os coprófagos podem ser divididos em três principais grupos: os Telecoprídeos (roladores), que rolam bolas de fezes para longe (5 a 8 m) da fonte de recurso original (HALFFTER; EDMONDS, 1982; LOUZADA, 2008); os Paracoprídeos (escavadores), que escavam túneis logo abaixo do depósito de fezes para o armazenamento de seu recurso para a reprodução e/ou alimentação (CAMBEFORT, 1991; ; SCHIFFLER, 2003; LOUZADA, 2008) e por fim, os Endocoprídeos (residentes) que vivem dentro ou logo abaixo dos recursos, sem transportá-los para outro local (HALFFTER; EDMONDS, 1982).

Graças a esse hábito alimentar e comportamental, os escarabeíneos desempenham uma série de importantes funções ecológicas (LOUZADA, 2008; NICHOLS *et al.*, 2008). Funções essas, que se tornam fundamentais para a manutenção dos ecossistemas, como a remoção de matéria orgânica em decomposição da superfície do solo, que acarreta a outras múltiplas consequências. A ciclagem e incorporação de nutrientes no solo, a aeração do solo e a dispersão secundária de sementes são capazes de potencializar o crescimento de plantas, a produtividade primária e a regeneração da vegetação local (ESTRADA; COATES-ESTRADA, 1991; VULINEC, 2002; ANDRESEN, 2003). Suas funções ecológicas podem também trazer benefícios às atividades humanas, sendo, dessa forma, denominadas como

serviços ecossistêmicos (DE GROOT; WILSON; BOUMANS, 2002). No caso dos escarabeíneos, seus serviços têm sido ligados principalmente à limpeza da pastagem, supressão de parasitas relacionados ao gado e prevenção da volatilização de nitrogênio (MIRANDA, 2006).

As comunidades de rola-bosta sofrem grande influência do tipo de vegetação da área, isso mostra uma grande especificidade dos besouros em relação a seus ambientes, sendo, a cobertura florestal, um dos principais fatores para os escarabeíneos dos trópicos (HALFFTER; MATTHEWS, 1966; HALFFTER; ARELLANO, 2002; ALMEIDA; LOUZADA, 2009). Pela sua alta sensibilidade à degradação ambiental, sua ampla distribuição e amostragem barata e rápida, os besouros rola-bosta são considerados ótimos bioindicadores de degradação ambiental (KLEIN, 1989; DAVIS *et al.*, 2001; MEDINA; ESCOBAR; KATTAN, 2002; GARDNER *et al.*, 2008; SLADE; MANN; LEWIS, 2011). Os bioindicadores são organismos ou comunidades nos quais as funções vitais estão intimamente relacionadas com fatores ambientais e podem ser utilizados para observar os efeitos de agentes estressantes, como poluentes e degradação da vegetação em ambientes naturais (MANNING; FEDER, 1980). Nesse caso, os besouros rola-bosta se tornam organismos fundamentais que possibilitam a compreensão de questões relacionadas à perda e fragmentação de habitats sobre a biodiversidade e o funcionamento dos ecossistemas.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, S. S. P.; LOUZADA, J. N. C. Estrutura da comunidade de Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) em fitofisionomias do Cerrado e sua importância para a conservação. **Neotropical Entomology**, v. 38, n. 1, p. 32-43, 2009.
- ANDRESEN, E. Effect of Forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. **Ecography**, v. 26, n. 1, p. 87-97, 2003.
- BAILEY, D.; SCHIMIDT-ENTLING, M. H.; EBERHART, P.; HERRMANN, J. D.; HOFER, G.; KORMANN, U.; HERZOG, F. Effects of habitat amount and isolation on biodiversity in fragmented traditional orchards. **Journal of Applied Ecology**, v. 47, p. 1003–1013, 2010.
- BASCOMPTE, J.; POSSINGHAM, H.; ROUGHGARDEN, J. Patchy populations in stochastic environments: critical number of patches for persistence. **The American Naturalist**, v. 159, n. 2, p. 128–37, 2002.
- BÉLISLE, M.; DESROCHERS, A.; FORTIN, M. J. Influence of forest cover on the movements of forest birds: a homing experiment. **Ecology**, v. 82, p.1893–904, 2001.
- BENDER, D. J.; TISCHENDORF, L.; FAHRIG, L. Evaluation of patch isolation metrics for predicting animal movement in binary landscapes. **Landscape Ecology**, v. 18, p. 17–39, 2003.
- BERGIN, T.M.; BEST, L.B.; FREEMARK, K.E.; KOEHLER, K.J. Effects of landscape structure on nest predation in roadsides of a midwestern agroecosystem: a multiscale analysis. **Landscape Ecology**, v. 15, p. 131–43, 2000.
- BETTS, M. G.; FORBES, G. J.; DIAMOND, A. W.; TAYLOR, P. D. Independent effects of fragmentation on songbirds in a forest mosaic: an organism-based approach. **Ecological Applications**, v. 16, p. 1076-1089, 2006.
- BIHN, J. H.; VERHAAGH, M.; BRÄNDLE, M.; BRANDL, R. Do secondary forests act as refuges for old growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic forest of Brazil. **Biological Conservation**, v. 141, p. 733–743, 2008.
- CALEY, M.J.; BUCKLEY, K.A.; JONES, G.P. Separating ecological effects of habitat fragmentation, degradation, and loss on coral commensals. **Ecology**, v. 82, p. 3435–3448, 2001.
- CAMBEFORT, Y. Biogeography and evolution. In: HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. (Ed.). **Dung beetle ecology**. Princeton: Princeton University, 1991. p. 51-67.
- CARDINALE, B.J.; DUFFY, J.E.; GONZALEZ, A.; HOOPER, D.U.; PERRINGS, C.; VENAIL, P. et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. **Nature**, v. 489, p. 59–67, 2012.

- CARLSON, A.; HARTMAN, G. Tropical Forest fragmentation and nest predation—an experimental study in an Eastern Arc montane forest, Tanzania. **Biodiversity Conservation**, v. 10, p. 1077–1085, 2001.
- CARVALHO, R. L.; ANDERSEN, A. N.; ANJOS, D. V.; PACHECO, R.; CHAGAS, L.; VASCONCELOS, H. L. Understanding what bioindicators are actually indicating: Linking disturbance responses to ecological traits of dung beetles and ants. **Ecological Indicators**, v. 108, 2020.
- CARVALHO-ROCHA, V.; PERES, C. A.; NECKEL-OLIVEIRA, S. Habitat amount and ambient temperature dictate patterns of anuran diversity along a subtropical elevational gradient. **Diversity and Distributions**, v. 27, p. 344–359, 2020.
- CHAZDON, R. L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 6, p. 51–71, 2003.
- CHAZDON, R. L.; HARVEY, C. A.; KOMAR, O.; GRIFFITH, D. M.; FERGUSON, B. G.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; MORALES, H.; NIGH, R.; SOTO-PINTO, L.; VAN BREUGEL, M.; PHILPOTT, S. M. Beyond reserves: a research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. **Biotropica**, v. 41, p. 142–153, 2009.
- COLLEVATTI, R. G.; DOS SANTOS, J. S.; ROSA, F. F.; AMARAL, T. S.; CHAVES, L. J.; RIBEIRO, M. C. Multi-Scale Landscape Influences on Genetic Diversity and Adaptive Traits in a Neotropical Savanna Tree. **Frontiers in Genetics**, v. 11, 2020.
- COLLINGE, S. K. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. **Landscape and Urban Planning**, v. 36, n. 1, p. 59–77, 1996.
- COLLINS, R. J.; BARRETT, G. W. Effects of habitat fragmentation on meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) population dynamics in experiment landscape patches. **Landscape Ecology**, v. 12, p. 63–76, 1997.
- CONCEPCIÓN, E. D.; DÍAZ, M.; KLEIJN, D.; BÁLDI, A.; BATÁRY, P. et al. Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management. **Journal of Applied Ecology**, v. 49, p. 695–705, 2012.
- DAVIS, A. J.; HOLLOWAY, J. D.; HUIJBREGTS, H.; KRIKKEN, J.; KIRK-SPRIGGS, A. H.; SUTTON, S. L. Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. **Journal of Applied Ecology**, v. 38, n. 3, p. 593–616, 2001.
- DEAN, W. **With Broadax and Firebrand: The destruction of the Brazilian Atlantic Forest**. California: University of California Press, 1997. p. 485
- DEBINSKI, D. M.; HOLT, R. D. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. **Conservation Biology**, v. 14, p.342–355, 2000.
- DELIN, A. E.; ANDRÉN, H. Effects of habitat fragmentation on Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in a forest landscape. **Landscape Ecology**, v. 14, p. 67–72, 1999.

- DENT, D. H.; WRIGHT, S. J. The future of tropical species in secondary forests: A quantitative review. **Biological Conservation**, v. 142, p. 2833-2843, 2009.
- DEN BOER, P. J. Spreading of risk and stabilization of animal numbers. **Acta Biotheoretica**, v. 18, p. 165–194, 1968.
- DE GROOT, R. S.; WILSON, M. A.; BOUMANS, R. M. J. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. **Ecological Economics**, v. 41, p. 393–408, 2002.
- DIDHAM, R. K. J.; GHAZOUL, N. E.; DAVIS, A. J. Insects in fragmented forests: a functional approach. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 11, n. 6, p. 255-260, 1996.
- DIDHAM, R. K.; KAPOV, V.; EWERS, R. M. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. **Oikos**, v. 121, p. 161–170, 2012.
- DONOVAN, T. M.; FLATHER, C. H. Relationships among North American songbird trends, habitat fragmentation, and landscape occupancy. **Ecological Applications**, v. 12, p. 364–374, 2002.
- DUFOUR, A.; GADALLAH, F.; WAGNER, H. H.; GUIBAN, A., BUTTLER, A. Plant species richness and environmental heterogeneity in a mountain landscape: effects of variability and spatial configuration. **Ecography**, v. 29, p. 573–584, 2006.
- DUNNING, J. B.; DANIELSON, B. J.; PULLIAM, H. R. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. **Oikos**, v. 10, p. 169–195, 1992.
- EDELMAN, A.; GELDING, A.; KONOVALOV, E.; MCCOMISKIE, R. et al. **State of the Tropics: 2014 Report** (James Cook Univ., Cairns, 2014).
- ESTRADA, A.; COATES-ESTRADA, R. Howling monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, v. 7, n. 4, p. 459-474, 1991.
- ESTRADA, A.; COATES-ESTRADA, R.; ANZURES, A.; CAMMARANO, P. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, v. 14, n. 4, p. 557-593, 1998.
- EWERS, R. M.; DIDHAM, R. K. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. **Biological Reviews**, v. 81, n. 4, p.117-142, 2006.
- FAHRIG L. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. **Ecological Applications**. v. 12, p. 346–353, 2002.
- FAHRIG L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, p. 487–515, 2003.
- FAHRIG L. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. **Journal of Biogeography**, v. 40, p. 1649–1663, 2013.

FAHRIG, L. Ecological Responses to Habitat Fragmentation per Se. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 48, p. 1–23, 2017.

FAHRIG, L.; BAUDRY, J.; BROTONS, L.; BUREL, F. G.; CRIST, T. O., et al. Functional heterogeneity and biodiversity in agricultural landscapes. **Ecology Letters**, v. 14, p. 101–112, 2011.

FAHRIG, L.; GIRARD, J.; DURO, D.; PASHER, J.; SMITH, A.; et al. Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 200, p. 219–234, 2015.

FERNANDEZ-JURICIC E. Forest fragmentation affects winter flock formation of an insectivorous guild. *Ardea*, v. 88, p. 235–241, 2000.

FILGUEIRAS, B. K. C.; IANNUZZI, L.; LEAL, I. R. Habitat fragmentation alters the structure of dung beetles communities in the Atlantic Forest. **Biological Conservation**, v. 144, n. 1, p. 362–369, 2011.

FINDLAY, C. S.; HOULAHAN, J. Anthropogenic correlates of species richness in southeastern Ontario wetlands. **Conservation Biology**, v. 11, p. 1000–1009, 1997.

FISCHER, J.; LINDENMAYER, D. B. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. **Global Ecology and Biogeography**, v. 16, n. 3, p. 265–280, 2007.

FONTÚRBEL, F. E.; ORELLANA, J. I.; RODRÍGUEZ-GÓMEZ, G. B.; TABILO, C. A.; CASTAÑO-VILLA, G. J. Habitat disturbance can alter forest understory bird activity patterns: A regional-scale assessment with camera-traps. **Forest Ecology and Management**, v. 479, 118618, 2021.

FORMAN, R. T. T. **Land mosaics: the ecology of landscapes and regions**. Cambridge University Press, Cambridge, 1995.

FRANÇA, F.; BARLOW, J.; ARAÚJO, B.; LOUZADA, J. Does selective logging stress tropical forest invertebrates? Using fat stores to examine sublethal responses in dung beetles. **Ecology and Evolution**, v. 6, p. 8526–8533, 2016.

FRANÇA, F.; LOUZADA, J.; BARLOW, J. Forest Ecology and Management Selective logging effects on ‘brown world’ faecal-detritus pathway in tropical forests: A case study from Amazonia using dung beetles. **Forest Ecology and Management**, v. 410, p. 136–143, 2018.

FREY, D.; VEGA, K.; ZELLWEGER, F.; GHAZOUL, J.; HANSEN, D.; MORETTI, M. Predation risk shaped by habitat and landscape complexity in urban environments. **Journal of Applied Ecology**, v. 55, p. 2343–2353, 2018.

GANZHORN, J. U.; EISENBEIß, B. The concept of nested species assemblages and its utility for understanding effects of habitat fragmentation. **Basic Applied Ecology**, v. 2, p. 87–95, 2001.

GARDNER, T. A.; BARLOW, J.; ARAUJO, I. S.; ÁVILA-PIRES, T. C.; BONALDO, A. B. et al. The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. **Ecology Letters**, v. 11, p. 139-150, 2008.

GARDNER, T. A.; BARLOW, J.; CHAZDON, R.; EWERS, R. M.; HARVEY, C. A.; PERES, C. A.; SODHI, N. S. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecology Letters**, v. 12, p. 561–582, 2009.

GASH, J. H. C.; NOBRE, C. A. Climatic effects of Amazonian deforestation: some results from ABRACOS. **Bulletin of the American Meteorological Society**, v. 78, n. 5, p. 823-830, 1997.

GIBBS, J. P. Distribution of woodland amphibians along a forest fragmentation gradient. **Landscape Ecology**, v. 13, p. 263–68, 1998.

GIBBS J. P. Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations. **Biological Conservation**, v. 100, p. 15–20, 2001.

GIBBS, J. P.; STANTON, E. J. Habitat fragmentation and arthropod community change: carrion beetles, phoretic mites, and flies. **Ecological Application**, v. 11, p. 79–85, 2001.

GOODWIN, B. J.; FAHRIG, L. How does landscape structure influence landscape connectivity? **Oikos**, v. 99, p. 552–570, 2002.

GUARIGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 148, p. 185–206, 2001.

GUERRA, A.; REIS, L. K.; BORGES, F. L. G.; OJEDA, P. T. A.; PINEDA, D. A. M.; MIRANDA, C. O.; MAIDANA, D. P. F. L.; SANTOS, T. M. R.; SHIBUYA, P. S.; MARQUES, M.; LAURANCE, C.M.; SUSAN G.W., GARCIA, L. C. Ecological restoration in Brazilian biomes: Identifying advances and gaps. **Forest Ecology and Management**, v. 458, 117802, 2020.

GURD, D. B.; NUDDS, T. D.; RIVARD, D. H. Conservation of mammals in Eastern North American wildlife reserves: How small is too small? **Conservation Biology**, v. 15, p. 1355–1363, 2001.

GUTHERY, F.S.; GREEN, M.C.; MASTERS, R.E.; DEMASO, S.J.; WILSON, H.M.; STEUBING, F.B. Land cover and bobwhite abundance on Oklahoma farms and ranches. **Journal of Wildlife Management**, v. 65, p. 838–849, 2001.

HADDAD, N. M.; GONZALEZ, A.; BRUDVIG, L. A.; BURT, M. A.; LEVEY, D. J.; DAMSCHEN, E. I. Experimental evidence does not support the Habitat Amount Hypothesis. **Ecography**, v. 40, p. 48–55, 2017.

HAIG, A. R.; MATTHES, U.; LARSON, D. W. Effects of natural habitat fragmentation on the species richness, diversity, and composition of cliff vegetation. **Canadian Journal of Botany**, v. 78, p. 786–797, 2000.

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

HALFFTER, G.; EDMONDS, W. D. **The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae)**. Cidade do Mexico: Instituto de Ecologia, 1982. 176 p.

HALFFTER, G.; FAVILA, M. E. The Scarabaeinae an Animal Group for Analysing, inventorying and Monitoring Biodiversity in Tropical Rainforest and Modified Landscapes. **Biology International**, v. 27, p. 15–21, 1993.

HALFFTER, G.; MATHEWS, E. G. The natural history of dung beetles of the subfamily scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). **Folia Entomologica Mexicana**, v. 12/14, p. 1 - 312, 1966.

HANSEN, M. C.; POTAPOV, P. V.; MOORE, R.; HANCHER, M.; TURUBANOVA, S. A.; TYUKAVINA, S.; . . . & TOWNSHEND, J.R.G. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. **Science**, v. 342, p. 850-853, 2013.

HANSKI I. Carrion fly community dynamics: patchiness, seasonality and coexistence. **Ecological Entomology**, v. 12, p. 257–266, 1987.

HANSKI, I. Habitat fragmentation and species richness. **Journal of Biogeography**, v. 42, p. 989–993, 2015.

HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. **Dung beetle ecology**. Princeton: Princeton University, 1991. 520 p.

HANSKI, I.; MOILANEN, A.; GYLLENBERG, M. Minimum viable metapopulation size. **American Naturalist**. v. 147, p. 527–41, 1996.

HARRISON, S.; BRUNA, E. Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? **Ecography**, v. 22, 225, 1999.

HEALEY, D.; HOVEL, K. A. Seagrass bed patchiness: effects on epifaunal communities in San Diego Bay, USA. **Journal Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 313, p.155–174, 2004.

HENDEN, J. A.; IMS, R. A.; YOCCOZ, N. G.; SØRENSEN, R.; KILLENGREEN, S. T. Population dynamics of tundra voles in relation to configuration of willow thickets in southern arctic tundra. **Polar Biology**, v. 34, p. 533–540, 2011.

HINAM, H. L.; ST. CLAIR, C. C. High levels of habitat loss and fragmentation limit reproductive success by reducing home range size and provisioning rates of Northern saw-whet owls. **Biological Conservation**, v. 141, p. 524 –535, 2008.

HOLZSCHUH, A.; STEFFAN-DEWENTER, I.; TSCHARNTKE, T. How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? **Journal of Animal Ecology**, v. 79, p. 491–500, 2010.

HOVEL, K. A.; LIPCIUS, R. N. Habitat fragmentation in a seagrass landscape: patch size and complexity control blue crab survival. **Ecology**, v. 82, p. 1814–1829, 2001.

HU, G.; WU, J.; FEELEY, K. J.; XU, G.; YU, M. The effects of landscape variables on the species-area relationship during late-stage habitat fragmentation. **PLoS ONE**, v. 7, e43894, 2012.

JACKSON, N. D.; FAHRIG, L. Landscape context affects genetic diversity at a much larger spatial extent than population abundance. **Ecology**, v. 95, p. 871-881, 2014.

KINNUNEN, H.; JARVELAINEN, K.; PAKKALA, T.; TIAINEN J. The effect of isolation on the occurrence of farmland carabids in a fragmented landscape. **Annales Zoologici Fennici**, v. 33, p. 165–171, 1996.

KLEIN, B. C. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. **Ecology**, v. 70, n. 6, p. 1715-1725, 1989.

KLINGBEIL, B. T.; WILLIG, M. R. Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. **Journal of Applied Ecology**, v. 46, p. 203–213, 2009.

KOLOZSVARY, M. B.; SWIHART, R. K. Habitat fragmentation and the distribution of amphibians: patch and landscape correlates in farmland. **Canadian Journal of Zoology**, v. 77, p. 1288–1299, 1999.

KOMONEN, A.; PENTTILAE, R.; LINDGREN, M.; HANSKI, I. Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. **Oikos**, v. 90, p. 119–126, 2000.

KRAUSS, J.; BOMMARCO, R.; GUARDIOLA, M.; HEIKKINEN, R. K.; HELM, A.; KUUSSAARI, M. et al. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. **Ecology Letters**, v. 13, p. 597–605, 2010.

KURKI, S.; NIKULA, A.; HELLE, P.; LINDEN, H. Landscape fragmentation and forest composition effects on grouse breeding success in boreal forests. **Ecology**, v. 81, p. 1985–1997, 2000.

LAURANCE, W. F. Forest-climate interactions in fragmented tropical landscapes. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, v. 359, n. 1443, p. 345-352, 2004.

LAURANCE, W. F. Have we overstated the tropical biodiversity crisis? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 22, n. 2, p. 65-70, 2006.

LAURANCE, W. F. Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. **Biological Conservation**, v. 141, n. 7, p. 1731-1744, 2008.

LAURANCE, W. F.; ALBERNAZ, A. K. M.; SCHROTH, G.; FEARNSIDE, P. M.; VENTINCINQUE, E.; DA COSTA, C. Predictors of deforestation in the Brazilian Amazon. **Journal of Biogeography**, v. 29, n. 5/6, p. 737-748, 2002.

- LAURANCE, W. F.; BIERREGAARD, R. O. **Tropical forests remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities.** Chicago: University of Chicago Press, 1997. p. 592
- LEIDNER, A. K.; HADDAD, N. M.; LOVEJOY, T. E. Does tropical forest fragmentation increase long-term variability of butterfly communities? **PLoS ONE**, v. 5, n. 3, p. 1-8, 2010.
- LEVINS, R.; CULVER, D. Regional coexistence of species and competition between rare species. **PNAS**, v. 68, p. 1246–1248, 1971.
- LINDSAY, K. E.; KIRK, D. A.; BERGIN, T. M.; BEST, L. B.; SIFNEOS, J. C.; SMITH, J. Farmland heterogeneity benefits birds in American Mid-west watersheds. **The American Midland Naturalist**, v. 170, p. 121–143, 2013.
- LOUZADA, J. N. C. Scarabaeidae (Coleoptera-Scarabaeidae) detritívoros em ecossistemas tropicais: diversidade e serviços ambientais. In: MOREIRA, F. M. S.; SIQUEIRA, J. O.; BRUSSAARD, L. (Ed.). **Biodiversidade dos solos em ecossistemas brasileiros.** Lavras: UFLA, p. 299-322. 2008
- MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The theory of island biogeography.** Princeton: Princeton University Press, 1967. 203 p.
- MCGARIGAL, K.; CUSHMAN, S.A. **Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects.** *Ecological Applications*. v. 12, p. 335–45, 2002.
- MAGURA, T.; KOEDOEBOECZ, V.; TOTHMERESZ, B. Effects of habitat fragmentation on carabids in forest patches. **Journal of Biogeography**, v. 28, p. 129–138, 2001.
- MAHAN, C. G.; YAHNER, R.H. Effects of forest fragmentation on behaviour patterns in the eastern chipmunk (*Tamias striatus*). **Canadian Journal of Zoology**, v. 77, p. 1991–1997, 1999.
- MANNING, W. J.; FEDER, W. A. **Biomonitoring air pollutants with plants.** New York: Applied Science, 1980. p. 234
- MANTYKA-PRINGLE, C. S.; MARTIN, T. G.; RHODES, J. R. Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: a systematic review and meta-analysis. **Global Change Biology**, v. 18, p. 1239–1252, 2012.
- MARTÍNEZ-SANZ, C.; CANZANO, C. S. S.; FERNÁNDEZ-ALÁEZ, M.; GARCÍA-CRIADO, F. Relative contribution of small mountain ponds to regional richness of littoral macroinvertebrates and the implications for conservation. **Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 22, p. 155–164, 2012.
- MAY, F.; ROSENBAUM, B.; SCHURR, F. M.; CHASE, J. M. The geometry of habitat fragmentation: Effects of species distribution patterns on extinction risk due to habitat conversion. **Ecology and Evolution**, v. 9, p. 2775-2790, 2019.

MCCOY, E.D.; MUSHINSKY, H.R. Habitat fragmentation and the abundances of vertebrates in the Florida scrub. **Ecology**, v. 80, p. 2526–2538, 1999.

MELITO, M.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; METZGER, J. P.; CAZETTA, E.; ROCHA-SANTOS, L.; MELO, F. P. L.; SANTOS, B. A.; MAGNAGO, L. F. S.; HERNÁNDEZ-RUEDAS, M. A.; FARIA, D.; OLIVEIRA, A. A. Landscape Forest loss decreases aboveground biomass of Neotropical forests patches in moderately disturbed regions. **Landscape Ecology**, v. 36, p. 439-453, 2021.

MCGARIGAL, K.; CUSHMAN, S. A. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. **Ecological Applications**, v. 12, p. 335–345, 2002.

MEDINA, C. A.; ESCOBAR, F.; KATTAN, G. H. Diversity and habitat use of dung beetles in a restored Andean landscape. **Biotropica**, v. 34, n. 1, p. 181-187, 2002.

MESQUITA, R. C. G.; DELAMÔNICA, P.; LAURANCE, W. F. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian Forest fragments. **Biological Conservation**, v. 91, p. 129–134, 1999.

METZGER, J. P. O que é ecologia de paisagens? **Biota Neotropica**, v. 1, p. 1–9, 2001.

MIRANDA, C. H. B. Contribución del escarabajo estercolero africano en la mejoría de la fertilidad del suelo, In: **Memórias do Primer Simposio Internacional de Geración de Valor en la Producción de Carne**. Universidade CES, Medellín, Colômbia, pp. 187–200, 2006.

MIYASHITA, T.; SHINKAI, A.; CHIDA, T. The effects of forest fragmentation on web spider communities in urban areas. **Biological Conservation**, v. 86, p. 357–364, 1998.

MOORE, C. H.; VAN NEIL, K.; HARVEY, E. S. The effect of landscape composition and configuration on the spatial distribution of temperate demersal fish. **Ecography**, v. 34, p. 425–435, 2011.

MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 10, n. 2, p. 58-62, 1995.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

NEWBOLD, T.; HUDSON, L.N.; HILL, S.L.L.; CONTU, S.; LYSENKO, I.; SENIOR, R.A. et al. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. **Nature**, v. 520, p. 45–50, 2015.

NICHOLS, E.; SPECTOR, S.; LOUZADA, J.; LARSEN, T.; AMEZQUITA, S.; FAVILA, M. E. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. **Biological Conservation**, v. 141, p. 1461–1474, 2008.

OLIFIERS, N.; CERQUEIRA, R. Fragmentação de habitat: Efeitos históricos e Ecológicos. In: ROCHA, C. F. D.; BERGALLO, H. G.; SLUYS, M. V.; ALVES, M. A. S. (Eds.). **Biologia da Conservação: Essências**. São Paulo: Rima Editora, 2006. p. 261-279.

- PARDINI, R.; BUENO, A. R.; GARDNER, T.; PRADO, P. I.; METZGER, J. P. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. **PLoS ONE**, v. 5, n. 10, p. e1366, 2010.
- PINTO LEITE, C. M.; MARIANO-NETO, E.; BERNARDO DA ROCHA, P. L. Biodiversity thresholds in invertebrate communities: The responses of dung beetle subgroups to forest loss. **PLoS ONE**, v. 13, p. 1–18, 2018.
- PIRES, M. A. S.; FERNANDEZ, F. A. S.; BARROS, C. S. Vivendo em um mundo em pedaços: efeitos da fragmentação florestal sobre comunidades e populações animais. In: ROCHA, C. F. D.; BERGALLO, H. G.; SLUYS, M. V.; ALVES, M. A. S. (Eds.). **Biologia da Conservação: Essências**. São Paulo: Rima Editora, 2006. p. 231-260.
- POLI, C.; HIGHTOWER, J.; FLETCHER JR., R. J. Validating network connectivity with observed movement in experimental landscapes undergoing habitat destruction. **Journal of Applied Ecology**, v. 57, p. 1426-1437, 2020.
- RADFORD, J. Q.; BENNETT, A. F.; CHEERS, G. J. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. **Biological Conservation**, v. 124, p. 317–337, 2005.
- RAJÃO, R.; SOARES-FILHO, B.; NUNES, F.; BÖRNER, J.; MACHADO, L.; ASSIS, D.; OLIVEIRA, A.; PINTO, L.; RIBEIRO, V.; RAUSCH, L.; GIBBS, H.; FIGUEIRA, D. The rotten apples of Brazil agribusiness. **Science**, v. 369(6501), 246 LP – 248., 2020.
- RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining Forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1141–1153, 2009.
- RIBEIRO, M. C.; MARTENSEN, A. C.; METZGER, J. P.; TABARELLI, M.; SCARANO, F.; FORTIN, M.J. The Brazilian Atlantic Forest: a shrinking biodiversity hotspot. In: Zachos F. E., Habel J. C. (ed) **Biodiversity hotspots**. Springer, Berlin, p. 405–434, 2011.
- RIGUEIRA, D. M. G.; DA ROCHA, P. L. B.; MARIANO-NETO, E. Forest cover, extinction thresholds and time lags in woody plants (Myrtaceae) in the Brazilian Atlantic Forest: Resources for conservation. **Biodiversity Conservation**, v. 22, p. 3141–3163, 2013.
- RIOS, E.; BENCHIMOL, M.; DODONOV, P.; DE VLEESCHOWER, K.; CAZETTA, E. Testing habitat amount hypothesis and fragmentation effects for medium- and large-sized mammals in a biodiversity hotspot. **Landscape Ecology**, v. 36, p. 1311–1323, 2021.
- ROBERTSON, O.; MARON, M.; BUCKLEY, Y.; MCALPINE, C. Incidence of competitors and landscape structure as predictors of woodland-dependent birds. **Landscape Ecology**, v. 28, p. 1975–1987, 2013.
- ROBINSON, S. K.; THOMPSON, F. R.; DONOVAN, T. M.; WHITEHEAD, D. R.; FAABORG, J. Regional Forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. **Science**, v. 267, p. 1987–1990, 1995.

RODRÍGUEZ-LOINAZ, G.; AMEZAGA, I.; ONAINDIA, M. Does forest fragmentation affect the same way all growthforms? **Journal of Environmental Management**, v. 94, p. 125–131, 2012.

ROLAND, J. Large-scale forest fragmentation increases the duration of tent caterpillar outbreak. **Oecologia**, v. 93, p. 25–30, 1993.

RUKKE, B. A. Effects of habitat fragmentation: increased isolation and reduced habitat size reduces the incidence of dead wood fungi beetles in a fragmented forest landscape. **Ecography**, v. 23, p. 492–502, 2000.

SÁNCHEZ-DE-JESÚS, H.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; ANDRESEN, E.; ESCOBAR, F. Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest. **Landscape Ecology**, v. 31, p. 843–854, 2015.

SAURA, S.; BODIN, O.; FORTIN, M. J. Steppingstones are crucial for species' long-distance dispersal and range expansion through habitat networks. **Journal of Applied Ecology**, v. 51, p. 171–182, 2014.

SCHIFFLER, G. **Fatores determinantes da riqueza local de espécies de Scarabaeidae (Insecta: Coleoptera) em fragmentos de Floresta Estacional Semidecídica**. 68 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2003.

SLADE, E. M.; MANN, D. J.; LEWIS, O. T. Biodiversity and ecosystem function of tropical forest dung beetles under contrasting logging regimes. **Biological Conservation**, v. 144, n. 1, p. 166-174, 2011.

SLANCAROVA, J.; BENES, J.; KRISTYNEK, M.; KEPKA, P.; KONVICKA, M. Does the surrounding landscape heterogeneity affect the butterflies of insular grassland reserves? A contrast between composition and configuration. **Journal of Insect Conservation**, v. 18, p. 1–12, 2014.

SMITH, A. C.; KOPER, N.; FRANCIS, M. C.; FAHRIG, L. Confronting collinearity: comparing methods for disentangling the effects of habitat loss and fragmentation. **Landscape Ecology**, v. 24, p. 1271-1285, 2009.

SMITH, A. C.; FAHRIG, L.; FRANCIS, C. M. Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. **Ecography**, v. 34, p. 103–113, 2011.

SOUZA, T. B.; FRANÇA, F. M.; BARLOW, J.; DODONOV, P.; SANTOS, J. S.; FARIA, D.; BAUMGARTEN, J. E. The relative influence of different landscape attributes on dung beetle communities in the Brazilian Atlantic forest. **Ecological Indicators**, v. 117, 2020.

STEFFAN-DEWENTER, I.; MÜNZENBERG, U.; BÜRGER, C.; THIES, C.; TSCHARNTKE, T. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. **Ecology**, v. 83, p. 1421–1432, 2002.

STERN, D. I.; COMMON, M. S.; BARBIER, E. B. Economic growth and environmental degradation: the environmental Kuznets curve and sustainable development. **World Development**, v. 24, p. 1151–1160, 1996.

SVAMPA, M. **As fronteiras do neoextrativismo na América Latina: conflitos socioambientais, giro ecoterritorial e novas dependências** / Maristela Svampa; tradução: Lígia Azevedo – São Paulo: Elefante, 2019. 192 p.

TABARELLI, M.; AGUIAR, A. V.; RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; PERES, C. A.; Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: lessons from aging human-modified landscapes. **Biological Conservation**, v. 143, p. 2328–2340, 2010.

TAYLOR, P. D., MERRIAM, G. Habitat fragmentation and parasitism of a forest damselfly. **Landscape Ecology**, v. 11, p. 181–189, 1995.

TISCHENDORF, L.; FAHRIG, L. How should we measure landscape connectivity? **Landscape Ecology**, v. 15, p. 633–641, 2000.

TORPPA, K. A.; WIRTA, H.; HANSKI, I. Unexpectedly diverse forest dung beetle communities in degraded rain forest landscapes in Madagascar. **Biotropica**, v. 52, p. 351–365, 2020.

TSCHARNTKE, T.; STEFFAN-DEWENTER, I.; KRUESS, A.; THIES, C. Contributions of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland–cropland landscapes. **Ecological Applications**, v. 12, p. 354–63, 2002.

VALLAN D. Influence of forest fragmentation on amphibian diversity in the nature reserve of Ambohitantely, highland Madagascar. **Biological Conservation**, v. 96, p. 31–43, 2000.

VAN DEN BERG, L. J. L.; BULLOCK, J. M.; CLARKE, R. T.; LANGSTON, R. H. W.; ROSE, R. J. Territory selection by the Dartford warbler (*Sylvia undata*) in Dorset, England: the role of vegetation type, habitat fragmentation and population size. **Biological Conservation**, v. 101, p. 217–228, 2001.

VAZ-DE-MELLO, F. Z. Estado atual de conhecimento dos Scarabaeidae S. str. (Coleoptera: Scarabaeoidea) do Brasil. In: MARTIN-PIERA, F.; MORRONE, J. J.; MELIC, A. (Ed.). **Proyecto iberoamericano de biogeografía y entomología sistemática**. Madrid: PRIBES, 2000. p. 183-195.

VAZ-DE-MELLO, F. Z. et al. A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). **Zootaxa**, v. 2854, p. 1-73, 2011.

VIRGÓS E. Role of isolation and habitat quality in shaping species abundance: a test with badgers (*Meles meles* L.) in a gradient of forest fragmentation. **Journal of Biogeography**, v. 28, p. 381–389, 2001.

VULINEC, K. Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. **Biotropica**, v. 34, n. 2, p. 297-309, 2002.

- WALTER, W. D.; VERCAUTEREN, K. C.; CAMPA, H.; CLARK, W. R.; FISCHER, J. W. *et al.* Regional assessment on influence of landscape configuration and connectivity on range size of white-tailed deer. **Landscape Ecology**, v. 24, p. 1405–1420, 2009.
- WILCOVE, D. S.; MCLELLAN, C. H.; DOBSON, A. P. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. In: Soulé, M. E. (Ed.) **Conservation Biology**, pp. 237–56, 1986 Sunderland, MA: Sinauer
- WITH, K. A., KING, A. W. Dispersal success on fractal landscapes: a consequence of lacunarity thresholds. **Landscape Ecology**, v. 14, p. 73–82, 1999.
- WITH, K. A., PAVUK, D. M. Habitat configuration matters when evaluating habitat-area effects on host–parasitoid interactions. **Ecosphere**, v. 10, 2019.
- WITH, K. A.; PAVUK, D. M.; WORCHUCK, J. L.; OATES, R. K.; FISHER, J. L. Threshold effects of landscape structure on biological control in agroecosystems. **Ecological Applications**, v. 12, p. 52–65, 2002.
- WAN, H. Y.; CUSHMAN, S. A.; GANEY, J. L. Habitat fragmentation reduces genetic diversity and connectivity of the Mexican Spotted Owl: A simulation study using empirical resistance models. **Genes**, v. 9, 403, 2018.
- WOLFF, J. O.; SCHAUBER, E. M.; EDGE, W. D. Effects of habitat loss and fragmentation on the behavior and demography of gray-tailed voles. **Conservation Biology**, v. 11, 1997.

SEGUNDA PARTE

Artigo

BESOUROS PEQUENOS DETERMINAM A RESPOSTA DA COMUNIDADE DE ROLA-BOSTAS (COLEOPTERA: SCARABAEINAE) A EFEITOS LOCAIS EM PAISAGENS HIPERFRAGMENTADAS

(Artigo redigido conforme normas do MANUAL DE NORMALIZAÇÃO E ESTRUTURA DE TRABALHOS ACADÊMICOS: TCCS, MONOGRAFIAS, DISSERTAÇÕES E TESES da Universidade Federal de Lavras - 3a edição revista, atualizada e ampliada)

Luiz Otávio Cortez¹, Cássio Alencar Nunes¹; Júlio Louzada¹

¹ Departamento de Ecologia e Conservação, Instituto de Ciências Naturais, Universidade Federal de Lavras, Campus Universitário, 37200-000, Lavras, Minas Gerais, Brasil

RESUMO

Mudanças no uso da terra induzidas pelo ser humano podem levar à transformação de extensas áreas de habitat contínuo em paisagens hiperfragmentadas. Estudos ecológicos têm proposto várias abordagens para entender como a fragmentação e a perda de habitat afetam a biodiversidade. Aqui, nos concentramos na hipótese de quantidade de habitat para avaliar os impactos do desmatamento nas comunidades de besouros rola-bosta (Coleoptera: Scarabaeinae) em uma floresta tropical. Testamos a influência da quantidade de habitat e de algumas características locais na abundância, riqueza e composição das espécies de besouros rola-bosta. Os espécimes foram coletados usando armadilhas de queda iscadas em 30 pontos de amostragem dentro de paisagens fragmentadas. Não encontramos evidências de influência da quantidade de habitat nas respostas dos escarabeíneos. A riqueza de espécies respondeu principalmente às características microclimáticas, topográficas e do solo e a abundância de espécies respondeu principalmente às características da vegetação e do solo. Nossos resultados destacam a importância de se considerar vários descritores de paisagem na avaliação dos impactos nas diferentes respostas dos rola-bostas. Além disso, fornecemos evidências da importância de características locais do habitat, reforçando a necessidade de considerar os requisitos de habitat das espécies em estudos ecológicos mesmo em estudos em escala de paisagem. Sugerimos que estudos futuros sobre os efeitos da perda e fragmentação do habitat na biodiversidade de besouros rola-bosta levem em consideração diversas métricas locais e de paisagens para avaliar os vários aspectos das comunidades de besouros rola-bosta.

Keywords: perda e fragmentação de habitat, Mata Atlântica, paisagem, quantidade de habitat, besouros rola-bosta

1 INTRODUÇÃO

Mudanças no uso do solo são uma das principais ameaças à biodiversidade global (NEWBOLD *et al.*, 2019). A perda e fragmentação do habitat são duas das principais consequências das mudanças no uso da terra em paisagens antropogênicas. Além da perda de habitat resultante da mudança no uso da terra, a fragmentação também modifica as propriedades do habitat remanescente (FAHRIG, 2003). Como consequência, a fragmentação resulta no aumento do número de fragmentos, além da redução de seu tamanho e aumento no isolamento. Apesar de ser um processo na escala local, a fragmentação só pode ser entendida dentro de um contexto de paisagem (DIDHAM, 2010).

Considerando estudos em escala de paisagem, Fahrig (2013) propôs a ‘Hipótese da Quantidade de Habitat’ que substitui o tamanho e o isolamento de manchas pela quantidade de habitat dentro de uma paisagem. Desde então, estudos têm corroborado a hipótese para diversos contextos de paisagem e grupos taxonômicos (SÁNCHEZ-DE-JESÚS *et al.*, 2015; CARVALHO-ROCHA; PERES; NECKEL-OLIVEIRA, 2020; RIOS *et al.*, 2021). Além disso, valores críticos de perda de habitat em que ocorre um declínio abrupto na riqueza de espécies (limiares de extinção) estão sendo observados (FAHRIG, 2002; RIGUEIRA; DA ROCHA; MARIANO-NETO, 2013; PINTO LEITE; MARIANO-NETO; BERNARDO DA ROCHA, 2018). No entanto, algumas questões surgiram em torno da hipótese da “quantidade de habitat”, por exemplo, em relação a ela ser aplicada para comunidades sem considerar as características de habitat e requisitos próprios de cada espécie (HANSKI, 2015).

Devido à alta sensibilidade dos besouros escarabeíneos (*Coleoptera: Scarabaeinae*) às mudanças do ecossistema e sua ampla distribuição e facilidade de amostragem, estes foram amplamente propostos como bioindicadores de baixo custo para estudos de perturbação de habitat (HALFFTER; FAVILA, 1993; GARDNER *et al.*, 2008; NICHOLS *et al.*, 2007). Mesmo pequenas mudanças na estrutura da floresta podem causar distúrbios nas comunidades de besouros rola-bosta (BICKNELL *et al.*, 2014; DA SILVA; HERNÁNDEZ, 2016). Especialmente nas bordas da floresta, tais mudanças podem alterar as condições microclimáticas (LAURANCE *et al.*, 2002; RIES *et al.*, 2004), influenciando diretamente a sobrevivência de adultos e larvas dos besouros (SOWIG, 1995).

A Mata Atlântica brasileira, um *hotspot* de biodiversidade que é um dos mais diversos ecossistemas do mundo (MYERS *et al.*, 2000), experimentou altas taxas de perda de habitat e fragmentação nos últimos séculos (TABARELLI *et al.*, 2010). Esse processo histórico levou à formação de paisagens hiperfragmentadas com apenas 11,7% de sua cobertura original e 80%

dos fragmentos remanescentes com 50 ha ou menos (RIBEIRO *et al.* 2009, RIBEIRO *et al.* 2011). Habitats altamente fragmentados resultaram em comunidades de besouros escarabeíneos empobrecidas, com distribuição alterada da abundância, além de apresentar redução no tamanho corporal médio dos indivíduos (NICHOLS *et al.*, 2007; FILGUEIRAS; IANNUZZI; LEAL, 2011). As preferências de habitat dos besouros rola-bosta também influenciam diretamente sua resposta à perda de cobertura florestal (PINTO LEITE; MARIANO-NETO; BERNARDO DA ROCHA, 2018). Além disso, mesmo áreas em regeneração mais antigas revelaram comunidades de besouros rola-bosta gravemente empobrecidas (AUDINO; LOUZADA; COMITA, 2014).

Embora o uso de escarabeíneos em estudos ecológicos seja amplamente difundido, as respostas observadas em estudos baseados em poucas características das comunidades (i.e., riqueza e abundância de espécies) podem levar a conclusões fracas sobre essas relações (LAWTON *et al.*, 2018). Nesse sentido, considerar a relação entre fatores ambientais e os traços ecológicos das espécies pode contribuir substancialmente para o poder preditivo dos estudos (NEILLY *et al.*, 2018; WONG; GUÉNARD; LEWIS, 2018). Em habitats abertos, por exemplo, já foram demonstradas as relações negativas entre a cobertura de gramíneas e a abundância de pequenos escarabeíneos rola-bosta (LOUZADA *et al.*, 2010; CARVALHO *et al.*, 2020) e a maior sensibilidade de grandes escarabeíneos escavadores à compactação do solo provocada pelo pisoteio do gado (JANKIELSOHN; SCHOLTZ; LOUW, 2001; NEGRO; ROLANDO; PALESTRINI, 2011). Contudo, ainda precisamos ampliar nossa compreensão dos efeitos da perda e fragmentação de habitats em florestas tropicais sobre os diferentes aspectos da comunidade de escarabeíneos (e.g., tamanho corporal) para melhorar o planejamento dos esforços de conservação dos ecossistemas.

Neste estudo, para compreender mais detalhadamente os efeitos da perda e fragmentação de habitat, avaliamos os efeitos e a influência relativa da quantidade de habitat e características microclimáticas, do solo e da vegetação nas respostas da comunidade de besouros rola-bosta da Mata Atlântica do sudeste brasileiro. Particularmente, testamos (1) se a quantidade de habitat florestal na paisagem influencia positivamente a abundância e a riqueza de toda a comunidade de besouros rola-bosta; (2) se a quantidade de habitat influencia positivamente a abundância e a riqueza de besouros grandes, médios e pequenos; (3) quais variáveis (quantidade de habitat, características locais e altitude) influenciam a riqueza e abundância geral dos besouros; (4) quais variáveis influenciam a riqueza e abundância de besouros grandes, médios e pequenos; (5) verificamos a influência relativa da quantidade de

habitat e variáveis locais na comunidade de besouros rola-bosta; e (6) quais variáveis influenciam a composição da comunidade de escarabeíneos.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1. ÁREA DE ESTUDO E DESENHO AMOSTRAL

Realizamos este estudo na região sul de Minas Gerais, Brasil, no período de 14 de Janeiro a 25 de Março de 2019. A vegetação nos locais de estudo é classificada como Floresta Tropical de Montana, Floresta Tropical Alto Montana e Floresta Estacional Semidecidual de Montana dentro do domínio da Mata Atlântica. Segundo a classificação de Köppen, o clima é em parte temperado úmido com inverno seco e verão quente (Cwa) e em parte temperado úmido com inverno seco e verão moderadamente quente (Cwb) (DE SÁ JÚNIOR *et al.*, 2012).

Selecionamos 30 locais de amostragem (Tabela 1) inseridos em paisagens com diferentes graus de cobertura florestal em um “buffer” de 1 km variando de 23% a 99% da cobertura florestal. Obtivemos os valores de quantidade de habitat utilizando mapas de ocorrência de vegetação natural fornecidos pela organização não-governamental SOS Mata Atlântica e pelo Instituto Nacional de Pesquisa Espacial (INPE), onde identificamos a quantidade de área classificada como “Floresta” dentro do “buffer” utilizando o software R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2020). A resolução das imagens utilizadas para mapeamento dos fragmentos florestais é de 30 m. Além da cobertura florestal também foi obtido o valor de elevação a partir das coordenadas de cada local de amostragem (Tabela 1) utilizando o software Google Earth Pro com imagens da Agência Espacial Francesa (CNES/Airbus) e da Companhia Maxar Technologies.

Tabela 1 – Tabela contendo as coordenadas e o valor de quantidade de habitat referentes a cada ponto de amostragem.

Ponto de amostragem	Latitude	Longitude	Quant. de habitat (%)
Lavras, MG	21° 13' 45" S	44° 58' 17" W	23
Piranguçu, MG	22° 31' 18" S	45° 28' 26" W	29
Madre de Deus de Minas, MG	21° 29' 17" S	44° 22' 34" W	31
Delfim Moreira, MG	22° 32' 59" S	45° 12' 53" W	36
Bocaina de Minas, MG	22° 13' 04" S	44° 32' 23" W	48
Luminárias, MG	21° 28' 59" S	44° 54' 21" W	48
Luminárias, MG_2	21° 32' 55" S	44° 49' 49" W	57
Lavras, MG_2	21° 19' 54" S	44° 59' 08" W	60

Bocaina de Minas, MG_2	22° 13' 15" S	44° 29' 01" W	61
Piranguçu, MG_2	22° 35' 03" S	45° 31' 57" W	62
Santa Rita do Sapucaí, MG	22° 11' 32" S	45° 41' 41" W	64
Ingaí, MG	21° 24' 26" S	44° 53' 32" W	66
Itajubá, MG	22° 27' 59" S	45° 26' 14" W	68
Piranguçu, MG_3	22° 33' 09" S	45° 32' 57" W	69
Piranguçu, MG_4	22° 36' 52" S	45° 32' 53" W	69
Itamonte, MG	22° 20' 35" S	44° 47' 06" W	70
Ibitipoca, MG	21° 42' 34" S	43° 53' 03" W	71
Santa Rita do Sapucaí, MG_2	22° 12' 09" S	45° 43' 45" W	73
Barbacena, MG	21° 14' 22" S	43° 45' 12" W	74
Delfim Moreira, MG_2	22° 32' 06" S	45° 14' 34" W	77
Conceição dos Ouros, MG	22° 28' 47" S	45° 44' 48" W	82
PARNA Itatiaia	22° 22' 08" S	44° 45' 48" W	92
Pouso Alegre, MG	22° 13' 20" S	45° 57' 59" W	95
PARNA Itatiaia_2	22° 21' 59" S	44° 44' 08" W	95
Minduri, MG	21° 37' 28" S	44° 33' 35" W	95
Pouso Alegre, MG_2	22° 13' 04" S	45° 59' 53" W	97
Chapada das Perdizes, MG	21° 36' 48" S	44° 35' 15" W	97
RPPN Alto Montana	22° 21' 34" S	44° 48' 21" W	97
Conceição dos Ouros, MG_2	22° 24' 50" S	45° 45' 55" W	99
PARNA Itatiaia_3	22° 26' 10" S	44° 36' 42" W	99

Fonte: Do autor (2021)

2.2. AMOSTRAGEM DE BESOUROS

Amostramos os besouros rola-bosta usando armadilhas de queda padronizadas com isca (15 cm de diâmetro, 9 cm de profundidade) enterradas rente ao solo e iscadas com 20 g de fezes de porco e humanas frescas misturadas na proporção de 3:1. Colocamos quatro armadilhas de queda a cada 20 m ao longo de um transecto linear o mais próximo possível do centro de cada um dos 30 “buffers” dos pontos de amostragem. Todas as armadilhas permaneceram em campo por 24 horas. Os espécimes capturados foram armazenados em álcool 70% e levados para laboratório onde foram secos em estufa a 60°C por 48 horas. Posteriormente, foram identificados ao nível de espécie utilizando uma chave de identificação para escarabeíneos neotropicais (VAZ-DE-MELLO *et al.*, 2011) e depois conferidos por um especialista no Laboratório de Scarabaeoidologia da Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT). Após a secagem de todos os espécimes, selecionamos até 30 indivíduos de cada espécie e pesamos para obter a biomassa média por espécie. Em seguida, calculamos a

biomassa média geral (0,1441g) e um intervalo de confiança de 95% (0,0001g a 1,4054g) com base na média para separar a comunidade em besouros pequenos ($x < 0,0001g$), médios ($0,0001g < x < 1,4054g$) e grandes ($x > 1,4054g$).

2.3. AMOSTRAGEM DE VARIÁVEIS LOCAIS

Medimos as variáveis locais dos fragmentos em cada uma das quatro armadilhas de cada transecto. O valor final das variáveis por fragmento foi obtido pela média do transecto. Para calcular a abertura do dossel, tiramos uma fotografia hemisférica a 1,5 m do solo em cada ponto do transecto com uma câmera digital Nikon D40, com lente de 8 mm (“fisheye”). Usamos o software Gap Light Analyzer (Frazer; Canham; Lertzman, 1999) para processar as fotografias do dossel. Para determinar a densidade do sub-bosque, tiramos fotos da estrutura da vegetação usando uma câmera digital Nikon D40 com lente de 52 mm e um pano preto (1 x 1 m) (NOBIS, 2005). O pano foi esticado rente ao solo em quatro posições diferentes para cada armadilha de queda e as fotografias foram tiradas com a câmera a 3 m de distância e a 1 m do nível do solo. Para a análise das imagens do sub-bosque, foi utilizado o software SIDELOOK (NOBIS, 2005), que calcula variáveis da vegetação na imagem como a densidade do sub-bosque e a dimensão fractal. Consideramos porcentagem de pixels brancos (relativos à vegetação) e pretos (referentes ao pano). A densidade de sub-bosque foi calculada usando a seguinte fórmula: $DV = Aq. (PP/PB) / Lq$. Onde, DV = densidade da vegetação; Aq = área do quadro (pano) = altura multiplicada pela largura do quadro; PP = pixels pretos; PB = pixels brancos e Lq = largura do quadro.

Nos mesmos locais foram coletados 30 cm² de serrapilheira e amostras de solo. A serrapilheira foi seca em estufa e pesada para obtenção de seu peso seco e o solo foi enviado ao Departamento de Ciências do Solo da Universidade Federal de Lavras (UFLA) para análise granulométrica afim de se obter a proporção de areia, silte e argila das amostras. Colocamos também um dispositivo “data logger” em cada transecto por 48 horas medindo a umidade local e a temperatura a cada 30 minutos para obter seus valores médios.

2.4. ANÁLISE DE DADOS

Para abordar nossa primeira e segunda questões e avaliar os efeitos da quantidade de habitat na abundância e riqueza de besouros rola-bosta, utilizamos Modelos Lineares Generalizados (GLM) para cada métrica de resposta usando o software R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2020). Para avaliar as respostas da riqueza geral e riqueza de besouros pequenos à quantidade de habitat das paisagens, usamos a distribuição gaussiana. Para a abundância e riqueza de escarabeíneos grandes e médios, usamos distribuição Poisson, sendo corrigida para sobredispersão, sempre verificando a normalidade da distribuição dos resíduos. Para verificar como as variáveis ambientais, a quantidade de habitat e a altitude influenciam a comunidade de escarabeíneos, construímos modelos completos, usando as mesmas distribuições citadas acima, adicionando as demais variáveis (altitude, abertura de dossel, densidade do sub-bosque, temperatura e umidade média, proporção de areia do solo e peso seco de serrapilheira) respeitando a ordem do maior para o menor valor de correlação de Spearman entre a variável candidata e a quantidade de habitat. Os resíduos de todos os modelos foram analisados para verificar a adequação dos modelos (CRAWLEY, 2013). Adotamos, então, uma abordagem teórica da informação baseada na seleção dos modelos mais parcimoniosos (BURNHAM; ANDERSON, 2002) após avaliarmos a colinearidade entre nossas variáveis preditoras usando o Variance Inflation Factor (VIF). Mantivemos todas as variáveis preditoras na análise, pois nenhuma delas atingiu $VIF > 4,12$ (KUTNER; NACHTSHEIM; NETER, 2004). Calculamos o critério de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc) ao usar a riqueza geral e a riqueza de escarabeíneos pequenos como métricas de resposta. No caso dos modelos baseados em abundância e para a riqueza de escarabeíneos grandes e médios, utilizamos o critério de informação Quasi-Akaike corrigido para pequenas amostras (QAICc). Do conjunto completo de modelos possíveis, selecionamos os modelos mais parcimoniosos ($\Delta(Q) AICc < 2$, quando comparado ao melhor modelo). Como os melhores modelos obtidos apresentaram um baixo valor de suporte ($w_i < 0,9$), conclusões baseadas nesses modelos podem não capturar todo o poder de predição das variáveis (BURNHAM; ANDERSON, 2002), por isso, implementamos um procedimento de cálculo da média dos modelos para obtermos inferências de melhor qualidade (BURNHAM; ANDERSON, 2002). Utilizamos os coeficientes padronizados para comparar o tamanho do efeito de cada variável candidata e obtivemos sua contribuição individual pela soma dos valores de w_i de todos os modelos que incluíram a variável (BURNHAM; ANDERSON, 2002). Usamos o pacote “MuMIN” no software R para conduzir a seleção dos modelos e o subsequente cálculo da média do modelo (BARTON, 2020).

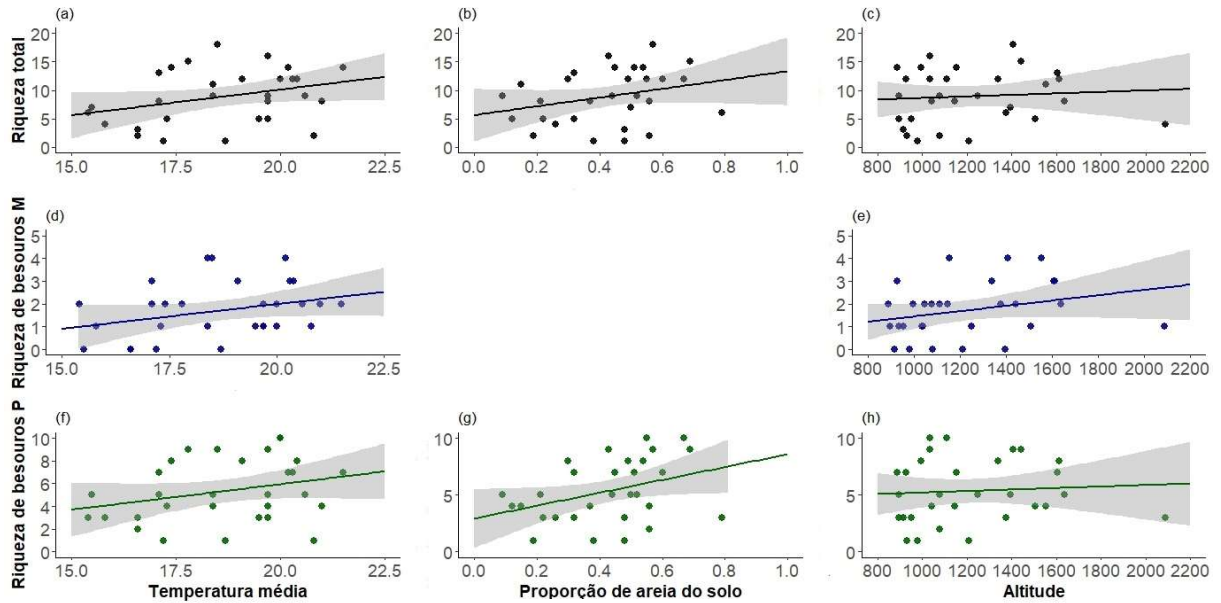
Para avaliar a influência da quantidade de habitat e das variáveis locais na composição de espécies de escarabeíneos construímos modelos lineares baseados em uma matriz de abundância (DistLM), utilizando uma matriz de espécies baseada no índice de dissimilaridade de Bray-Curtis. Usamos “AICc” como critério de seleção e o procedimento de seleção “Best” para todos os modelos possíveis (BURNHAM; ANDERSON, 2004). Testes marginais foram realizados para avaliar a relação da composição de espécies e cada variável preditora e os resultados comparados com o modelo de “melhor solução” derivado de testes condicionais. Os valores de “p” foram gerados por permutação (n = 999). Conduzimos a análise DistLM no Primer V.6 com PERMANOVA (CLARKE; GORLEY, 2015).

3 RESULTADOS

Foram amostrados um total de 1495 indivíduos de besouros rola-bosta, totalizando 50 espécies diferentes distribuídas entre as 30 paisagens selecionadas. O gênero com mais espécies foi *Dichotomius* com dez espécies e a espécie mais comum foi *Canthidium* sp.2, que ocorreu em 21 fragmentos. Dentre os diferentes tamanhos de besouros, os de pequeno porte foram os mais abundantes (68% indivíduos) e os mais diversos (60% espécies). Os escarabeíneos de grande e médio porte apresentaram a mesma riqueza de espécies, com dez espécies cada (20%), e representaram, respectivamente, 14% e 18% dos indivíduos.

Não houve efeitos da quantidade de habitat em qualquer métrica de resposta estudada da comunidade de escarabeíneos. Quando consideramos um conjunto completo de variáveis, descobrimos que altitude, temperatura média e proporção de areia do solo foram as variáveis mais importantes para a riqueza total (Tabela 2), todas elas sendo positivamente correlacionadas com esta métrica de resposta (Figura 1). Quando avaliamos a riqueza de besouros rola-bosta grandes, médios e pequenos separadamente, não encontramos influência de nenhuma variável na riqueza dos besouros grandes. Contudo, houve influências positivas da altitude e da temperatura média na riqueza dos médios (Figura 1), e similarmente à riqueza total, influências positivas da altitude, temperatura média e proporção de areia do solo na riqueza dos pequenos (Tabela 2, Figura 1).

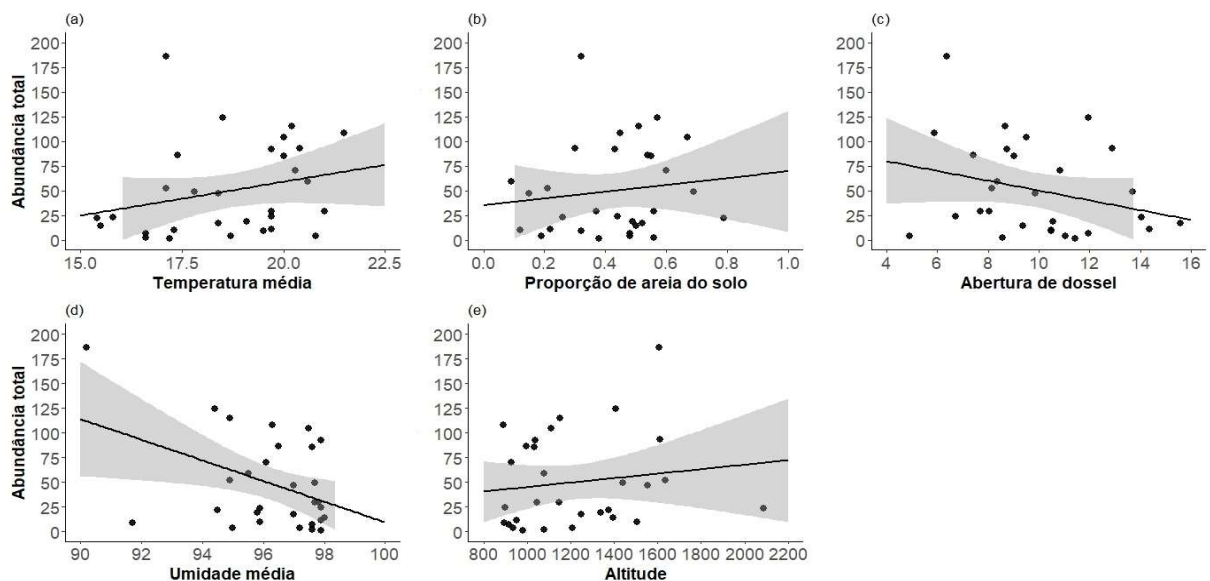
Figura 1 – Efeitos da temperatura média, proporção de areia do solo e altitude sobre os diferentes atributos da riqueza de besouros rola-bosta: em preto, (a), (b) e (c) Riqueza total; em azul, (d) e (e) Riqueza de besouros médios; em verde, (f), (g), (h) Riqueza de besouros pequenos.



Fonte: Do autor (2021)

Para a abundância geral, as variáveis mais importantes foram a abertura de dossel, proporção de areia do solo, umidade média, temperatura média e altitude com uma relação positiva da altitude, temperatura média e proporção de areia do solo e uma relação negativa da abertura do dossel e umidade média com a abundância total (Tabela 2, Figura 2).

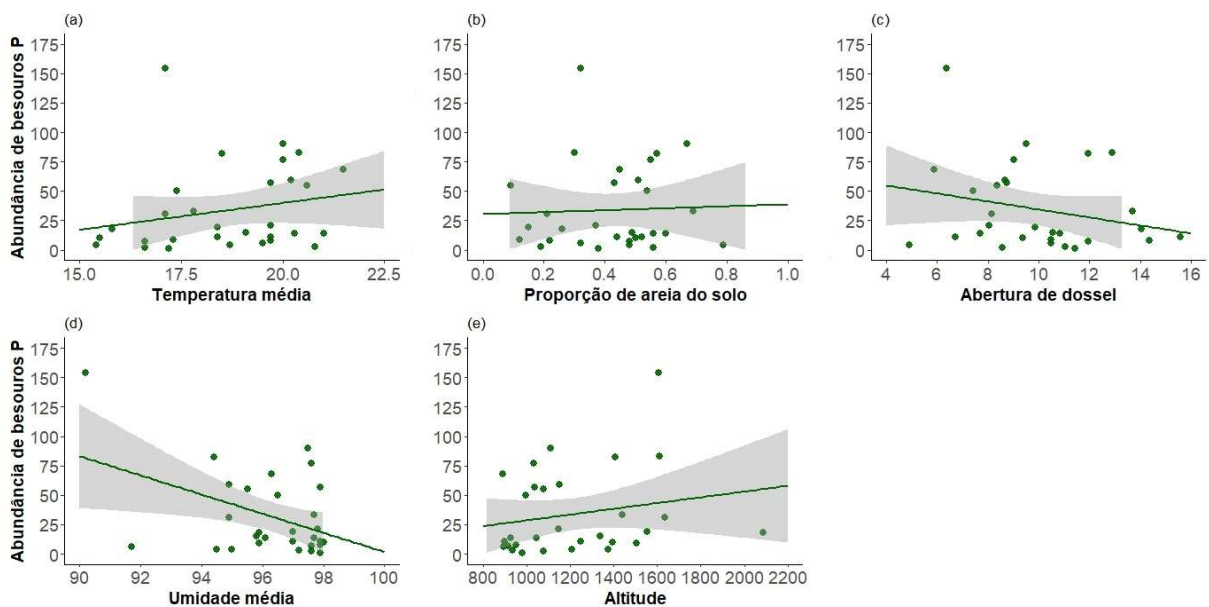
Figura 2 – Efeitos das características microclimáticas, do solo, da vegetação e da altitude sobre a abundância total dos besouros rola-bosta. (a) Temperatura média; (b) Proporção de areia do solo; (c) Abertura de dossel; (d) Umidade média; (e) Altitude.



Fonte: Do autor (2021)

Quando avaliamos os tamanhos separadamente, não encontramos relação de qualquer variável com a abundância de rola-bostas grandes ou médios. Para a abundância de escarabeíneos pequenos, encontramos influências positivas da proporção de areia do solo, altitude e temperatura média, e influências negativas da abertura do dossel e da umidade média (Tabela 2, Figura 3). Por fim, a altitude e a proporção de areia no solo foram as variáveis que melhor explicaram a variação da composição de espécies (Tabela 3).

Figura 3 – Efeitos das características microclimáticas, do solo, da vegetação e da altitude sobre a abundância dos besouros rola-bosta pequenos. (a) Temperatura média; (b) Proporção de areia do solo; (c) Abertura de dossel; (d) Umidade média; (e) Altitude.



Fonte: Do autor (2021)

Tabela 2 – Coeficientes médios dos modelos e a importância relativa (entre parênteses) das variáveis ambientais locais (Densidade de sub-bosque, Abertura de dossel, Temperatura e Umidade média e Proporção de areia do solo), de paisagem (Quantidade de habitat) e geográfica (altitude) usadas para modelar diferentes atributos comunidade de besouros rola-bosta em áreas de Mata Atlântica do sudeste brasileiro. Também são mostradas as variáveis incluídas no modelo mínimo adequado ($\Delta AICc=0$), o peso relativo (w_i) do modelo e a quantidade de variação explicada. As variáveis preditoras significativas estão marcadas em negrito.

Besouros Rola-Bosta	Modelo mínimo adequado			Coeficientes médios (importância relativa)							
	Modelo	W_i	Pseudo $-R^2$	Quantidade de habitat (QH)	Dens. de sub-bosque (SB)	Altitude (A)	Temperatura média (TM)	Peso seco de serrapilheira (S)	Abertura de dossel (AD)	Umidade média (UM)	Prop. de areia do solo (PAS)
Riqueza total	A + PAS + TM	0.45	0.39	0.035 (0.18)	-13.213 (0.38)	0.008 (1.00)	1.826 (1.00)	NA	NA	NA	13.158 (1.00)
Riqueza de besouros grandes	Null	0.25	0.00	0.006 (0.10)	-0.207 (0.15)	NA	0.123 (0.16)	NA	-0.063 (0.12)	NA	1.035 (0.18)
Riqueza de besouros médios	A + TM	0.64	0.32	NA	NA	0.001 (1.00)	0.298 (1.00)	NA	NA	NA	1.079 (0.36)
Riqueza de besouros pequenos	A + PAS + TM	0.68	0.41	NA	-0.427 (0.32)	0.004 (1.00)	0.970 (1.00)	NA	NA	NA	8.572 (1.00)
Abundância total	A + AD + PAS + TM	0.23	0.37	NA	-0.214 (0.40)	0.002 (0.61)	0.176 (0.61)	NA	-0.143 (1.00)	-0.111 (0.64)	2.347 (0.91)
Abundância de besouros grandes	Null	0.14	0.00	0.020 (0.56)	-0.208 (0.07)	-0.0006 (0.05)	0.211 (0.25)	-0.017 (0.06)	-0.088 (0.14)	NA	1.700 (0.22)
Abundância de besouros médios	Null	0.13	0.00	-0.007 (0.05)	NA	0.001 (0.07)	0.211 (0.32)	NA	-0.097 (0.21)	-0.099 (0.32)	2.550 (0.63)
Abundância de besouros pequenos	A + SB + AD + PAS + TM + UM	0.16	0.52	NA	-0.263	0.002 (0.55)	0.328 (0.55)	-0.010 (0.11)	-0.159 (1.00)	-0.127 (0.69)	2.229 (0.71)

Fonte: Do autor (2021)

Tabela 3 – Modelo linear baseado em matriz de abundância (DistLM) da composição de espécies de besouros rola-bosta com variáveis ambientais locais (Densidade de sub-bosque, Abertura de dossel, Temperatura e Umidade média e Proporção de areia do solo), de paisagem (Quantidade de habitat) e geográfica (altitude). SS (trace) = Soma dos quadrados; Prop. = Proporção da variação explicada pela variável. Os valores de P significativos ($P < 0,05$) estão destacados em negrito.

TESTES MARGINAIS				
Variável	SS (trace)	Pseudo-F	P	Prop.
Quantidade de habitat	4646,7	13,633	0,123	0,046
Altitude	7338,9	22,157	0,004	0,073
Abertura de dossel	3513,3	10,187	0,497	0,035
Densidade de sub-bosque	2364,8	0,677	0,864	0,023
Peso seco de serrapilheira	2829,6	0,814	0,715	0,028
Temperatura média	4692,8	13,775	0,112	0,046
Umidade média	5012,9	14,764	0,086	0,05
Proporção de areia do solo	6593,9	19,749	0,008	0,065

MELHOR SOLUÇÃO GERAL				
AICc	R²	RSS	Nº Vars	Seleções
245,54	0,073	92,744	1	Altitude

Fonte: Do autor (2021)

4 DISCUSSÃO

Nossos resultados não revelaram influência da quantidade de habitat na abundância, riqueza e composição de espécies de besouros rola-bosta, nem quando consideramos separadamente a abundância e riqueza de espécies de diferentes tamanhos corporais, em desacordo com a ‘Hipótese de Quantidade de Habitat’ proposta por Fahrig (2013). Nossos resultados mostram que as respostas da comunidade de rola-bostas são influenciadas principalmente pela altitude, podendo refletir a variação de floresta ombrófila para semidecidual, além das condições microclimáticas (umidade e temperatura), solo (proporção de areia) e vegetação (densidade do sub-bosque e abertura do dossel) associadas, o que reforça a importância das características locais do habitat e os requisitos das espécies (HANSKI, 2015).

Nossa descoberta de que a riqueza e abundância de escarabeíneos foi positivamente afetada pela altitude mostra um padrão diferente daquele observado anteriormente em outros estudos sobre comunidades de rola-bostas (LOBO; HALFFTER, 2000; ESCOBAR; LOBO; HALFFTER, 2005; NUNES *et al.*, 2016; DA SILVA *et al.*, 2018) e de pequenos mamíferos, aves e plantas (RAHBK, 1995, 1997; HEANEY, 2001; KESSLER, 2001; MCCAIN, 2004).

Usualmente, o aumento da altitude leva a mudanças nas características do microclima, estrutura da vegetação e quantidade de recursos alimentares (KÖRNER, 2007), que afetam negativamente a riqueza de besouros rola-bosta (ESCOBAR; HALFFTER; ARELLANO, 2007; NICHOLS *et al.*, 2009). Entretanto, em algumas regiões da Mata Atlântica, é observado que nas maiores altitudes estão localizados os maiores remanescentes de floresta intocada (SILVA *et al.*, 2007) preservando uma boa qualidade de habitat sendo essencial para estruturar as comunidades de besouros rola-bosta (BARLOW *et al.*, 2010; NICHOLS *et al.*, 2013), o que também afeta a composição das espécies (BOGONI *et al.*, 2016). Além disso, nossos pontos amostrais não abrangeram um gradiente altitudinal completo, o que pode prejudicar a observação desses padrões.

A temperatura média também foi um fator importante influenciando positivamente a riqueza e abundância de espécies. Isso pode ser devido à família *Scarabaeinae* ser um grupo monofilético composto de espécies adaptadas a ambientes mais quentes (SPECTOR, 2006). Tal característica os torna suscetíveis a variações microclimáticas que afetam suas taxas metabólicas e alteram a volatilidade das plumas de odor dos recursos alimentares e mesmo a sua disponibilidade (DAVIS *et al.*, 2013; MEDINA; LOPES, 2014).

Nosso estudo mostrou que as características do solo se mostraram capazes de afetar a comunidade de besouros. A influência positiva da proporção de areia do solo pode ocorrer devido ao comportamento de escavação do solo pelos escarabeíneos para a alimentação e nidificação (HALFFTER; MATTHEWS, 1966; HALFFTER; EDMONDS, 1982). A estrutura do solo (ou seja, proporções de areia, argila e silte e a compactação do solo) pode representar uma pressão de seleção sobre as espécies de besouro rola-bosta, impondo barreiras aos seus hábitos de consumo de recursos e reprodução (SOWIG, 1995; DAVIS, 1996). Além disso, é importante destacar a influência negativa da abertura do dossel na abundância total dos besouros. Pelas características inerentes da maioria das espécies de escarabeíneos neotropicais de explorar ambientes de floresta tropical e subtropical (SCHOLTZ; DAVIS; KRYGER, 2009; GUNTER *et al.*, 2016), as comunidades de besouros rola-bosta são fortemente afetadas pela variação na estrutura do habitat (HANSKI; CAMBEFORT, 1991; NICHOLS *et al.*, 2007; GARDNER *et al.* 2008; MARTELLO *et al.*, 2016). A cobertura do dossel é um dos principais determinantes do microclima dentro da floresta (JENNINGS; BROWN; SHEIL, 1999), com uma maior abertura do dossel levando a maior incidência de luz, aumento da temperatura, diminuição da umidade do ar, solo e umidade da serapilheira (JENNINGS; BROWN; SHEIL, 1999, LAURANCE; GOOSEN; LAURANCE, 2009), dessa forma,

exercendo influência direta sobre as respostas dos rola-bosta como já foi observado, na Mata Atlântica, por da Silva & Hernández (2016).

Quando separamos a comunidade de escarabeíneos em grupos de tamanho corporal, a grande semelhança entre as respostas da riqueza e abundância total e da riqueza e abundância de besouros pequenos sugere a predominância de besouros pequenos nas comunidades. De fato, observamos que a maioria (68%) dos espécimes coletados representam a categoria de menor biomassa corporal. Dessa forma, a semelhança entre as respostas indica que o conjunto de pequenos escarabeíneos determina a resposta observada da comunidade de besouros rola-bosta como um todo. A predominância de besouros pequenos já foi observada em habitats que sofreram diferentes tipos de distúrbios (SCHEFFLER, 2005; LEE *et al.*, 2009; DE ANDRADE *et al.*, 2014). Geralmente, essa mudança na proporção de escarabeíneos pequenos na comunidade é ignorada e pode trazer graves consequências para o funcionamento dos ecossistemas. Espécies maiores de besouros rola-bosta são conhecidamente mais eficientes em promover a remoção de fezes e dispersão secundária de sementes (SLADE *et al.*, 2007; NERVO *et al.*, 2014; BUSE; ENTLING, 2019). Além disso, as espécies maiores também são as mais suscetíveis à degradação do habitat e à extinção por demandarem maior quantidade de recursos e ostentarem populações menores (LARSEN; WILLIAMS; KREMEN, 2005; SHAHABUDDIN *et al.*, 2010). Portanto, torna-se imprescindível a compreensão de quais fatores têm intensificado a perda das espécies grandes de besouros. Nesse sentido, a falta de respostas da abundância de besouros grandes e médios e da riqueza de besouros grandes às variáveis explicativas que utilizamos neste estudo sugere a existência de outros fatores importantes que não medimos, mas que influenciam a riqueza e abundância dessas espécies. Um exemplo estaria relacionado à quantidade e disponibilidade de recursos: dados sobre as comunidades de mamíferos nos pontos amostrais poderiam ter contribuído para nossas conclusões já que são os principais fornecedores de recursos para os besouros rola-bosta (NICHOLS *et al.*, 2009; BARLOW *et al.*, 2010; RAINE; SLADE, 2019; PESSÔA *et al.*, 2020).

O papel principal da altitude e proporção de areia como preditores da variação na composição de espécies de escarabeíneos entre os fragmentos enfatiza a influência da variação das condições ao longo de gradientes ambientais para a constituição das comunidades, conforme encontrado por outros estudos (DE BELLO *et al.*, 2013; DAINESE; LEPS; DE BELLO, 2015; NUNES *et al.*, 2016). A textura do solo também desempenha um papel fundamental ao determinar a capacidade de retenção de umidade do solo ou sua

desestrutura (SANTOS *et al.*, 2005; TSUBO *et al.*, 2005), afetando espécies que dependem dessas características do solo para cavar seus ninhos (DOUBE, 1990; HANSKI; CAMBEFORT, 1991; DAVIS *et al.*, 2010). Respostas de comunidades de besouros rola-bostas à textura do solo já foram observadas em florestas Amazônicas (SILVA *et al.*, 2015; BEIROZ *et al.*, 2017), em formações do Cerrado (NUNES *et al.*, 2016) e em agroecossistemas (DE FARIAS; HERNÁNDEZ, 2017; BEIROZ *et al.*, 2019). Além disso, solos com maior percentagem de areia, por exemplo, mostraram-se mais propícios para a realização de funções ecológicas de besouros rola-bosta em florestas Amazônicas (GRIFFITHS *et al.*, 2015; FRANÇA; LOUZADA; BARLOW, 2018).

Comunidades de besouros rola-bosta respondem a diversas variáveis (AUDINO; LOUZADA; COMITA, 2014; SOUZA *et al.*, 2020), portanto, a falha em acessar um bom conjunto de variáveis preditoras pode levar a conclusões inadequadas (OLIVEIRA *et al.*, 2017). Neste estudo, tentamos compreender muitos aspectos das paisagens estudadas para explicar a variação nas comunidades de besouros rola-bosta. Uma única métrica de paisagem, como a quantidade de habitat (FAHRIG, 2013), não foi uma boa preditora das respostas da comunidade de besouros. Sendo assim, considerar mais de uma métrica de paisagem pode melhorar nossa compreensão como já encontrado por Souza *et al.* (2020) em fragmentos de Mata Atlântica do nordeste brasileiro. Da mesma forma, as variações nas respostas de diferentes categorias de tamanho corporal de besouros rola-bosta enfatizam a importância de considerar os traços das espécies tanto para capturar mais precisamente as influências das características do habitat (CARVALHO *et al.*, 2020), quanto para entender as consequências dessas relações para o funcionamento do ecossistema (GRIFFITHS *et al.*, 2015).

Além da altitude, as características ambientais locais (ou seja, microclima, solo e condições da vegetação) pareceram ser boas preditoras das variações na comunidade de escarabeíneos, embora existam lacunas nas previsões. Ao passo que as características locais do habitat não são diretamente determinadas por características da paisagem, destacamos o papel das condições locais em fornecer uma explicação mais detalhada sobre as respostas da comunidade de besouros rola-bosta, mesmo em estudos de paisagem. Além disso, apoiamos que futuras pesquisas devam considerar características da configuração da paisagem além de sua quantidade de habitat, bem como medidas referentes aos vários aspectos do habitat como diversidade e disponibilidade de recursos (e. g., comunidade de mamíferos), estrutura do solo e da vegetação, tipo de habitat e características topográficas.

REFERÊNCIAS

- AUDINO, L. D.; LOUZADA, J.; COMITA, L. Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: Is it possible to recover species and functional diversity? **Biological Conservation**, v. 169, p. 248–257, 2014.
- BARLOW, J.; LOUZADA, J.; PARRY, L.; HERNÁNDEZ, M. I. M.; HAWES, J.; PERES, C.A.; VAZ-DE-MELLO, F. Z.; GARDNER, T. A. Improving the design and management of forest strips in human-dominated tropical landscapes: A field test on Amazonian dung beetles. **Journal of Applied Ecology**, v. 47, p. 779–788, 2010.
- BARTON, K. (2020). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.17. <https://CRAN.R-project.org/package=MumIn>
- BEIROZ, W.; SLADE, E.M.; BARLOW, J.; SILVEIRA, J. M.; LOUZADA, J.; SAYER, E. Dung beetle community dynamics in undisturbed tropical forests: implications for ecological evaluations of land-use change. **Insect Conservation and Diversity**, v. 10, p. 94–106, 2017.
- BEIROZ, W.; BARLOW, J.; SLADE, E. M.; BORGES, C.; LOUZADA, J.; SAYER, E. J. Biodiversity in tropical plantations is influenced by surrounding native vegetation but not yield: A case study with dung beetles in Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 444, p. 107–114, 2019.
- BICKNELL, J. E.; PHELPS, S. P.; DAVIES, R. G.; MANN, D. J.; STRUEBIG, M. J.; DAVIES, Z. G. Dung beetles as indicators for rapid impact assessments: evaluating best practice forestry in the neotropics. **Ecological Indicators**, v. 43, p. 154–161, 2014.
- BOGONI, J. A.; GRAIPEL, M. E.; DE CASTILHO, P. V.; FANTACINI, F. M.; KUHNEN, V. V.; LUIZ, M. R.; MACCARINI, T. B.; MARCON, C. B.; TEIXEIRA, C. S. P.; TORTATO, M. A.; VAZ-DE-MELLO, F. Z.; HERNÁNDEZ, M. I. M. Contributions of the mammal community, habitat structure, and spatial distance to dung beetle community structure. **Biodiversity and Conservation**, v. 25, p. 1661–1675, 2016.
- BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. **Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach**. Springer, London, United Kingdom, 2002.
- BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. **Sociological Methods and Research**, v. 33, p. 261–304, 2004.
- BUSE, J.; ENTLING, M. H. Stronger dung removal in forests compared with grassland is driven by trait composition and biomass of dung beetles. **Ecological Entomology**, v. 45, p. 223–231, 2020.
- CARVALHO, R. L.; ANDERSEN, A. N.; ANJOS, D. V.; PACHECO, R.; CHAGAS, L.; VASCONCELOS, H. L. Understanding what bioindicators are actually indicating: Linking disturbance responses to ecological traits of dung beetles and ants. **Ecological Indicators**, v. 108, 2020.

CARVALHO-ROCHA, V.; PERES, C. A.; NECKEL-OLIVEIRA, S. Habitat amount and ambient temperature dictate patterns of anuran diversity along a subtropical elevational gradient. **Diversity and Distributions**, v. 27, p. 344–359, 2020.

CLARKE, K. R.; GORLEY, R. N.; **PRIMER 7: User Manual/Tutorial**. Plymouth, Massachusetts, United States, 2015.

CRAWLEY, M.J. **The R Book**. John Wiley & Sons, Chichester, 2013.

DAVIS, A. L. V. Community organization of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): differences in body size and functional group structure between habitats. **African Journal of Ecology**, v. 34, p. 258–275, 1996.

DAVIS, A. L.; SCHOLTZ, C. H.; KRYGER, U.; DESCHODT, C. M.; STRÜMPHER, W. P. Dung beetle assemblage structure in Tswalu Kalahari Reserve: responses to a mosaic of landscape types, vegetation communities, and dung types. **Environmental entomology**, v. 39, p. 811–820, 2010.

DAVIS, A. L. V.; VAN AARDE, R. J.; SCHOLTZ, C. H.; GULDEMOND, R. A. R.; FOURIE, J.; DESCHODT, C. M. Is microclimate-driven turnover of dung beetle assemblage structure in regenerating coastal vegetation a precursor to re-establishment of a forest fauna? **Journal of Insect Conservation**, v. 17, p. 565–576, 2013.

DA SILVA, P. G.; HERNÁNDEZ, M. I. M. Spatial variation of dung beetle assemblages associated with forest structure in remnants of southern Brazilian Atlantic Forest. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 60, p. 73–81, 2016.

DA SILVA, P. G.; LOBO, J. M.; HENSEN, M. C.; VAZ-DE-MELLO, F. Z.; HERNÁNDEZ, M. I. M. Turnover and nestedness in subtropical dung beetle assemblages along an elevational gradient. **Diversity and Distributions**, v. 24, p. 1277–1290, 2018.

DAINESE, M.; LEPŠ, J.; DE BELLO F. Different effects of elevation, habitat fragmentation and grazing management on the functional, phylogenetic and taxonomic structure of mountain grasslands. **Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics**, v. 17, p. 44–53, 2015.

DE ANDRADE, R. B.; BARLOW, J.; LOUZADA, J.; VAZ-DE-MELLO, F. Z.; SILVEIRA, J. M.; COCHRANE, M. A. Tropical forest fires and biodiversity: dung beetle community and biomass responses in a northern Brazilian Amazon forest. **Journal of Insect Conservation**, v. 18, p. 1097–1104, 2014.

DE BELLO, F.; LAVOREL, S.; LAVERGNE, S.; ALBERT, C. H.; BOULANGEAT, I.; MAZEL, F. et al. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. **Ecography**, v. 36, p. 393–402, 2013.

DE FARIAS, P. M.; HERNÁNDEZ, M. I. M. Dung beetles associated with agroecosystems of southern Brazil: Relationship with soil properties. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 41, p. 1–13, 2017.

- DE SÁ JÚNIOR A.; DE CARVALHO, L. G.; DA SILVA F. F.; DE CARVALHO ALVES, M. Application of the Köppen classification for climatic zoning in the state of Minas Gerais, Brazil. **Theoretical And Applied Climatology**, v. 108, p. 1–7, 2012.
- DIDHAM, R. K. **Ecological Consequences of Habitat Fragmentation**. eLS, (Ed.), 2010.
- DOUBE, B. M. A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. **Ecological Entomology**, v. 15, p. 371–383, 1990.
- ESCOBAR, F.; LOBO, J. M.; HALFFTER, G. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. **Global Ecology and Biogeography**, v. 14, p. 327–337, 2005.
- ESCOBAR, F.; HALFFTER, G.; ARELLANO, L. From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. **Ecography**, v. 30, p. 193–208, 2007.
- FAHRIG, L. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: A synthesis. **Ecological Applications**, v. 12, p. 346–353, 2002.
- FAHRIG, L. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, p. 487–515, 2003.
- FAHRIG, L. Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. **Journal of Biogeography**, v. 40, p. 1649–1663, 2013.
- FILGUEIRAS, B. K. C.; IANNUZZI, L.; LEAL, I. R. Habitat fragmentation alters the structure of dung beetle communities in the Atlantic Forest. **Biological Conservation**, v. 144, p. 362–369, 2011.
- FRANÇA, F.; LOUZADA, J.; BARLOW, J. Forest Ecology and Management Selective logging effects on ‘brown world’ faecal-detritus pathway in tropical forests: A case study from Amazonia using dung beetles. **Forest Ecology and Management**, v. 410, p. 136–143, 2018.
- FRAZER G. W.; CANHAM, C. D.; LERTZMAN, K. P. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, **user’s manual, and program documentation**. Millbrook, New York: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, Institute of Ecosystem Studies, 1999.
- GARDNER, T. A.; BARLOW, J.; ARAUJO, I. S.; ÁVILA-PIRES, T. C.; BONALDO, A. B.; COSTA, J. E.; ESPOSITO, M. C.; FERREIRA, L. V.; HAWES, J.; HERNANDEZ, M. I. M.;... & PERES, C. A. The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. **Ecology Letters**, v. 11, p. 139-150, 2008.
- GRIFFITHS, H. M.; LOUZADA, J.; BARDGETT, R. D.; BEIROZ, W.; FRANÇA, F.; TREGIDGO, D.; BARLOW, J. Biodiversity and environmental context predict dung beetle-

mediated seed dispersal in a tropical forest field experiment. **Ecology**, v. 96, p. 1607–1619, 2015.

GUNTER, N. L.; WEIR, T. A.; SLIPINKSI, A.; BOCAK, L.; CAMERON, S. L. If dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) arose in association with dinosaurs, did they also suffer a mass co-extinction at the K-Pg boundary? **PLoS ONE**, v. 11, p. 1–47, 2016.

HALFFTER, G.; EDMONDS, W. D. **The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): an ecologic and evolutive approach.** Man and Biosphere Program Unesco, Mexico City, 1982.

HALFFTER, G.; FAVILA, M. E. The Scarabaeinae an Animal Group for Analysing, inventorying and Monitoring Biodiversity in Tropical Rainforest and Modified Landscapes. **Biology International**, v. 27, p. 15–21, 1993.

HALFFTER, G.; MATTHEWS, E. G. The Natural History of Dung Beetles of the Subfamily Scarabaeinae (Coleoptera:Scarabaeidae). **Folia Entomológica Mexicana**, v. 12, 312, 1966.

HANSKI, I. Habitat fragmentation and species richness. **Journal of Biogeography**, v. 42, p. 989–993, 2015.

HANSKI I.; CAMBEFORT, Y. **Dung beetle ecology.** Princeton University Press, 1991.

HEANEY, L. R. Small mammal diversity along elevational gradients in the Philippines: an assessment of patterns and hypotheses. **Global Ecology and Biogeography**, v. 10, p. 15–39, 2001.

JANKIELSOHN, A.; SCHOLTZ, C. H.; LOUW, S. V. Effect of habitat transformation on dung beetle assemblages: a comparison between a South African nature reserve and neighboring farms. **Environmental Entomology**, v. 30, p. 474–483, 2001.

JENNINGS, S. B.; BROWN, N. D.; SHEIL, D. Assessing Forest canopies and understorey illumination: Canopy closure, canopy cover and other measures. **Forestry**, v. 72, p. 59–73, 1999.

KESSLER, M. Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. **Biodiversity and Conservation**, v. 10, p. 1897–1921, 2001.

KÖRNER, C. The use of “altitude” in ecological research. **Trends Ecology and Evolution**, v. 22, p. 569–574, 2007.

KUTNER, M. H.; NACHTSHEIM, C. J.; NETER, J.; LI, W. **Applied Linear Statistical Models.** McGraw-Hill Irwin, Boston, 2004.

LARSEN, T. H.; WILLIAMS, N. M.; KREMEN, C. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. **Ecology Letters**, v. 8, p. 538–547, 2005.

LAURANCE, W. F.; LOVEJOY, T. E.; VASCONCELOS, H. L.; BRUNA, E. M.; DIDHAM, R. K.; STOUFFER, P. C.; GASCON, C.; BIERREGAARD, R. O.; LAURANCE, S. G.;

SAMPAIO, E. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. **Conservation Biology**, v. 16, p. 605–618, 2002.

LAURANCE, W. F.; NASCIMENTO, H. E. M.; LAURANCE, S. G.; ANDRADE, A.; RIBEIRO, J. E. L. S.; GIRALDO, J. P.; LOVEJOY, T. E.; CONDIT, R.; CHAVE, J.; HARMS, K. E.; D'ANGELO, S. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 103, p. 19010–19014, 2006.

LAURANCE, W. F.; GOOSEM, M.; LAURANCE, S. G. W. Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 24, p. 659–669, 2009.

LAWTON, J. H.; BIGNELL, D. E.; BOLTON, B.; BLOEMERS, G. F.; EGGLETON, P.; HAMMOND, P. M.; HODDA, R. D.; HOLT, T. B.; LARSEN, T. B.; MAWDSLEY, N. A.; STORK, N. E.; SRIVASTAVA, D. S.; WATT, A. D. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. **Nature**, v. 391, 72, 1998.

LEE, J. S. H.; LEE, I. Q. W.; LIM, S. L. H.; HUIJBREGTS, J.; SODHI, N. S. Changes in dung beetle communities along a gradient of tropical forest disturbance in South-East Asia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 25, p. 677–680, 2009.

LOBO J. M.; HALFFTER, G. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera:scarabaeoidea): a comparative study. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 93, p. 115–126, 2000.

LOUZADA, J.; LIMA, A. P.; MATAVELLI, R.; ZAMBALDI, L.; BARLOW, J. Community structure of dung beetles in Amazonian savannas: role of fire disturbance, vegetation, and landscape structure. **Landscape Ecology**, v. 25, p. 631–641, 2010.

MCCAIN, C. M. The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. **Journal of Biogeography**, v. 31, p. 19–31, 2004.

MARTELLO, F.; ANDRIOLLI, F.; DE SOUZA, T. B.; DODONOV, P.; RIBEIRO, M. C. Edge and land use effects on dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in Brazilian cerrado vegetation. **Journal of Insect Conservation**, v. 20, p. 957–970, 2016.

MEDINA, A. M.; LOPES, P. P. Seasonality in the dung beetle community in a Brazilian tropical dry forest: Do small changes make a difference? **Journal of Insect Science**, v. 14, 2014.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; DA FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853–858, 2000.

NEILLY, H.; NORDBERG, E. J.; VANDERWAL, J.; SCHWARZKOPF, L. Arboreality increases reptile community resistance to disturbance from livestock grazing. **Journal of Applied Ecology**, v. 55, p. 786–799, 2018.

- NEGRO, M.; ROLANDO, A.; PALESTRINI, C. The impact of overgrazing on dung beetle diversity in the Italian Maritime Alps. **Environmental Entomology**, v. 40, p. 1081–1092, 2011.
- NERVO, B.; TOCCO, C.; CAPRIO, E.; PALESTRINI, C.; ROLANDO, A. The effects of body mass on dung removal efficiency in dung beetles. **PLoS ONE**, v. 9, 2014.
- NEWBOLD, T.; ADAMS, G. L.; ALBALADEJO ROBLES, G.; BOAKES, E. H.; BRAGA FERREIRA, G.; CHAPMAN, A. S. A.; ETARD, A.; GIBB, R.; MILLARD, J.; OUTHWAITE, C. L.; WILLIAMS, J. J. Climate and land-use change homogenise terrestrial biodiversity, with consequences for ecosystem functioning and human well-being. **Emerging Topics in Life Sciences**, v. 3, p. 207–219, 2019.
- NICHOLS, E.; LARSEN, T.; SPECTOR, S.; DAVIS, A.L.; ESCOBAR, F.; FAVILA, M.; VULINEC, K. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. **Biological Conservation**, v. 137, p. 1–19, 2007.
- NICHOLS, E.; GARDNER, T. A.; PERES, C. A.; SPECTOR, S. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. **Oikos**, v. 118, p. 481–487, 2009.
- NICHOLS, E.; URIARTE, M.; PERES, C. A.; LOUZADA, J.; BRAGA, R. F.; SCHIFFLER, G.; ENDO, W.; SPECTOR, S. H. Human-Induced Trophic Cascades along the Fecal Detritus Pathway. **PLoS ONE**, v. 8., 2013.
- NOBIS, M. **SideLook 1.1**: Imaging software for the analysis of vegetation structure with true colour photographs, 2005.
- NUNES, C. A.; BRAGA, R. F.; FIGUEIRA, J. E. C.; DE SIQUEIRA NEVES, F.; FERNANDES, G. W. Dung beetles along a tropical altitudinal gradient: Environmental filtering on taxonomic and functional diversity. **PLoS ONE**, v. 11, 2016.
- OLIVEIRA, V. H. F.; BARLOW, J.; GARDNER, T.; LOUZADA, J. Are we selecting appropriate metrics to assess human impacts on biodiversity? **Basic and Applied Ecology**, v. 21, p. 85–93, 2017.
- PECK, S. B.; FORSYTH, A. Composition, structure and comparative behaviour in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). **Canadian Journal of Zoology**, v. 60, p. 1624–1634, 1982.
- PESSÔA, M. B.; ALVES-MARTINS, F.; DE MARCO JÚNIOR P.; HORTAL, J. Unveiling the drivers of local dung beetle species richness in the Neotropics. **Journal of Biogeography**, v. 48, p. 861–871, 2020.
- PINTO LEITE, C. M.; MARIANO-NETO, E.; BERNARDO DA ROCHA, P. L. Biodiversity thresholds in invertebrate communities: The responses of dung beetle subgroups to forest loss. **PLoS ONE**, v. 13, p. 1–18, 2018.
- R CORE TEAM. R: **A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2020. URL <https://www.R-project.org/>.

- RAINE, E. H.; SLADE, E. M. Dung beetle-mammal associations: Methods, research trends and future directions. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 286, 2019.
- RAHBK, C. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? **Ecography**, v. 18, p. 200–205, 1995.
- RAHBK, C. The relationship among area, elevation and regional species richness in Neotropical birds. **American Naturalist**, v. 149, p. 875–902, 1997.
- RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining Forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1141–1153, 2009.
- RIBEIRO, M. C.; MARTENSEN, A. C.; METZGER, J. P.; TABARELLI, M.; SCARANO, F.; FORTIN, M. J. The Brazilian Atlantic forest: a shrinking biodiversity hotspot. In: Zachos F. E., Habel J. C. (ed) **Biodiversity hotspots**. Springer, Berlin, pp 405–434, 2011.
- RIES, L.; FLETCHER, R.; BATTIN, J.; SISK, T. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. **Annual Reviews in Ecology Evolution and Systematics**, v. 35, p. 491–522, 2004.
- RIOS, E.; BENCHIMOL, M.; DODONOV, P.; DE VLEESCHOWER, K.; CAZETTA, E. Testing habitat amount hypothesis and fragmentation effects for medium- and large-sized mammals in a biodiversity hotspot. **Landscape Ecology**, v. 36, p. 1311–1323, 2021.
- RIGUEIRA, D. M. G.; DA ROCHA, P. L. B.; MARIANO-NETO, E. Forest cover, extinction thresholds and time lags in woody plants (Myrtaceae) in the Brazilian Atlantic Forest: Resources for conservation. **Biodiversity Conservation**, v. 22, p. 3141–3163, 2013.
- SÁNCHEZ-DE-JESÚS, H.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; ANDRESEN, E.; ESCOBAR, F. Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest. **Landscape Ecology**, v. 31, p. 843–854, 2015.
- SANTOS, R. D.; LEMOS, R. C.; SNATOS, H. G.; KER, J. C.; ANJOS, L. H. C. **Manual de descrição de coleta de solo no campo**. 5. ed. Viçosa: Folha de Viçosa, 2005. 52 p.
- SCHEFFLER, P. Y. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 21, p. 9–19, 2005.
- SCHOLTZ, C. H.; DAVIS, A. L. V.; KRYGER, U. **Evolutionary biology and conservation of dung beetles**. Sofia-Moscow, Pensoft Pub, 2009.
- SILVA, W. G.; METZGER, J. P.; SIMÕES, S.; SIMONETTI, C. Relief influence on the spatial distribution of the Atlantic Forest cover on the Ibiúna Plateau, SP. **Brazilian Journal of Biology**, v. 67, p. 403–411, 2007.

SILVA, R. J.; RIBEIRO, H. V.; SOUZA, M. F.; VAZ-DE-MELLO, F. Z. Influência da granulometria do solo na estrutura de guildas funcionais de besouros rola-bostas (*Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae*) em florestas semidecíduais no estado do Mato Grosso, Brasil. **Bioscience Journal**, v. 31, p. 601–612, 2015.

SHAHABUDDIN; HIDAYAT, P.; MANUWOTO, S.; NOERDJITO, W. A.; TSCHARNTKE, T.; SCHULZE, C. H. Diversity and body size of dung beetles attracted to different dung types along a tropical land-use gradient in Sulawesi, Indonesia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 26, p. 53–65, 2010.

SLADE, E. M.; MANN, D. J.; VILLANUEVA, J. F.; LEWIS, O. T. Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. **Journal of Animal Ecology**, v. 76, p. 1094–1104, 2007.

SOUZA, T. B., FRANÇA, F. M.; BARLOW, J.; DODONOV, P.; SANTOS, J. S.; FARIA, D.; BAUMGARTEN, J. E. The relative influence of different landscape attributes on dung beetle communities in the Brazilian Atlantic forest. **Ecological Indicators**, v. 117, 2020.

SOWIG, P. Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid dung beetles: The influence of soil type and soil moisture. **Ecography**, v. 18, p. 147–154, 1995.

SPECTOR, S. Scarabaeine dung beetles (*Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae*): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. **Coleopterist Bulletin**, v. 60, p. 71–83, 2006.

TABARELLI, M.; AGUIAR, A. V.; RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; PERES, C. A. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: lessons from aging human-modified landscapes. **Biological Conservation**, v. 143, p. 2328–2340, 2010.

TSUBO, M., FUKAI, S., BASNAYAKE, J., TUONG, T. P., BOUMAN, B.; HARNPICHITVITAYA, H. Effects of soil clay content on water balance and productivity in rainfed lowland rice ecosystem in northeast Thailand. **Plant Production Science**, v. 10, n. 2, p. 232–241, 2007.

VAZ-DE-MELLO, F. Z.; EDMONDS, W. D.; OCAMPO, F. C., SCHOOLMEESTERS, P. A. A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (*Coleoptera: Scarabaeidae*). **Zootaxa**, v. 2854, p. 1–73, 2011.

WONG, M. K.; GUÉNARD, B.; LEWIS, O. T. Trait-based ecology of terrestrial arthropods. **Biological Reviews**, v. 94, p. 999–1022, 2018.