



CÉZAR AUGUSTO REIS DA FONSECA BORGES

**SPATIAL-TEMPORAL SCALE IN LANDSCAPES OCCUPIED
BY SCARABAEINAE IN AMAZON**

LAVRAS-MG

2020

CÉZAR AUGUSTO REIS DA FONSECA BORGES

**SPATIAL-TEMPORAL SCALE IN LANDSCAPES OCCUPIED BY SCARABAEINAE
IN AMAZON**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos em Paisagens Fragmentadas e Agrossistemas, para a obtenção do título de Doutor.

Prof. Dr. Jos Barlow
Orientador

**LAVRAS-MG
2020**

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

Borges, Cézar Augusto Reis da Fonseca.
Spatial-Temporal Scale in Landscapes Occupied by
Scarabaeinae in Amazon / Cézar Augusto Reis da Fonseca Borges. -
2020.
64 p.

Orientador(a): Josiah Bernard Barlow.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2020.
Bibliografia.

1. Ecologia de Paisagem. 2. Escala de Efeito. 3. Tempo de
Relaxamento. I. Bernard Barlow, Josiah. II. Título.

CÉZAR AUGUSTO REIS DA FONSECA BORGES

**ESCALA ESPAÇO-TEMPORAL EM PAISAGENS OCUPADAS POR
ESCARABEÍNEOS NA AMAZÔNIA**

**SPATIAL-TEMPORAL SCALE IN LANDSCAPES OCCUPIED BY SCARABAEINAE
IN AMAZON**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos em Paisagens Fragmentadas e Agrossistemas, para a obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 16 de Julho de 2020

Banca Examinadora:

Dr^a. Joice Ferreira (EMBRAPA – Amazônia Oriental)

Dr. Milton Cezar Ribeiro (UNESP – Rio Claro)

Dra. Eduardo Mariano Neto (UFBA)

Dra. Júlio Neil Cassa Louzada (UFLA)

Prof. Dr. Jos Barlow
Orientador

**LAVRAS-MG
2020**

A Deus,

Por me conceder o dom da Vida.

A meus Pais,

Borges (in memoriam) e Vera Fonseca, pelo amor permanente.

A minha família,

Pelo apoio.

Dedico

AGRADECIMENTOS

A DEUS pela presença, bênçãos e orientação na vida, tornando possível todos os meus objetivos e me dando condições de iniciar e concluir desafios. Obrigado Senhor por me confortar, proteger, fortalecer e pela segurança nesta trajetória, na qual foi essencial para este ciclo. Tudo isto acontece, exclusivamente, pela sua graça e misericórdia. Toda honra e toda Glória a ti Senhor!!! Muito obrigado!!!

Aos meus pais, Borges e Vera Fonseca, no qual sou grato diariamente pelo amor ao longo da vida, tendo-os no meu coração. Muito obrigado pelos conselhos e apoio nas decisões que mudaram nossas vidas, pela compreensão da ausência e pelos ensinamentos. Obrigado pelo amor infinito que me agrada e motiva a vencer a cada dia, obrigado pelas orações, cuidado, zelo, proteção, preocupação e conselhos que sempre me deram/dão desde criança na construção da minha vida. Amo vocês eternamente.

A minha tia Cristina, que desde do início sempre esteve ao meu lado, cuidando de mim, me dando conselhos, me ouvindo, me fazendo rir e orando pelo meu caminho e trajetória. Obrigado tia Cristina por sempre estar presente nos momentos difíceis, importantes e felizes.

As minhas tias, tios, primos e primas, que apesar da distância estamos sempre conectados no coração e em DEUS. Obrigado pela torcida, orações, recepções, momentos descontraídos que sempre vivemos ao nos reunirmos.

A Aline Nelly, minha amiga, parceira, especial, companheira que sempre me orientou em muitas decisões na carreira profissional e crescimento pessoal. Obrigado pelo suporte emocional, físico, pela sua dedicação, amor e preocupação, nos quais sempre foram e são muito valiosos para mim e contribuíram para que eu chegasse e concluísse este ciclo.

A minha madrinha Alessandra, que me recepcionou em Lavras e me deu todo apoio ao me estabelecer na cidade e universidade, cuidando de mim e proporcionando momentos divertidos.

Ao Jos Barlow, por ter me recebido sem haver nenhum conhecimento prévio de quem eu era e pela confiança e liberdade nas propostas de projetos e condução desta tese. Obrigado também ao Luiz Magnago por me co-orientar, me dando apoio estatístico. Destaco também a importância do Júlio Louzada, inicialmente por me receber em seu laboratório (Laboratório de Ecologia e Conservação de Invertebrados - LECIN), me oferecendo todas as condições

estruturais para trabalhar e pelos diálogos acadêmicos que tínhamos em longas conversas na sua sala e nas reuniões de laboratório.

A Ellen que sempre foi fundamental em todos os processos burocráticos do curso, me orientando e ajudando no entendimento e resolução de atividades. Além disso, agradeço pela amizade e simpatia que é um destaque de sua personalidade, e que sempre me proporcionou segurança e conforto nas soluções dos trâmites administrativos durante o doutorado, presencialmente e à distância, valeu Ellen.

Agradeço a felicidade das conexões e encontros pessoais que tive na Ecologia (UFLA e outras universidades), tais como Rafaela Guimarães, Júlia Barreto, Ângelo Monteiro, João Pedro (“*Jota*” e/ou “*man*”), Marcus Vinicius, Rafaela Cerqueira, Fernando Pinto (“*rasta*”), Priscila Barbosa e Rodrigo Matavelli (“*mineiro*”), nos quais foram essenciais para a minha ida para UFLA (“*mineiro*”), aprendizado científico/ecológico e diversão. Estes tornaram a estada em Lavras bem mais descontraída e legal, através de diversos churrascos em casa, sítio do Jota, festas na Ecologia, bares, cafés.

Destaco, a amizade com o “*mineiro*” que praticamente foi o elo conectivo que me levou a fazer doutorado na UFLA, isso em meados de 2015 quando nos conhecemos na UNESP-Rio de Claro e logo de cara identificamos nossas afinidades pessoais. Ele foi um dos que me auxiliaram a mudar minha idéia inicial de universidade e ir para UFLA. Valeu “*mineiro vagabundo*”.

Ainda nesse grupo da Ecologia, destaco uma pessoa que se tornou especial nesta trajetória, sendo importante no âmbito profissional por sermos parceiros de trabalho em diversas atividades, bem como no âmbito pessoal, por se tornar uma grande amiga. Rafaela Guimarães, ela foi fundamental ao longo de todo meu doutorado, principalmente no período que residir em Lavras, onde conversávamos e nos ajudávamos mutuamente em nossos trabalhos. Ao mesmo tempo, nos divertíamos muito em nossos cafés, bares e festas. Apesar de haver infinitos momentos de eu querer “matá-la” e a recíproca também ser verdadeira, a fraternidade sempre reinou na nossa relação. Obrigado Rafa pela amizade e parceria, também por “*encher meu saco*” e deixar eu “*encher o seu*”.

Outra pessoa importante que conheci e gostaria de destacar, foi o Ângelo Monteiro (“*Ângelão*”), pois na parte profissional ele era praticamente meu tutor estatístico. Era o Ângelão que me explicava e orientava em diversas análises, mostrando desde o princípio filosófico das abordagens até sua etapa de execução. Além disso, nossos diálogos diários no

almoço e a tarde nos corredores da Ecologia foram essenciais para meu aprendizado ecológico, bem como em assuntos diversos, no qual tínhamos visões de munda distintas, mas que ao final agregavam conhecimento para ambos. Valeu Ângelão pela amizade e por ter me dado o prazer de lhe conhecer e ser seu amigo, que você esteja em paz com DEUS.

As minhas queridas “*rola bosteiras*” do coração, começando pela Larissa Cordeiro e Yojana Menéndez, nas quais de cara, logo me receberam no laboratório de forma muito simpática e agregadora o que me deixou bem confortável, além de terem me apresentado uma galera que seria bem ativa na minha vida em Lavras (galera do forró). Ainda no LECIN, haviam as meninas mais famosas e divertidas do mundo, começando pelas celebridades Naiara “Azevedo” e Taís Araújo, e complementado pelas meninas do vinho, Rafaela Maciel e a minha querida Lívia Audino (“*Fashion*”). Estas quatro foram fundamentais, principalmente no último ano que morei em Lavras, pois elas que me faziam sorrir diariamente através das nossas brincadeiras e conversas fiadas. Valeu meninas por terem encantado os meus dias durante o doutorado.

A Janaína Mesquita (“*Jana*”) e ao Igor Assunção (“*Perigo*”), que foram meu suporte e anfitriões nas minhas diversas passagens por São Paulo, principalmente nos momentos em que eu ia participar de algum curso, porém ao mesmo tempo aproveitávamos para nos divertir em inúmeros momentos felizes que vivemos pelas ruas de SP no carnaval, Santa Cecília e com os shows privados do Perigo (voz e violão). Estas foram vivências muito descontraídas, com muitas histórias e fatos engraçados. Valeu Jana e Perigo, #tmj-Bel/SP.

A República Taj Mahal que me acolheu plenamente, me dando um segundo lar em Lavras. Valeu Vivi, Régis, Ryad, Mussum, Rubia, Luiz, Madruga, Berê, Dani pelos (“*forró rave*”), viagens e por todos “rituais” que fazíamos ao celebrar nossas confraternizações com diversos fogo de chão com costelas, leitões, caldos e muito som “acústico”.

A República Toa à Toa, que em recebeu no meu último ano em Lavras, mas que apesar de termos convivido somente um semestre foi o suficiente para termos nos divertidos bastante em casa, em nossos churrascos de quinta, almoços e jantares. Valeu Jão, Aladim, Mudinho, Tanaka, Bezzerro, Perdido, Trancado e Estrangeiro.

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

Gratidão a todos!

“Eu, a Sabedoria, habito com a prudência, e disponho de conhecimentos e de conselhos”.

Provérbios 8:12

RESUMO

A escala é um dos aspectos cruciais na Ecologia de Paisagem sendo um dos pontos principais do conceito de paisagem, pois é a partir dela que é possível expressar a percepção biológica frente as mudanças no uso e cobertura da terra no espaço e tempo. A escala se traduz em duas dimensões que se complementam na perspectiva das respostas da biodiversidade, a espacial e a temporal. Ambas condicionam diretamente a forma e magnitude dos impactos, nas espécies, ocasionados pelas alterações na paisagem, sendo aspectos necessários a serem compreendidos e considerados em pesquisas e iniciativas de conservação da biodiversidade em paisagens antropizadas. Neste sentido, esta tese aborda como estas duas dimensões da escala (espacial e temporal) se relacionam com a diversidade biológica de escarabeíneos na Amazônia. No primeiro capítulo se discute como a identificação da *escala de efeito*, ou seja, tamanho da paisagem na qual as espécies respondem as perturbações espaciais é associada ao nível ecológico (assembleia, grupo funcional e espécies). Além disso, também se avalia como o tipo de variável resposta pode influenciar nessa definição e como a biomassa (*proxy* de tamanho) pode interferir na relação da paisagem com as espécies de escarabeíneos. Assim, este capítulo mostra que o nível ecológico não afeta de forma hierárquica a determinação da escala de efeito, por outro lado, a riqueza de espécies não se mostra sensível a variabilidade da escala espacial, enquanto a abundância é bem associada. Por último, os efeitos das modificações na paisagem atingem de modo similar todos escarabeíneos independente do seu tamanho. No capítulo 2, a discussão se dá na existência de um tempo de atraso/relaxamento (*“time lag”*) da resposta de escarabeíneos as perturbações ao nível da paisagem, também se avalia qual nível ecológico (assembleia e grupo funcional) é mais vulnerável a ter um maior atraso nessas respostas. E por fim, se a probabilidade de ocorrência de um tempo de relaxamento é condicionada pelo tamanho dos escarabeíneos. Como resultado, se observou que os escarabeíneos não respondem imediatamente a perda de habitat, pois a abundância destes demanda 9 anos para terem suas respostas efetivadas, além disso grupos funcionais baseados na estratégia de alocação de recursos são mais vulneráveis as condições passadas da paisagem. Ademais, o efeito da escala temporal é único em escarabeíneos, independentemente do tamanho (pequenos, médios e grandes), pois todas espécies apresentam o mesmo tempo de relaxamento. As conclusões desta tese apontam para relevância, em termos de identificação de respostas mais precisas da relação paisagem x biodiversidade de escarabeíneos, da escala espacial e temporal na compreensão adequada de como os impactos da perda de habitat se propagam pelo espaço e tempo.

Palavras-chave: Perda de Habitat. Escala de Efeito. Tempo de Relaxamento. Tamanho de Paisagem. Grupos Funcionais. Multi-Escala. Quantidade de Habitat.

ABSTRACT

The spatial scale is a crucial aspect on the study of Landscape Ecology, one of the main points of the landscape concept itself and from which the biological perception is given in face of land use and cover changes through space and time. From the perspective of biodiversity responses, the scale is expressed in two complementary dimensions: spatial and temporal. Both the temporal and the spatial scales directly influence the shape and magnitude of the impacts of landscape changes, so that research and initiatives on biodiversity conservation in anthropogenic landscapes need to consider these aspects into account. The present thesis addresses the relationship between the two dimensions of the scale (spatial and temporal) and the biological diversity of coprophagous beetles in the Amazon. In the first chapter we discuss how the definition of the *scale of effect* (i.e. the size of the landscape in which species respond to spatial disturbances) is associated with the ecological level (assembly, functional group and species). We also evaluate how can the type of response variable influence such definition and how can the biomass (a proxy of size) interfere in the relationship between the landscape and the species. In chapter one, we found the ecological level not to affect the definition of the *scale of effect* hierarchically however, while the species richness was not sensitive to the variability of the spatial scale, we found abundance to be well associated. The effects of landscape change have similar effect on all species, regardless of their size. In chapter two, we study the existence of a delay/relaxation time (“time lag”) of biodiversity responses to disturbances at the level of the landscape, we also assess which ecological level (assembly and functional group) might present a greater delay in these responses. We found that coprophagous beetles do not respond immediately to habitat loss, their abundance takes 9 years to result in effective responses. In addition, functional groups based on resource allocation strategy are more vulnerable to past landscape conditions. Furthermore, the effect of the time scale is constant on beetles regardless of size (small, medium and large), as all species experience the same relaxation time. The conclusions of this thesis point to the impotence of identifying more accurate responses to the relationship between landscape and biodiversity, and of the spatial and temporal scale to adequately understand the impacts of habitat loss and its spread in space and time.

Keywords: Habitat loss. Scale of effect. Relaxation time. Landscape size. Functional groups. Multiscale. Habitat amount.

SUMÁRIO

| | |
|---|----|
| PRIMEIRA PARTE | 12 |
| 1 Introdução Geral | 13 |
| 2 Conclusão..... | 15 |
| REFERÊNCIAS | 18 |
| SEGUNDA PARTE – ARTIGOS | 21 |
| ARTIGO 1 – Is Landscape Size (“ <i>Scale of Effect</i> ”) determined by Ecological Attributes or Measures Variables?..... | 22 |
| 1 Introdução | 24 |
| 2 Material e Método..... | 28 |
| 2.1 Área de Estudo..... | 28 |
| 2.2 Seleção das Paisagens | 28 |
| 2.3 Desenho Amostral..... | 29 |
| 2.4 Análise de Dados | 30 |
| 3 Resultados | 31 |
| 4 Discussão | 34 |
| 5 Agradecimentos | 37 |
| 6 Referências..... | 37 |
| 7 Material Suplementar..... | 39 |
| ARTIGO 2 – Habitat Loss has Extend Temporal Effects on Scarabaienae in the Amazon: An Assessment of Time Lag in Invertebrates | 44 |
| 1 Introdução | 46 |
| 2 Material e Método..... | 50 |
| 2.1 Área de Estudo..... | 50 |
| 2.2 Dinâmica da Paisagem..... | 50 |
| 2.3 Desenho Amostral..... | 51 |
| 2.4 Análise de Dados | 52 |
| 3 Resultados | 53 |
| 4 Discussão | 57 |
| 5 Agradecimentos | 60 |
| 6 Referência | 60 |
| 7 Material Suplementar..... | 64 |

PRIMEIRA PARTE

1 Introdução Geral

A Ecologia de Paisagem ao buscar compreender as relações existentes entre paisagem e biodiversidade se detém em dois aspectos importantes presentes no conceito de Paisagem, heterogeneidade espacial e escala (METZGER, 2001; TURNER et al. 2001). A primeira, se refere explicitamente ao arranjo espacial das unidades de paisagem (ex. disposição das manchas de habitat) e a sua composição (ex. tipos de uso e cobertura do solo), o que juntas se conectam no conceito de estrutura da paisagem (TURNER et al. 2001). Concomitantemente, a escala é a expressão do observador (ex. espécie) em relação a paisagem no qual está inserida, tal expressão se dá de duas formas complementares, uma na dimensão espacial, ou seja, considerando como as espécies se relacionam a estrutura da paisagem (arranjo espacial e composição) (TURNER et al. 1993). Enquanto a segunda representa a dimensão temporal, baseada na compreensão do tempo demandado para a biodiversidade absorver/responder as modificações ambientais ao nível da paisagem (LIRA et al. 2019).

Assim, se assumi que para compreender como os processos de perda e fragmentação de habitat no globo, sobretudo em florestas tropicais, é necessário considerar informações da heterogeneidade e escala espacial, pois cada aspecto deste irá expressar um efeito (positivo ou negativo) na distribuição e permanência das espécies atuais (JACKSON & FAHRIG, 2012; FAHRIG, 2011). Nas últimas décadas tem se observado que os principais *drivers* para o declínio da biodiversidade global tem sido a perda e fragmentação de habitat decorrentes do processo de mudanças no uso e cobertura da terra (BETTS et al. 2017). Apesar dos efeitos distintos entre fragmentação (FLETCHER et al. 2018) e perda de habitat (FAHRIG et al. 2019), têm se observado que em florestas tropicais (ex. Florestas Atlântica e Amazônica) a quantidade de habitat tem tido uma relação positiva com a diversidade de espécies, se apresentando como um bom *proxy* de paisagem para inferir sobre a biodiversidade em regiões antropizadas (Leite et al. 2018; BANKS-LEITE et al. 2014; LIMA & MARIANO-NETO, 2014).

No entanto, definir uma paisagem para uma determinada espécie é um desafio, pois a tentativa de representação das unidades de paisagem (tipos de uso e cobertura da terra) e o conhecimento necessário para saber o tamanho da área com o qual as espécies interagem, demanda um escopo metodológico muito complexo (MORAGA et al. 2019). A carência de informações biológicas que expressam o comportamento dos indivíduos no espaço e tempo

também contribui para tal complexidade (JACKSON & FAHRIG, 2015). Assim, para mensurar a quantidade de habitat de forma adequada é necessário saber qual a percepção da espécie na paisagem, para que a partir disso seja possível identificar a escala espacial (tamanho da paisagem) e evitar interpretação de “relações” equivocadas entre biodiversidade e paisagem (MIGUET et al. 2016). Ao mesmo tempo, não se sabe amplamente a duração temporal que a biodiversidade demanda para absorver todas as consequências geradas por alterações ambientais, pois os impactos podem ser imediatos e/ou podem se prolongar por anos ou décadas (KUUSSAARI et al. 2009). Este tempo de resposta é influenciado por diversos fatores, a exemplo, das características ecológicas das espécies, magnitude da perturbação ambiental, frequência das alterações, contexto da paisagem atual, enfim, um compilado de atributos biológicos e espaciais que condicionam a forma e tempo de resposta da diversidade biológica frente as modificações na paisagem (HYLANDER & EHRLÉN, 2013).

No aspecto biológico, diversos grupos taxonômicos, tais como mamíferos (LIRA et al. 2012), aves (BANKS-LEITE et al. 2012; UEZU & METZGER, 2016) e árvores (BENCHIMOL et al. 2017 ;METZGER et al. 2009) tem sido considerados para avaliação dos efeitos da escala espacial ou temporal, com respostas distintas. No entanto, tais observações ainda não permitem identificar, por exemplo, qual nível ecológico seria mais apropriado para avaliar as consequências decorrentes das mudanças na paisagem. Por nível ecológico se denomina aqui nesta tese, a forma na qual se determina o agrupamento de espécies, seja considerando uma assembleia geral de um grupo taxonômico ou um grupo funcional baseado em alguma característica ecológica ou nível de espécie. Na tentativa de entender como as relações paisagem x biodiversidade variam em função dos seus agrupamentos ecológico com a escala (espacial e temporal), é importante abranger esse conhecimento para diversos taxa, tal como invertebrados que vem apresentando um declínio global, principalmente promovido pelas mudanças na disponibilidade de habitat e substituição por áreas agricultáveis (SANCHÉZ-BAYO & WYCKHUYS, 2019).

Um bom grupo indicador ambiental de invertebrados são os escarabeíneos (besouros “*rola-bosta*”), que respondem a alterações ambientais locais e na paisagem (LENNOX et al. 2018; BARLOW et al. 2016), e são importantes promotores de diversas funções ecossistêmicas, tais como remoção de fezes, revolvimento do solo, incorporação de nutrientes no solo e dispersão de sementes (BRAGA et al. 2013). Além disso, para avaliações espaços-temporais da paisagem os escarabeíneos apresentam a vantagem de grandes abundâncias,

ciclos de vidas mais curtos e métodos de amostragens mais simplificados, o que facilita o planejamento de um desenho experimental para este tipo de abordagem.

Ademais, entender como a escala espacial e temporal afetam a biodiversidade é fundamental para que pesquisas futuras construam protocolos metodológicos que considerem estes aspectos, a fim de obter melhores informações de respostas das espécies a mudanças na cobertura e uso do solo, principalmente no subsídio as ações estratégicas de conservação e restauração da biodiversidade (RAPPOPORT et al. 2015). Neste cenário, uma região que necessita urgentemente dessas informações adicionais é a Floresta Amazônica, pois além da sua relevância biológica para o mundo (OLIVEIRA et al. 2017; STEEGE et al. 2013), tal região apresenta contextos de paisagem distintos que podem ser direcionados para ações de conservação (ex. Amazônia central), e para iniciativas de restauração (ex. arco do desflorestamento), além de estar presenciando atualmente um acréscimo de pressões humanas (BARLOW et al. 2019; NOBRE et al. 2016).

Neste contexto, esta tese visa vislumbrar sobre a temática da escala (espacial e temporal) da paisagem, a fim de compreender como estes parâmetros influenciam a diversidade de escarabeíneos na Amazônia Brasileira, para isso esta tese foi dividida em dois capítulos. No capítulo 1, o objetivo foi avaliar como a variabilidade nos tamanhos de paisagem afetam a relação paisagem x biodiversidade, ou seja, observar a *escala de efeito* (tamanho de paisagem na qual a espécie responde) para diferentes formas de agrupamentos/níveis ecológicos de escarabeíneos. Ainda nesse escopo, buscou-se ver se o tipo de métrica resposta pode influenciar na determinação desta escala de efeito, bem como se a biomassa também contribui nesta relação. No capítulo 2, o objetivo foi verificar qual o efeito da variabilidade da quantidade de habitat ao longo do tempo na diversidade de escarabeíneos, buscando responder se estes organismos possuem um atraso (*Lag*) na resposta a perda de habitat, caso sim, se este atraso é influenciado pela forma de agrupamento das espécies (níveis ecológicos) e tamanho dos indivíduos (biomassa).

2 Conclusão

As evidências observadas nesta tese proporcionaram compreender melhor como os aspectos de escala (espacial e temporal) da paisagem influenciam a determinação da diversidade de espécies atual de escarabeíneos na Amazônia. Assim, no capítulo 1 se observou que a escala espacial ou especificamente a *escala de efeito* para escarabeíneos não é

sensível a níveis ecológicos organizados de forma hierárquica (assembleia, grupo funcional e espécie), pois cada nível apresentou uma escala de efeito que não refletia tal organização. Além disso, também se registrou a influência da variável resposta utilizada em identificar a escala de efeito, a exemplo, da riqueza de espécies que não mostrou sensibilidade a variação na escala espacial. Por outro lado, a abundância se mostrou bem mais sensível e viável para avaliação da escala de efeito em escarabeíneos, com respostas para todos os níveis ecológicos. Por último, neste capítulo se percebeu que a biomassa (*proxy* de tamanho) não têm efeito algum na relação entre quantidade de cobertura florestal na paisagem e abundância de escarabeíneos, pois espécies de diferentes tamanhos (pequenos, médios e grandes) apresentaram respostas similares as alterações na paisagem.

No capítulo 2 se identificou os efeitos da escala temporal na diversidade de escarabeíneos, principalmente a partir do registro de tempo necessário para que estes respondam a alterações passadas na paisagem, na qual foi de 9 anos. Tal achado, informa que perturbações ao nível da paisagem (ex. perda e fragmentação de habitat) não impactam imediatamente a assembleia e grupos funcionais de escarabeíneos, mas tais consequências são efetivadas completamente ao longo de vários anos após o distúrbio. Isto foi registrado apenas para a abundância, enquanto a riqueza de espécies não apresentou uma relação clara com as alterações passadas e atuais na paisagem. Adicionalmente, se observou que dependendo do nível ecológico que se considera (ex. assembleia ou grupo funcional) a magnitude do atraso nas respostas (“*time lag*” - tempo de relaxamento) das espécies pode ser maior, pois grupo funcional baseado na estratégia de alocação de recursos (paracoprídeos, telecoprídeos e endocoprídeos) apresentaram um maior tempo de resposta as alterações passadas, expresso a partir do acumulativo de mudanças ao longo dos anos. Em contrapartida, a assembleia geral e grupos baseados em tamanho (pequenos, médios e grandes) responderam a um ano específico. Por fim, se constatou que o tamanho dos escarabeíneos não é um atributo que condiciona o tempo de respostas a perda de cobertura florestal, uma vez que, todas as espécies organizadas neste critério de tamanho responderam ao mesmo ano de modificação na paisagem.

Neste sentido, ao considerarmos a conexão das conclusões dos dois capítulos, se percebe que as interpretações/identificações das respostas e/ou padrões biológicos em paisagens fragmentadas são condicionadas pelas escalas espaciais e temporais da paisagem, bem como pelas características e nível de observação das espécies. Logo, para melhor entendimento das relações paisagem x biodiversidade, estes aspectos da paisagem e das espécies devem ser bem discutidos.

Esta discussão de escala compreende um dos pilares da ecologia de paisagem (TURNER et al. 1993), pois definir um tamanho de paisagem único, padrão e/ou um momento específico no tempo para inferir sobre biodiversidade é um desafio no diálogo sobre mecanismos de conservação e restauração em uma perspectiva ampla, não focada em uma espécie-específico (RAPPAPORT et al. 2015). Ao observar que escarabeíneos possuem distinções nas suas expressões a paisagem quando organizados e medidos de diferentes formas, não havendo uma resposta única para o grupo no geral, se destaca o desafio de compreender as interações espaço-temporais. Isto foi perceptível quando a escala espacial de efeito é variável, em função da métrica resposta e agrupamento ecológico. Além disso, as distinções também se evidenciam na perspectiva temporal, quando alguns grupos ecológicos apresentam um tempo de relaxamento de 9 anos, enquanto outros são mais sensíveis a mudanças acumulativas na paisagem. No entanto, em pelo menos um dos aspectos analisados há um padrão de resposta comum, o atributo biológico de tamanho (biomassa), que respondem as modificações espaciais e temporais de forma similar entre as espécies.

Estes tópicos devem ser aplicados nos planejamentos de conservação e restauração (TAMBOSI et al. 2013), nas pesquisas científicas, na definição geográfica da implementação da Reserva Legal (METZGER et al. 2019; 2010) e no planejamento de áreas produtivas, visando obter o melhor design para promoção da biodiversidade ao considerar o histórico da paisagem e a percepção espacial das espécies (ARROYO-RODRÍGUEZ et al. 2020). Isto é necessário para otimizar esforços de promoção da biodiversidade, almejando ganhos em escala e sucesso nestas iniciativas. Paisagens com o histórico de incremento de habitat ao longo do tempo e maior estabilidade são mais interessantes para intervenções, combinados com limiares ecológicos (CROUZEILLES & CURRAN, 2016; TAMBOSI et al. 2013). Concomitante, abordagens multi-escala (espacial e temporal) devem ser utilizadas na ausência de conhecimento consolidado das espécies (MIGUET et al. 2016), sendo interessante a abordagem multi-espécie nos casos de trabalhos a nível de assembleia (HOLLAND et al. 2005).

Assim, esta tese contribui para a discussão da relevância da escala na paisagem, a partir dos registros do primeiro capítulo (i) ao identificar que a escala espacial não é determinada hierarquicamente pelos níveis ecológicos e (ii) as variáveis respostas condicionam a definição da escala de efeito. Ao mesmo tempo, novas questões também surgiram, tais como quais atributos morfológicos das espécies se deve considerar para estimar os impactos das mudanças da paisagem; quais métricas respostas são mais ajustadas para

avaliação da escala espacial; há uma escala padrão para inferências multi-táxons. Por sua vez, no capítulo 2 a (i) identificação do tempo de relaxamento de 9 anos para escabeíneos, (ii) distinção no retardo das respostas em função dos níveis/agrupamentos ecológicos e (iii) ausência do efeito da biomassa na escala espacial e temporal, respectivamente, nos apresenta novas questões a serem respondidas. Qual modelo conceitual de paisagem é mais adequado para avaliação temporal, paisagens binárias ou heterogêneas; qual a contribuição do tipo de matriz para ocorrência do débito de extinção e/ou crédito de espécies; a regeneração natural contribui a partir de qual idade/tempo para um ganho de espécies na paisagem; há um limiar temporal de referência que se pode adotar para estimar o tempo de retardo na resposta da biodiversidade (vertebrados, invertebrados e vegetais) a mudanças na paisagem. Neste sentido, o conhecimento oriundo desta abordagem irá complementar/auxiliar na compreensão das lacunas ecológicas referentes ao declínio da diversidade taxonômica, funcional e funções ecossistêmicas que os ambientes naturais vêm sofrendo nas últimas décadas, com destaque para florestas tropicais, além de subsidiar a gestão de paisagens agricultáveis com informações que otimizem conservação e produção em uma única visão.

REFERÊNCIAS

- ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; FAHRIG, L. et al. Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. **Ecology Letters**. 2020.
- BANKS-LEITE, C., PARDINI, R., TAMBOSI, L.R., PEARSE, W.D., BUENO, A.A., BRUSCAGIN, R.T. et al. Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. **Science**, v.345, p.1041–1045. 2014.
- BANKS-LEITE, C.; EWERS, R.M.; METZGER, J.P. The confounded effects of habitat disturbance at the local, patch and landscape scale on understory birds of the Atlantic Forest: Implications for the development of landscape-based indicators. **Ecological Indicators**. 2012.
- BARLOW, J. et al. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, 000, 2016.
- BARLOW, J.; BERENQUER, E.; CARMENTA, R.; FRANÇA., F. Clarifying Amazonia’s burning crisis. **Global Change Biology**. Letter to the Editor. 2019.
- BENCHIMOL et al. Translating plant community responses to habitat loss into conservation practices: Forest cover matters. **Biological Conservation**. v.209, pp.499-507, 2017.
- BETTS, M.G; WOLF, C.; RIPPLE, W.I.; PHALAN, B.; MILLERS, K.A.; DUARTE, A.; BUTCHART, S.H.M.; LEVI, T. Global forest loss disproportionately erodes biodiversity in intact landscapes. **Nature**. v.547,n.441. 2017.
- BRAGA, R.F; KORASAKI, V.; ANDRESEN, E.; LOUZADA, J. Dung Beetle Community and Functions along a Habitat-Disturbance Gradient in the Amazon: A Rapid Assessment of Ecological Functions Associated to Biodiversity. **PLoS ONE**. v.8, n.2, 2013.
- CROUZEILLES, R. & CURRAM, M. Which landscape size best predicts the influence of forest cover on restoration success? A global meta-analysis on the scale of effect. **Journal of Applied Ecology**, v.53, p.440-448. 2016.

- FAHRIG et al. Is habitat fragmentation is bad for biodiversity?. **Biological Conservation**, 230. 179-186, 2019.
- FAHRIG, L., BAUDRY, J., BROTONS, L., BUREL, F. G., CRIST, T. O., FULLER, R. J., MARTIN, J.L. Functional heterogeneity and biodiversity in agricultural landscapes. **Ecology Letters**, 14, 101–112, 2011.
- FLETCHER et al. Is habitat fragmentation good for biodiversity?. **Biological Conservation**. v.226, pp.9-15, 2018.
- HOLLAND, J.D.; FAHRIG, L.; CAPPUCINO, N. Body size affects the spatial scale of habitat-beetle interactions. **Oikos**. v.110, pp.101-108, 2005.
- HYLANDER, K. & EHRLÉN, J. The mechanisms causing extinction debts. **Trends in Ecology and Evolution**. v.28, p.341-346. 2013.
- JACKSON, H.B. & FAHRIG, L. (2012) What size is a biologically relevant landscape?. **Landscape Ecology**, 27, 929– 941.
- JACKSON, H.B.; FAHRIG, L. Are ecologist conducting research at the optimal scale?. **Global Ecology and Biogeography**, 24, 52-63, 2015.
- KUUSAAARI, M.; BOMMARCO, R.; HEIKKINEN, R.K. et al. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. **Trends in Ecology and Evolution**. 24:564–71.2009.
- LEITE, C.M.P.; MARIANO-NETO, E.; ROCHA, P.L.B.D. Biodiversity thresholds in invertebrate communities: the response of dung beetle subgroups to forest loss. **Plos One**. v.13.n.8.2018.
- LENNOX, G. D. et al. Second rate or a second chance? Assessing biomass and biodiversity recovery in regenerating Amazonian forests. **Global Change Biology**, v. 24, n. 12, p. 5680– 5694, 2018.
- LIMA, M.M.; MARIANO-NETO, E. Extinction thresholds for Sapotaceae due to forest cover in Atlantic Forest landscapes. **For Ecol Manage**. v.312, pp.260–270, 2014.
- LIRA, P.K.; DE SOUZA LEITE, M. & METZGER, J.P. Temporal Lag in Ecological Responses to Landscape Change: Where Are We Now?. **Current Landscape Ecology, Rep 4**, pp.70–82, 2019.
- LIRA, P.K.; EWERS, R.M.; BANKS-LEITE, C.; PARDINI, R.; METZGER, J.P. Evaluating the legacy of landscape history: extinction debt and species credit in bird and small mammal assemblages in the Brazilian Atlantic Forest. **Journal of Applied Ecology**. 49:1325–33.2012.
- METZGER, J.P. 2001. O que é Ecologia de Paisagem. **Biota Neotropica**. v.1, n.1.
- METZGER, J.P. et al. Why Brazil needs its Legal Reserve?. **Perspectives in Ecology and Conservation**. 2019.
- METZGER, J.P. O Código Florestal tem Base Científica?. **Natureza e Conservação**. v.8, n.1. pp.1-5. 2010.
- METZGER, J.P.; MARTENSEN, A.C.; DIXO, M.; BERNACCI, L.C.; RIBEIRO, M.C.; TEIXEIRA, A.M.G.; PARDINI, R. Time lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. **Biological Conservation**. v.142. pp.1166-1177, 2009.
- MIGUET, P.; JACKSON, H.B.; JACKSON, N.B.; MARTIN, A.E.; FAHRIG, L. What determine the spatial extent of landscape effects on species?. **Landscape Ecology**. v.31.pp.1177-1194, 2016.
- MORAGA, A.D.; MARTIN, A.E.; FAHRIG, L. The scale of effect of landscape context varies with the species response variable measured. **Landscape Ecology**, 2019.
- NOBRE et al. Land-use and climate change risks in the Amazon and the need of a novel sustainable development paradigm. **PNAS**. v.113, n.39, pp. 10759-10768, 2016.
- OLIVEIRA, U.; VASCONCELOS, M.F.; SANTOS, A.J. Biogeography of Amazon birds: rivers limit species composition, but not areas of endemism. **Scientific Reports**. v.7, n.2992, 2017.
- PRIST, P.R.; MICHALSKI, F.; METZGER J.P. How deforestation pattern in the Amazon influences vertebrate richness and community composition. **Landscape Ecology** 27:799–812. 2012.

RAPPAPORT, D.I.; TAMBOSI, L.R.; METZGER, J.P. A landscape triage approach: combining spatial and temporal dynamics to prioritize restoration and conservation. **Journal of Applied Ecology**. v.52, pp.590–601, 2015.

SÁNCHEZ-BAYO, F. & WYCKHUYS, K.A.G. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. **Biological Conservation**, v.232,p.8-27.2019.

STEEGE et al. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. **Science**. v.342. 2013.

TAMBOSI, L. R.; MARTENSEN, A.C.; RIBEIRO, M.C.; METZGER, J.P. A Framework to Optimize Biodiversity Restoration Efforts Based on Habitat Amount and Landscape Connectivity. **Restoration Ecology**. v.22, pp. 169-177. 2013.

TURNER et al. A revised concept of landscape equilibrium: Disturbance and stability on scaled landscapes. **Landscape Ecology**. v.8, n.3, pp. 213-227, 1993.

TURNER, M.G.; GARDNER, R.H.; O'NEILL, R.V. Landscape Ecology in theory and practice pattern and process. Springer Science Business Media. 2001.

UEZU, A.; METZGER, J.P. Time-lag in responses of birds to Atlantic forest fragmentation: restoration opportunity and urgency. **PLoS One**. v.11, 2016.

SEGUNDA PARTE – ARTIGOS

ARTIGO 1 – Is Landscape Size (“*Scale of Effect*”) determined by Ecological Attributes or Measures Variables?

Artigo a ser submetido ao periódico *Landscape Ecology*

O Tamanho da Paisagem (“Escala de Efeito”) é determinado por atributos ecológicos ou variáveis medidas?

Cézar Borges^{1,2*}, Júlio Louzada^{1,3}, Luiz Magnago⁵, Victor H. F. Oliveira¹, Jos Barlow^{1,3,4}

1. ¹Setor de Ecologia/Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG, Brasil
2. ²Programa de Ciências, WWF-Brasil, Brasília, Brasil
3. ³Lancaster Environment Centre, Lancaster University, Lancaster, United Kingdom
4. ⁴MCTIC/Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, Brasil
5. ⁵Universidade Federal do Sul da Bahia, Centro de Formação em Ciências e Tecnologias Agroflorestais, Itabuna, BA, Brasil

Autor Correspondente: Cézar Augusto Reis da Fonseca Borges;
 Instituição: Universidade Federal de Lavras, Departamento de Biologia
 Endereço: Campus Universitário, P.O. Box 3037, CEP 37200-000 - Lavras/MG – Brasil.
 Email: cezar-fonseca@hotmail.com.

Resumo

Contexto: A relação entre estrutura da paisagem e biodiversidade ainda apresenta lacunas, tanto biológicas quanto espaciais, uma delas é a identificação da “*escala de efeito*” para as espécies. Muitos estudos têm avaliado a “*escala de efeito*” em nível de assembleia frequentemente para diversos grupos taxonômicos, porém classificações mais específicas (ex. nível de espécies, grupos funcionais e grupos de tamanho), raramente tem sido considerada neste tema.

Objetivo: Nosso objetivo foi avaliar (i) se o nível ecológico de análise (assembleia, grupo funcional e espécie), e (ii) o tipo de variável resposta determinam a identificação da escala de efeito e, (iii) se a biomassa afeta a relação da paisagem com a diversidade biológica. Para responder tais questões se utilizou besouros escarabeíneos como organismos modelo.

Método: Nós testamos a escala de efeito a partir da relação entre cobertura florestal na paisagem com riqueza de espécies, abundância e biomassa de escarabeíneos em três níveis ecológicos (assembleia, grupo funcional e espécies), em 38 pontos amostrais na Amazônia Brasileira. A escala de efeito foi baseada na quantificação da cobertura florestal em 26 escalas espaciais distintas (270 – 1020 m), nas quais foram relacionados com a diversidade de escarabeíneos a partir de modelos lineares generalizados (GLM) submetidos a abordagem da seleção de modelos baseados no Critério de Informação de Akaike (AIC).

Resultados: Níveis ecológicos e grupos funcionais apresentam escalas de efeito aleatórias, além disso a riqueza de espécies, em todos níveis ecológicos, não respondeu as mudanças na cobertura florestal em nenhuma escala espacial. Por sua vez, a abundância foi sensível a variabilidade de habitat na paisagem, com a escala de efeito sendo identificada em todas categorias biológicas analisadas. Por fim, a biomassa dos escarabeíneos não interfere na relação destes com a estrutura da paisagem.

Conclusões: O nível ecológico e o grupo funcional não determinam de forma hierárquica a escala de efeito, enquanto o tipo de variável resposta tem efeito direto. A abundância se mostrou mais sensível as mudanças na quantidade de habitat (cobertura florestal) em diferentes escalas espaciais do que a riqueza de espécies. Concomitante, espécies com maiores abundâncias responderam a tamanhos de paisagens maiores e o efeito da cobertura florestal na biodiversidade foi único, independente do tamanho (biomassa) das espécies.

Palavras-chave: estrutura da paisagem, quantidade de habitat, perda de habitat, modelos multi-escala, invertebrados.

1 Introdução

A perda e fragmentação de habitat em florestas tropicais (Amazônia, África e Sudeste Asiático) tem conduzido a um declínio global da biodiversidade e incremento das emissões de carbono (Betts et al. 2017; Brinck et al. 2017). Mudanças na estrutura da paisagem (composição e configuração) afetam a biodiversidade a nível da mancha (ex. efeitos de área, borda e isolamento) (Laurance et al. 2018; Fahrig, 2017) e a nível da paisagem (ex. efeitos da quantidade de habitat e heterogeneidade) (Fahrig et al. 2019; 2011). Para o sucesso das estratégias de conservação e restauração da biodiversidade é essencial a consideração dos aspectos a nível da paisagem e não somente a nível das manchas de habitat, pois a quantidade de habitat, por exemplo, condiciona a ocorrência de limiares ecológicos (limiar de percolação e fragmentação) (Andrén, 1994; Banks-Leite, 2014) que compreendem a limites mínimos de habitat na paisagem para a manutenção da biodiversidade. Estes limiares podem ser indicadores de locais/paisagens mais prioritárias a receberem ações deste cunho (Crouzeilles & Curran, 2016).

No entanto, os efeitos da paisagem na biodiversidade ainda não são completamente claros, uma das questões não respondidas neste âmbito é qual tamanho de paisagem deve ser

definido para se avaliar as interações entre mudanças no uso e cobertura da terra e diversidade biológica (Smith et al. 2011; Martin & Fahrig, 2012). Para isso, é necessário conhecer a “*escala de efeito*”, na qual consiste no tamanho de paisagem ajustada para a resposta da biodiversidade as alterações na paisagem (Jackson & Fahrig, 2015), pois caso a escala de efeito seja inadequada há o risco de interpretações equivocadas (nulos, positivos ou negativos) dos efeitos da perda e fragmentação de habitat nas espécies (Fahrig, 2017). Ademais, também há influência da magnitude da métrica de paisagem medida no ponto amostral, pois de acordo com o incremento do tamanho da paisagem tal relação (métrica de paisagem x métrica biológica) se enfraquece (Miguet et al. 2017).

Além disso, de forma teórica se espera que métricas preditoras e respostas também possuam uma influência na determinação da escala de efeito (Moraga et al. 2019; Jackson & Fahrig, 2015). Como métricas preditoras que representam a estrutura da paisagem, temos dois grandes grupos, métricas de composição e configuração, nas quais podem ser divididas em dois outros aspectos, métricas estruturais e funcionais (ambas escalas de mancha e paisagem) (McGarigal et al. 1995). Por outro lado, as métricas respostas (biológicas) podem ser baseadas em diferentes atributos ecológicos que representem diversidade (ex. riqueza de espécies, abundância e composição), indivíduos (ex. abundância e densidade) e traços funcionais (ex. biomassa, tamanho da asa e pata), com cada medida apresentando uma dinâmica espacial regional ou local em diferentes escalas de tempo (Miguet et al. 2016).

Além da influência das métricas na escala de efeito, o nível ecológico também pode produzir alguma interferência. Entende-se por nível ecológico as diferentes formas de agrupamentos das espécies, seja na forma de comunidade de um determinado grupo taxonômico (assembleia), ou a partir de atributos ecológicos, morfológicos, comportamentais semelhantes que espécies possuem (grupo funcional), ou em um menor nível (espécie), considerando suas singularidades ecológicas (Stroud et al. 2015). Assim, estes diferentes níveis podem também influenciar a escala de efeito, devido a relação que possuem com as métricas biológicas, pois estas expressam níveis específicos de informação, tais como densidade, composição e traços funcionais (Miguet et al. 2016). Portanto, a dimensão espacial em que cada nível ecológico ocupa (seja assembleia, grupo funcional ou espécie) pode refletir um padrão de hierarquização estrutural destes níveis na identificação da escala de efeito.

Um grupo interessante de se avaliar as influências da escala espacial são os invertebrados, pois são bons indicadores de perturbações ambientais, seja em função das suas

altas taxa de diversidade e abundância, bem como pela sua sensibilidade ambiental (Uehara-Prado et al. 2009). Além disso, se estima que na próxima década possa haver uma perda de espécies de insetos de aproximadamente 40%, devido a drivers de perda de habitat, poluição por pesticida e fertilizantes, mudanças no clima e introdução de espécies (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). Dentre os invertebrados de ecossistemas terrestres estão os escarabeíneos (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019), que além desta vulnerabilidade a extinções, também são considerados bons indicadores ambientais, sensíveis a quantidade de cobertura florestal disponível na paisagem (Alvarado et al. 2018), e a distúrbios ambientais locais (Beiroz et al. 2019), sendo considerados um bom organismo modelo para avaliação das modificações na paisagem e biodiversidade.

Neste sentido, avaliamos como a escala de efeito da paisagem é influenciada pelos agrupamentos ecológicos (níveis ecológicos e grupos funcionais) e por medidas biológicas de escarabeíneos na Amazônia brasileira. Especificamente, analisamos (i) se o nível ecológico (assembleia, grupo funcional e espécie) e (ii) as diferentes métricas respostas influenciam na determinação da escala de efeito e (iii) se a biomassa interfere na relação da estrutura da paisagem com a biodiversidade.

Nossas hipóteses são que há uma hierarquização na determinação da escala de efeito, baseada no nível ecológico, com maiores agrupamentos respondendo a tamanho de paisagens amplas e vice-versa, isto por causa dos ruídos gerados pelo agrupamento de espécies com diferentes características ecológicas, o que produz respostas em ampla escala (Jackson & Fahrig, 2015). Concomitante, esperamos que a variável resposta tenha uma influência direta na escala de efeito, devido cada métrica biológica ter uma relação espacial diferente (Miguet et al. 2016). Por fim, se espera que organismos maiores ocupem áreas mais amplas e respondam as alterações na paisagem em larga escala, sendo a biomassa uma característica dependente da variabilidade da quantidade de habitat (Pessoa et al. 2016) em múltiplas escalas.

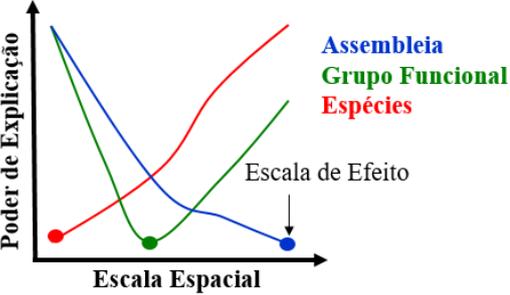
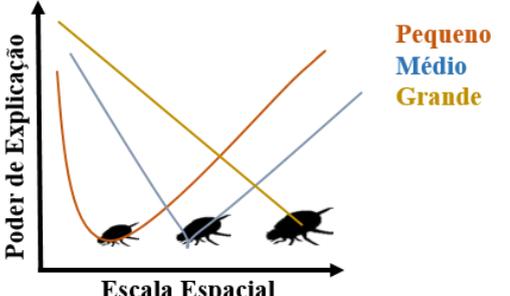
| Hipóteses | Descrição das Hipóteses | Relação Esperada |
|-------------------------|--|---|
| H1: Nível ecológico | A escala de efeito aumenta conforme o tamanho (nº de espécies/indivíduos) do nível ecológico. |  <p>Assembleia Grupo Funcional Espécies</p> <p>Escala de Efeito</p> |
| H2: Variáveis respostas | A essência da variável resposta influencia na escala de efeito. |  <p>Riqueza de Espécies Abundância</p> |
| H3: Biomassa | A relação da paisagem com as espécies é condicionada pela biomassa (<i>proxy</i> de tamanho). |  <p>Pequeno Médio Grande</p> |

Figura 1: Hipóteses esperadas para a influência dos níveis ecológicos (assembleia, grupos funcional e espécies) e medidas biológicas (riqueza de espécies, abundância, biomassa) de escarabeíneos na determinação da escala de efeito.

2 Material e Método

2.1 Área de Estudo

Foram selecionadas 38 paisagens fragmentadas amazônicas situadas no Oeste do estado Pará, distribuídas nos municípios de Santarém e Belterra, ambas localizadas na confluência dos rios Tapajós e Amazonas (Figura 2). As atividades econômicas rurais predominantes nesta região são agricultura mecanizada, extração de madeira (seletiva ou não) e pecuária, sendo estes os principais *drivers* de mudanças no uso e cobertura da terra. Embora as taxas de desflorestamento tenham declinado nos últimos anos, é possível observar em remanescentes florestais e/ou grandes blocos contínuos de floresta de *Terra firme* a ocorrência de distúrbios ambientais locais, oriundos da extração de madeira e queimadas, o que têm causado gradientes de distúrbios ambientais (Barlow et al. 2016; Gardner et al. 2015; Berenger et al. 2014).

2.2 Seleção das Paisagens

A partir do mapeamento de uso e cobertura do solo produzido pela Rede Amazônia Sustentável (RAS) no ano de 2010 (ver Gardner et al. 2015), este produto foi reclassificado para um mapa binário (floresta vs não-floresta). Neste, foram identificadas paisagens que constituíssem um gradiente de cobertura florestal em múltiplas escalas espaciais, tendo como *proxy* da estrutura da paisagem a porcentagem da paisagem (PLAND) ocupada por floresta. Este indicador foi escolhido por ser um melhor preditor de biodiversidade em paisagens fragmentadas (Banks-Leite et al. 2014; Fahrig, 2013), especialmente para escarabeíneos (Leite et al. 2018; Alvarado et al. 2018). A fim de representar a escala de efeito, foram consideradas 26 escalas espaciais (*buffers*) que variavam de 270 – 1020 m de raio com intervalos de 30 m, baseado na área de vida de escarabeíneos (Barlow et al. 2016). Em cada escala foram medidas a quantidade de cobertura florestal nas paisagens amostrais (n=38). Assim, o gradiente formado apresentou uma variabilidade de 8-100% e 8-98% de cobertura florestal na mínima (270 m) e máxima escala (1020 m), respectivamente. A referência espacial para a criação dos *buffers* foram as armadilhas centrais dos transectos amostrais de escarabeíneos (centroídes). As análises espaciais e cálculos de métricas foram realizadas em ambiente de Sistema de Informação Geográfica (SIG) a partir do ArcGIS 10.1 e do *software* R (R Core Team, 2018), com auxílio do pacote *raster* (Hijmans et al. 2020) e *spatialEco* (Evans et al. 2020).

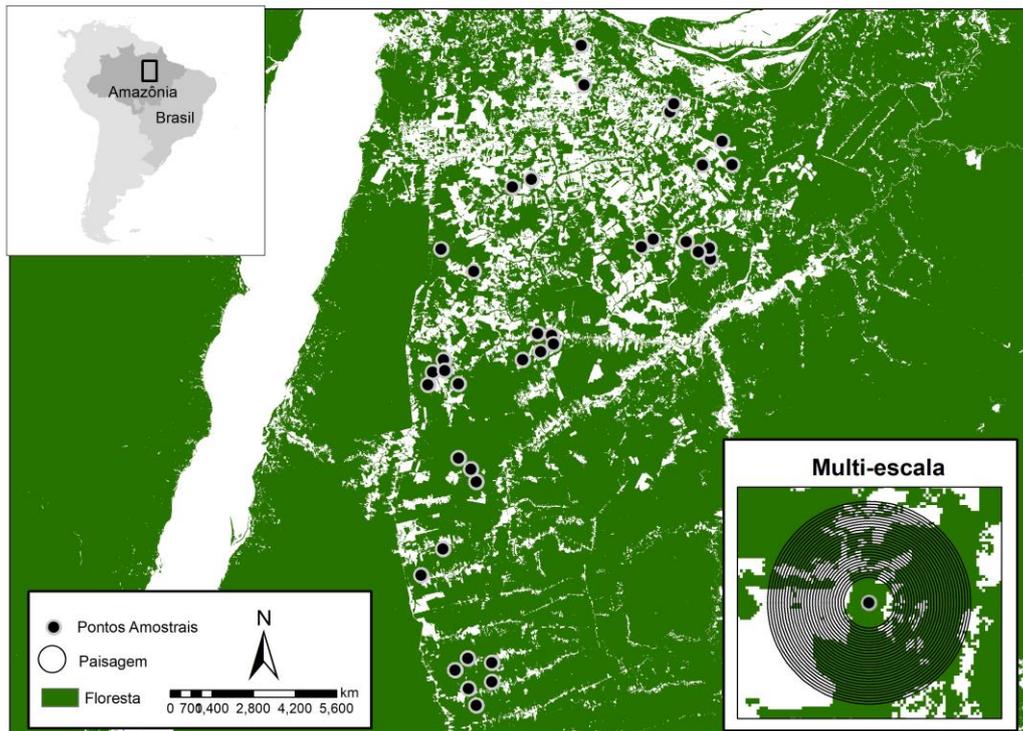


Figura 2. Paisagens amostrais localizadas no estado do Pará, Amazônia, Brasil. Os pontos pretos representam 38 paisagens que foram amostradas biologicamente e nas quais foram quantificadas a % cobertura florestal em 26 escalas espaciais que variavam de 270 – 1020 m de raio.

2.3 Desenho Amostral

Os escarabeídeos foram amostrados no ano de 2010 em três estações de amostragem (0, 150 e 300 m) distribuídos ao longo de um transecto de 300 m estabelecido em cada uma das paisagens amostrais. A amostragem deste grupo foi conduzida através de armadilhas tipo *pitfalls* com raio de 14 cm e altura de 9 cm, com iscas de 50 g de fezes (80% de porco, 20% humana) e com uma solução composta por 5% de detergente e 2% de sal. As armadilhas foram inspecionadas após 48 horas e todos os indivíduos amostrados foram identificados por Fernando Vaz de Mello, taxonomista da Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT) (Gardner et al. 2015).

A quantificação da biomassa de todas as espécies registradas foi realizada a partir da seleção de 20 indivíduos de cada espécie ou de todos os indivíduos das espécies com abundância inferior a 20. Todos indivíduos foram secados (70°) e pesados em uma balança de precisão ($\pm 0.0001g$). A assembleia de escarabeídeos foi classificada em grupos funcionais baseados na estratégia de alocação de recursos (telecoprídeos, paracoprídeos e endocoprídeos). Telecoprídeos são espécies que deslocam seu recurso por uma determinada distância para posteriormente enterrá-las para alimentação e reprodução. Paracoprídeos

escavam túneis subterrâneos verticais próximos ao depósito do recurso (esterco), no qual é local de armazenamento deste para fins de alimentação e reprodução. Endocoprídeos por sua vez, nidificam, se alimentam e reproduzem-se no interior do próprio recurso (Hanski & Cambefort, 1991). Além deste atributo, também houve a categorização das espécies em grupos de tamanho baseados na biomassa (*proxy* de tamanho), a partir do Intervalo de Confiança (IC). Assim, todas espécies que apresentaram biomassa abaixo do limite inferior do IC foram consideradas pequenas, as que se encontravam dentro do IC foram consideradas médias e as espécies com biomassa acima do limite superior foram categorizadas como grandes.

Ademais, as espécies mais abundantes de cada grupo funcional e de tamanho tiveram seus números de indivíduos associados com a cobertura florestal, a fim de representarem o nível ecológico menor (espécie). As variáveis respostas consideradas foram riqueza de espécies e abundância para o nível ecológico da assembleia e grupos, enquanto para espécies foi considerada a abundância, pois tais medidas são as mais comuns em estudos de paisagens tropicais fragmentadas (Metzger et al. 2009).

2.4 Análise de Dados

Os dados foram analisados em duas etapas. A primeira, baseada na abordagem da seleção de modelos pelo Critério de Informação de Akaike (AIC), a partir de Modelos Lineares Generalizados (GLM) com erro de distribuição de *Poisson*. Nesta etapa foram construídos modelos com a cobertura florestal (variável preditora) medida nas diversas escalas espaciais, associadas a riqueza de espécies e abundância de escarabeíneos (variáveis resposta), a fim de identificar a escala de efeito para os níveis ecológicos e grupos analisados (assembleia, grupos funcionais e espécies; telecoprídeos, paracoprídeos, endocoprídeos, pequenos, médios e grandes; espécies mais abundantes). Para isto, foi obtido o valor de AICc (corrigido para pequenas amostras) de cada modelo em sua respectiva escala espacial. Como parâmetro de avaliação dos modelos foi considerado o ΔAIC , que consiste na diferença do modelo com menor AIC (mais plausível) em relação aos demais, logo todos modelos que apresentaram $\Delta AIC \leq 2$ foram considerados plausíveis (Burnham & Anderson, 2002). Para esta análise multi-escala os modelos foram construídos a partir da função *multifit* do R que é adequada para avaliação da escala de efeito (Huais, 2018). A segunda etapa consistiu na formulação de modelos lineares, a nível de espécies, que relacionavam a cobertura florestal em múltiplas escalas com as abundâncias de todas as espécies que apresentavam número de

indivíduos acima da média da abundância total (n=36 espécies). Este critério foi adotado, a fim de se obter uma abundância representativa de cada espécie para melhor inferência dos modelos. Na sequência, foi extraído o *slope* (magnitude do efeito) de cada modelo (escala de efeito) selecionado para ser relacionado com a biomassa de suas respectivas espécies, a fim de verificar a existência de efeito da biomassa na relação da estrutura da paisagem com a diversidade de escarabeíneos. Todas as análises foram realizadas em R versão 3.5.1 usando o pacote *stats* (R Core Team, 2018) e a função *multifit* (Huais, 2018).

3 Resultados

Foram amostrados um total de 9361 indivíduos de escarabeíneos pertencentes a 74 espécies (46 paracoprídeos, 18 telecoprídeos e 10 endocoprídeos ou 49 pequenos, 14 médio e 11 grandes). A média da biomassa das 36 espécies selecionadas foi 0.172052 g (minimum = 0.0001 e máximo = 2.855744). A espécie mais abundante foi *Canthon fulgidus* (1638 indivíduos), enquanto as de menor abundância que apresentaram apenas um indivíduo registrado foram *Dichotomius nisus*, *Canthidium (Canthidium) multipunctatum*, *Canthidium (Canthidium) sp.3*, *Canthon aff. Chalybaeus* e *Canthon aff. Heyrovskyi*.

A riqueza de espécies não respondeu a escala de efeito, ou seja, não houve uma escala apropriada para avaliar o efeito da paisagem no número de espécies, enquanto a abundância já foi mais sensível a variabilidade no tamanho das paisagens (Figura 3). A relação da estrutura da paisagem e abundância de escarabeíneos variou ao longo da escala espacial com a assembleia geral, endocoprídeos e pequenos respondendo a amplas escalas (1020, 840 e 870 m, respectivamente), enquanto a escala de efeito para paracoprídeos, telecoprídeos e médios foi a mesma (270 m) e grandes não houve definição (Tabela 1, MS1,2,4). Todas espécies mais abundantes responderam a escalas mais amplas (*Canthon fulgidus* - S₈₁₀, *Onthophagus sp.1* - S₁₀₂₀, *Canthidium (Canthidium) aff. Deyrollei* - S₉₉₀, *Canthon proseni* - S₈₇₀ and *Eurysternus caribaeus* - S₉₀₀) (Tabela 1, MS3,4).

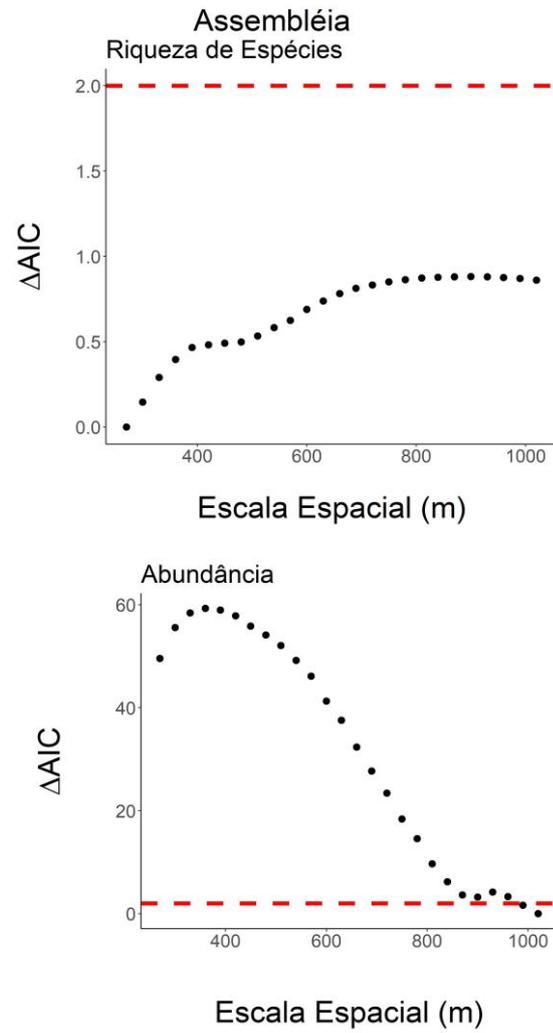


Figura. 3 Valores de ΔAIC dos Modelos Lineares Generalizados (GLM) selecionados para cada escala espacial (270 – 1020 m), no qual representam a relação da % cobertura florestal com a riqueza de espécies e abundância da assembleia de escarabeíenos. A linha tracejada vermelha representa o critério de seleção dos modelos plausíveis $\Delta AIC \leq 2$.

Tabela. 1 Identificação das escalas de efeito de cada nível ecológico (assembleia, grupos funcionais e espécies) e variáveis respostas (riqueza de espécies e abundância) de escarabeíneos.

| Variável Resposta | Nível Ecológico/Grupo | Escala de Efeito (m) | AIC |
|---------------------------|--|----------------------|-------|
| Riqueza de Espécie | | | |
| | Assembleia | Ausente | - |
| | Paracoprídeo | Ausente | - |
| | Telecoprídeo | Ausente | - |
| | Endocoprídeo | Ausente | - |
| | Pequeno | Ausente | - |
| | Médio | Ausente | - |
| | Grande | Ausente | - |
| Abundância | | | |
| | Assembleia | 1020 | 3586 |
| | Paracoprídeo | 270 | 2018 |
| | Telecoprídeo | 270 | 1877 |
| | Endocoprídeo | 840 | 1708 |
| | Pequeno | 870 | 3163 |
| | Médio | 270 | 1231 |
| | Grande | Ausente | - |
| | <i>Canthidium (Canthidium) aff. Deyrollei</i> – Paracoprídeo | 990 | 112 |
| | <i>Canthon proseni</i> – Telecoprídeo | 870 | 614.4 |
| | <i>Eurysternus caribaeus</i> – Endocoprídeo | 900 | 661 |
| | <i>Canthon fulgidus</i> – Pequeno | 810 | 1343 |
| | <i>Onthophagus sp.1</i> – Médio | 1020 | 1199 |
| | <i>Deltochilum sp. 1</i> - Grande | Ausente | - |

Não houve efeito da biomassa na relação da abundância de escarabeíneos com as mudanças na cobertura florestal ($R^2=0.02$, $p= 0.38$) (Figure 4).

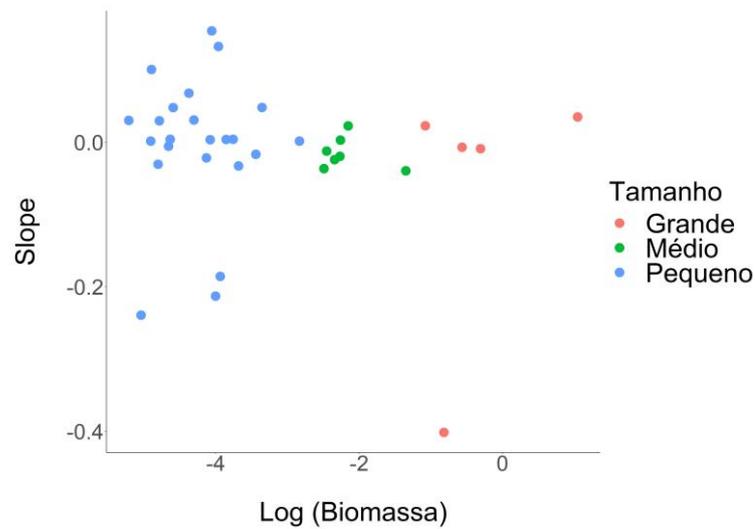


Figura. 4 Modelo linear mostrando a ausência de efeito da biomassa de 36 espécies de escarabeíneos, com diferentes tamanhos (pequeno, médio e grande), na relação da % cobertura florestal com a abundância destes. Slope = corresponde o grau de inclinação da reta de um modelo linear, no qual representa a magnitude do efeito da relação entre variável preditora (% cobertura florestal) e resposta (abundância). Os outliers foram removidos.

4 Discussão

Nossos resultados demonstram que a escala de efeito em escarabeíneos possui uma ampla variabilidade. Observa-se que o nível ecológico (assembleia, grupo funcional e espécies) e o grupo funcional não influenciam de forma hierárquica e padronizada, respectivamente, a definição da escala de efeito, porém o tipo de variável resposta biológica afeta diretamente esta identificação. A riqueza de espécies não possui uma sensibilidade as mudanças na % de cobertura florestal em múltiplas escalas, ou seja, independente do tamanho da paisagem o efeito da disponibilidade de floresta é a mesma. No entanto, na abundância é possível identificar e distinguir as escalas de efeitos para os diversos níveis ecológicos, grupos e espécies analisadas. Além disso, se percebe que as características de estratégia de alocação de recursos e tamanho de escarabeíneos não possuem uma clara relação com as mudanças na paisagem, pois não há um padrão na ocorrência da escala de efeito (Tabela 1). Por último, a abundância tem uma relação direta com a dimensão da escala espacial, pois independente do nível ecológico ou grupo funcional, as espécies e/ou agrupamentos que apresentam maior abundância possuem escala de efeito maiores.

Os níveis ecológicos considerados não afetaram de forma hierárquica a determinação da escala de efeito, isto porque cada nível teve uma escala distinta sem a expressão da estrutura/níveis dos agrupamentos considerados, somente os escarabeíneos grandes não responderam a nenhuma escala espacial. Tal resultado, está relacionado a ampla variabilidade de respostas individuais das espécies, quando agrupadas, que produz resíduos na resposta biológica em relação a escala de efeito entre grupos (Holland et al. 2005). Esses resíduos também são produzidos pela forma da relação das espécies com a paisagem, pois algumas respondem mais a fragmentação de habitat, sendo vulneráveis a efeito de área, borda e isolamento (Fahrig, 2017; 2013), especialmente em paisagens abaixo do limiar de fragmentação (Andrén, 1994), enquanto espécies especialistas são condicionadas mais pela disponibilidade de habitat na paisagem (Fahrig, 2013; Martensen et al. 2012; Pardini et al. 2009). Assim, é mais apropriado realizar análises multi-escala em espécies individuais, enquanto que, para assembleia seja recomendado utilizar abordagem multi-espécies (Holland et al. 2005). Outra alternativa é considerar características ecológicas mais específicas das espécies, a exemplo, da especificidade de habitat combinada com a heterogeneidade da paisagem (Fahrig, 2011), que expressam melhor a “percepção” das espécies, considerando as áreas de habitat e semi-habitat (Dufлот et al. 2015; Jackson & Fahrig, 2015).

A variável resposta tem uma forte influência na escala de efeito, independente do nível ecológico, pois para riqueza de espécies não houve nenhuma definição de escala, enquanto para a abundância a maioria dos agrupamentos tiveram sua escala de efeito identificada. A ausência de sensibilidade do número de espécies a escala, pode ser por causa desta métrica biológica representar trajetórias cumulativas, de combinações de múltiplas espécies que estão associadas a eventos de extinção e colonização, que demandam escalas espaciais e temporais maiores (Miguet et al. 2016). Assim, a riqueza de espécies pode ser mais apropriada para organismos com grande área de vida, tais como mamíferos e aves (Gestich et al. 2018; Torrenta & Villard, 2017).

A abundância apresentou uma boa condição a responder a variabilidade de cobertura florestal entre escalas espaciais, por causa desta métrica expressar informações relacionada ao espaço territorial (ex. densidade), o que a torna mais sensível a estrutura da paisagem (Miguet et al. 2016). Concomitante, a abundância representa o cumulativo de efeitos das mudanças no uso e cobertura da terra, em escala local e da paisagem, devido ela expressar informações de dinâmicas populacionais (mortes e nascimentos) e movimentação (imigração e emigração) (Miguet et al. 2016).

Ademais, a abundância também mostrou uma relação direta com a escala de efeito, no sentido de que maiores abundâncias respondem a maiores escalas (acima de 800 m), enquanto menores abundâncias respondem a menores escalas. Apesar desta relação clara entre abundância e escala de efeito, se observa que quando isto é analisado no âmbito de níveis ecológicos a distinção dos atributos das espécies promove resíduos que diluem o efeito da abundância na determinação da escala, sendo aquele padrão relacional mantido apenas ao nível menor (espécie). Tal interação está relacionado com a área de ocupação das espécies, nas quais espécies bem mais distribuídas no espaço são mais sensíveis a mudanças na paisagem (Dirzo et al. 2014). Por outro lado, as abundâncias de escarabeíneos podem também estar sendo afetadas indiretamente pela disponibilidade de recursos (ex. fezes de mamíferos) (Bogoni et al. 2019; Nichols et al. 2009). Logo, suas respostas podem estar mais relacionadas com o processo de defaunação (perda de vertebrados), do que com as mudanças no arranjo e composição espacial das áreas naturais (Raine et al. 2018).

Os efeitos da estrutura da paisagem nos escarabeíneos não foram influenciados pela biomassa, ou seja, independente do tamanho do organismo as consequências nas abundâncias são as mesmas. A ausência de influência da biomassa de como a perda de cobertura florestal afeta a abundância, pode estar relacionado ao fato da biomassa não ser um traço associado diretamente com o deslocamento dos indivíduos, logo características morfológicas de movimento, tais como tamanho de asa e pata sejam mais sensíveis mudanças na paisagem, devido representarem atributos relacionado com o espaço (Miguet et al. 2016).

Nossas conclusões indicam quatro importantes achados para pesquisas em paisagens fragmentadas. Primeiro, o nível ecológico (assembleia, grupo funcional e espécies) não influencia de forma hierárquica a escala de efeito, pois cada nível tem sua escala de forma aleatória, além disso grupo funcional também não explica a variação que há na identificação da escala de efeito. Segundo, a definição da escala de efeito é dependente do tipo de variável resposta, sendo a riqueza de espécies não sensível a escala de efeito, enquanto a abundância possui uma relação forte com esta. Terceiro, a abundância possui uma relação direta com a definição da escala de efeito, havendo uma relação linear de abundâncias elevadas responderem a escalas amplas, enquanto espécies com menores abundâncias respondem a tamanhos de paisagem menores. Finalmente, as mudanças na cobertura florestal afetam de forma única os escarabeíneos, independente do seu tamanho (baseado em biomassa), com a biomassa não determinando a escala de efeito. Assim, recomendamos que pesquisas futuras em ecologia de paisagem evitem o uso de escalas espaciais singulares em avaliações de níveis ecológicos mais elevados (ex. assembleia), porém que sejam consideradas abordagens multi-

escala para multi-espécies e que sejam selecionadas variáveis respostas que representem a percepção das espécies da paisagem.

5 Agradecimentos

Agradecemos a Rede Amazônia Sustentável (RAS) por disponibilizar os dados biológicos e cartográficos. Este estudo foi financiado em parte pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de financiamento 001.

6 Referências

- Alvarado, F.; Andrade, E.R.; Santos, B.A.; Prescott, G.; Souza, G.; Escobar, F. 2018. Forest cover is more important than farmland heterogeneity and livestock intensification for the retention of dung beetles phylogenetic diversity. **Ecological Indicators**. v.93,pp.524-532.
- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. **Oikos** 71:355–366.
- Banks-Leite, C., Pardini, R., Tambosi, L.R., Pearse, W.D., Bueno, A.A., Bruscin, R.T. et al. Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. **Science**, v.345, p.1041–1045. 2014.
- Barlow, J. et al. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, 000, 2016.
- 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.
- Berenguer, E. et al. A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. **Glob. Change Biol.** 20, 3713–3726 (2014).
- Betts, M.G; Wolf, C.; Ripple, W.I.; Phalan, B.; Millers, K.A.; Duarte, A.; Butchart, S.H.M.; Levi, T. Global forest loss disproportionately erodes biodiversity in intact landscapes. **Nature**. v.547,n.441. 2017.
- Bogoni, J.A.; Da Silva, P.G; Peres, C.A. Co-declining mammal-dung beetles faunas throughout the Atlantic Forest biome of South America. **Ecography**. v.42, p.1803-1818. 2019. doi: 10.1111/ecog.04670
- Brinck, K.; Fischer, R.; Groeneveld, J.; Lenhmann, S.; De Paula, M.D.; Putz, S.; Sexton, J.O.; Song, D.; Huth, A. High resolution analysis of tropical forest fragmentation and its impact on the global carbon cycle. **Nature communications**. v8, p.14855, 2017.
- Burnham, K.P.; Anderson, D.R. Model selection and multimodel inference: A practical information - theoretical approach. Springer Press, New York. 2002.
- Crouzeilles, R. & Curram, M. Which landscape size best predicts the influence of forest cover on restoration success? A global meta-analysis on the scale of effect. **Journal of Applied Ecology**, v.53, p.440-448. 2016.
- Dirzo, R.; Young, H.S.; Galetti, M.; Ceballos, G.; Isaac, N.J.B.; Collen, B. Defaunation in the Anthropocene. **Science**. v. 345. n. 6195. 2014.
- Duflot, R.; Aviron, S.; Ernoult, A.; Fahrig, L.; Burel, F. Reconsidering the role of ‘semi-natural habitat’ in agricultural landscape biodiversity: a case study. **Ecol. Res.**, 30, 75-83, 2015.
- Evans, J.S.; Murphy, M.A.; Ram, K. spatialEco. R package version 1.3-2.2020.

- Fahrig et al. Is habitat fragmentation is bad for biodiversity?. **Biological Conservation**, 230. 179-186, 2019.
- Fahrig, L. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. **Journal of Biogeography**, 40, 1649–1663, 2013.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., Martin, J.-L. Functional heterogeneity and biodiversity in agricultural landscapes. **Ecology Letters**, 14, 101–112, 2011.
- Fahrig, L., Ecological responses to habitat fragmentation per se. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.** 48, 1–23, 2017.
- Gardner, T. A. et al. 2015. A social and ecological assessment of tropical land uses at multiple scales: the Sustainable Amazon Network. **Phil. Tran. R. Soc. B.** 368.
- Gestich, C.C.; Arroyo-Rodríguez, V.; Ribeiro, M.C.; Cunha, R.G.T.d.; Setz, E.Z.F. Unraveling the scales of effect of landscape structure on primate species richness and density of titi monkeys (*Callicebus nigrifrons*). **Ecological Research**. v.34, pp.150-159, 2018.
- Hanski, I.; Cambefort, Y. Dung beetle ecology. Princeton University Press, New Jersey, 1991.
- Hijmans, R.J. et al. Raster. R package version 3.1.5. 2020.
- Holland, J.D.; Fahrig, L.; Cappuccino, N. Body size affects the spatial scale of habitat-beetle interactions. **Oikos**. v.110, pp.101-108, 2005.
- Huais, P.Y. multifit: an R function for multi-scale analysis in landscape ecology. **Landscape Ecology**. 33, 1023–1028, 2018. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0657-5>.
- Jackson, H.B.; Fahrig, L. Are ecologists conducting research at the optimal scale?. **Global Ecology and Biogeography**, 24, 52-63, 2015.
- Laurance, W.F.; Camargo, J.L.C.; Fearnside, P.M.; Lovejoy, T.E.; Williamson, G.B.; Mesquita, R.C.G.; Meyer, C.F.J.; Bobrowiec, P.E.D.; Laurance, S.G. 2018. An Amazonian rainforest and its fragments as a laboratory of global change. **Biological Review**. v.93, pp.223-247.
- Leite, C.M.P.; Mariano-Neto, E.; Rocha, P.L.B.d. Biodiversity thresholds in invertebrate communities: the response of dung beetle subgroups to forest loss. **Plos One**. v.13.n.8, 2018.
- Martensen AC, Ribeiro MC, Banks-Leite C, Prado PI, Metzger JP. 2012. Associations of forest cover, fragment area, and connectivity with neotropical understory bird species richness and abundance. **Conservation Biology** 26:1100–1111.
- Martin, A.E.; Fahrig, L. Measuring and selecting scales of effect for landscape predictors in species-habitat models. **Ecological Applications**. v.22, n.8. pp.2277-2292, 2012.
- McGarigal, K., and B.J. Marks. 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. Gen. Tech. Report PNW-GTR-351, USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland, OR
- Metzger, J.P.; Martensen, A.C.; Dixo, M.; Bernacci, L.C.; Ribeiro, M.C.; Teixeira, A.M.G.; Pardini, R. Time lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. **Biological Conservation**. v.142. pp.1166-1177, 2009.
- Miguet, P.; Fahrig, L.; Lavigne, C. How to quantify a distance-dependent landscape effect on a biological response. **Methods in Ecology and Evolution**. Pp.1-8, 2017.
- Miguet, P.; Jackson, H.B.; Jackson, N.B.; Martin, A.E.; Fahrig, L. What determine the spatial extent of landscape effects on species?. **Landscape Ecology**. v.31.pp.1177-1194, 2016.
- Moraga, A.D.; Martin, A.E.; Fahrig, L. The scale of effect of landscape context varies with the species response variable measured. **Landscape Ecology**, 2019.
- Nichols, L.; Gardner, T.A.; Peres, C.A.; Spector, S.; ScarabNet. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. **Ecography**. v.118, pp. 481-487, 2009.
- Pardini, R., de Arruda Bueno, A., Gardner, T.A., Prado, P.I. & Metzger, J.P. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. **PLoS ONE**, v.5, 2009.
- Pessoa, M.S.; Rocha-Santos, L.; Talora, D.C.; Faria, D.; Mariano-Neto, E.; Hambuckers, A.; Cazetta, E. Fruit biomass availability along a forest cover gradient. **Biotropica**. v.0.n.0, pp.1-11, 2016.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>, 2018.

Raine, E.H.; Mikich, S.B.; Lewis, O.T.; Riordan, P.; Vaz-de-Mello, F.; Slade, E. M. Extinctions of interactions: quantifying a dung beetle – mammal network. *Ecosphere*. v.9,n.11, pp.1-15,2018.

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, pp. 103-113, 2011.

Stroud et al. Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology. *Ecology and Evolution*. v.5, n.21. pp.4757-4765. 2015.

Taubert, F. et al. Global patterns of tropical forest fragmentation. *Science*. v.554, p.519-522, 2018.

Torrenta, R.; Villard, M-A. A test of the habitat amount hypothesis as an explain for the species richness of forest bird assemblages. *Journal of Biogeography*. v.44, pp. 1791-1801, 2017.

Uehara-Prado, M. et al. Selecting terrestrial arthropods as indicator os small-scale disturbance: A first approach in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation*. v. 142, pp.1220-1228. 2009.

7 Material Suplementar

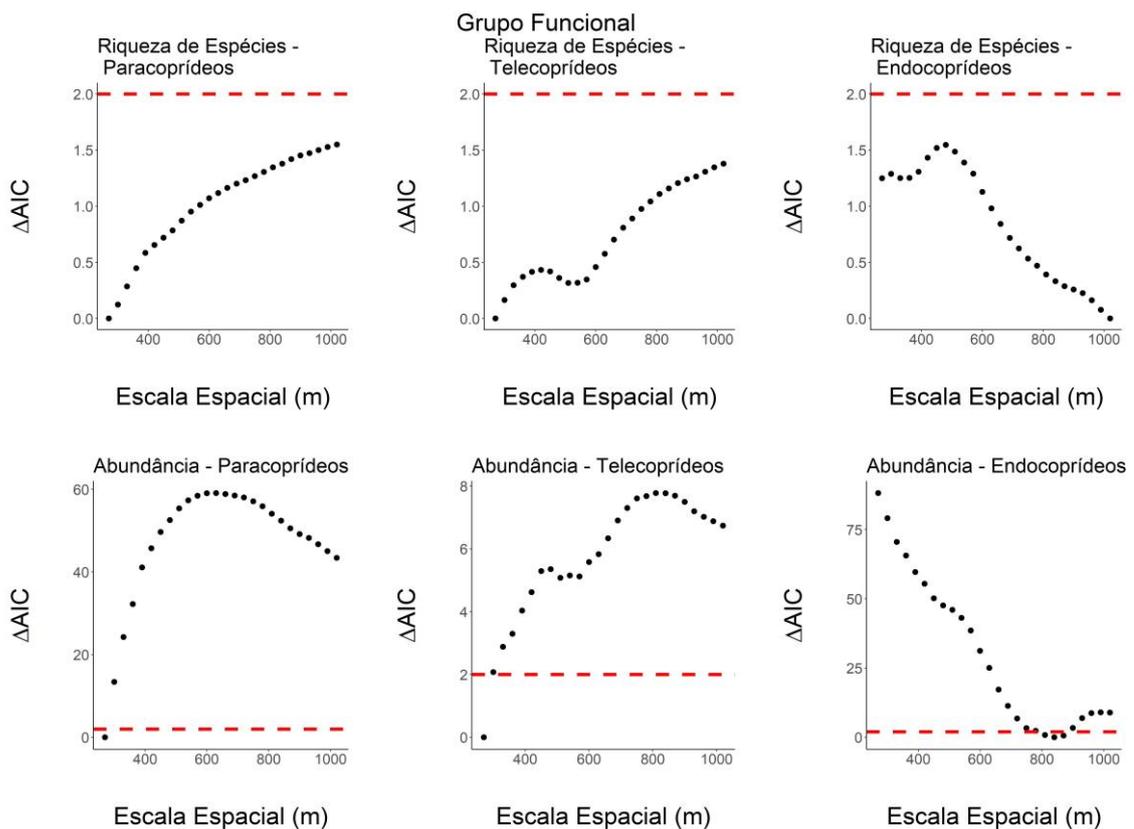


Figura S1. Valores de ΔAIC dos Modelos Lineares Generalizados (GLM) selecionados para cada escala espacial (270 – 1020 m), no qual representam a relação da % cobertura florestal com a riqueza de espécies e abundância do grupo funcional de escarabeíenos (paracopriídeos, telecopriídeos e endocopriídeos). A linha tracejada vermelha representa o critério de seleção dos modelos plausíveis $\Delta AIC \leq 2$.

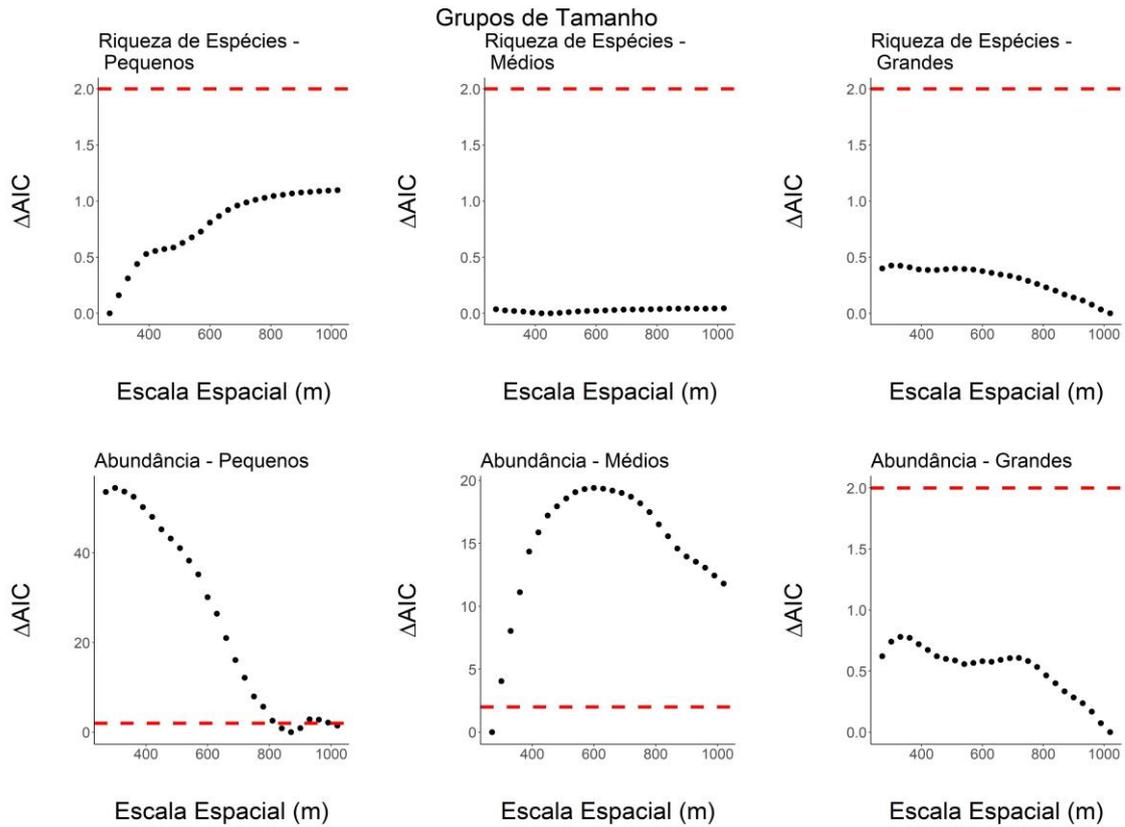


Figura S2. Valores de ΔAIC dos Modelos Lineares Generalizados (GLM) selecionados para cada escala espacial (270 – 1020 m), no qual representam a relação da % cobertura florestal com a riqueza de espécies e abundância do grupo de tamanho de escarabeíenos (pequenos, médios e grandes). A linha tracejada vermelha representa o critério de seleção dos modelos plausíveis $\Delta AIC \leq 2$.

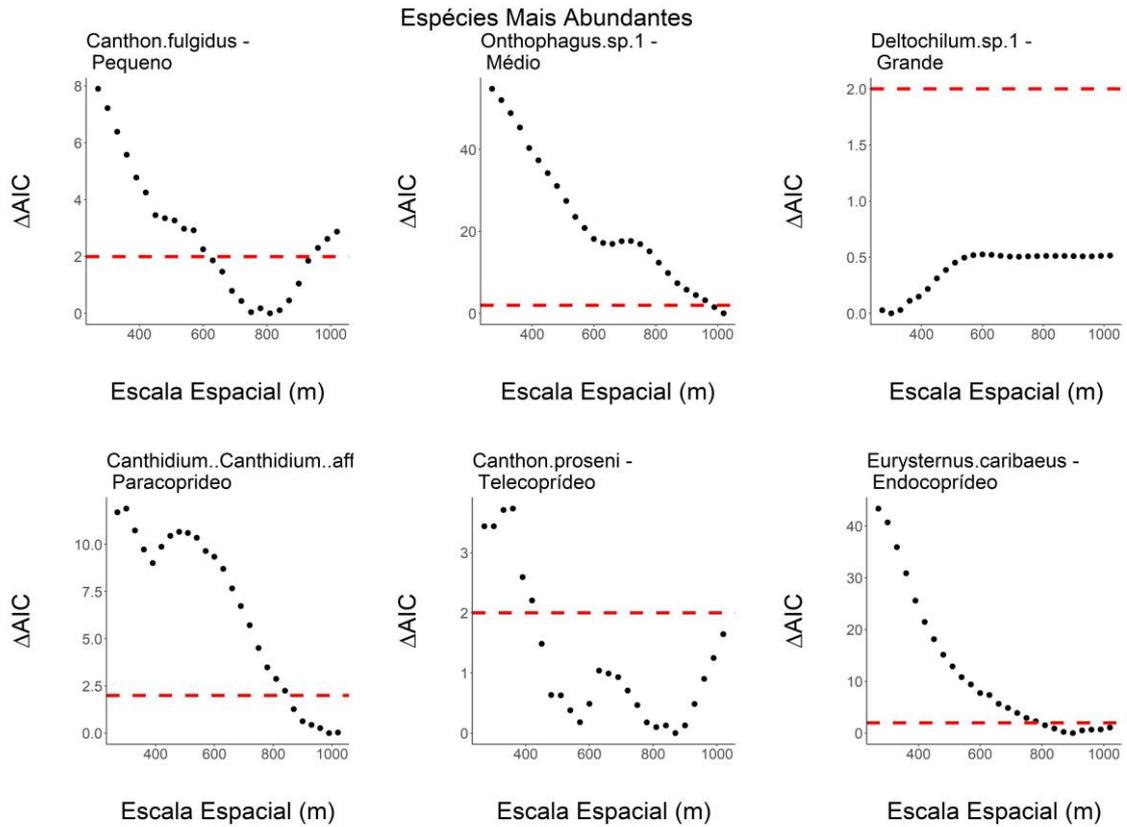


Figura S3. Valores de ΔAIC dos Modelos Lineares Generalizados (GLM) selecionados para cada escala espacial (270 – 1020 m), no qual representam a relação da % cobertura florestal com o número de indivíduos das espécies mais abundância de cada grupo de escarabeíenos (pequenos, médios, grandes, paracoprídeos, telecoprídeos e endocoprídeos). A linha tracejada vermelha representa o critério de seleção dos modelos plausíveis $\Delta AIC \leq 2$.

Modelos Seleccionados

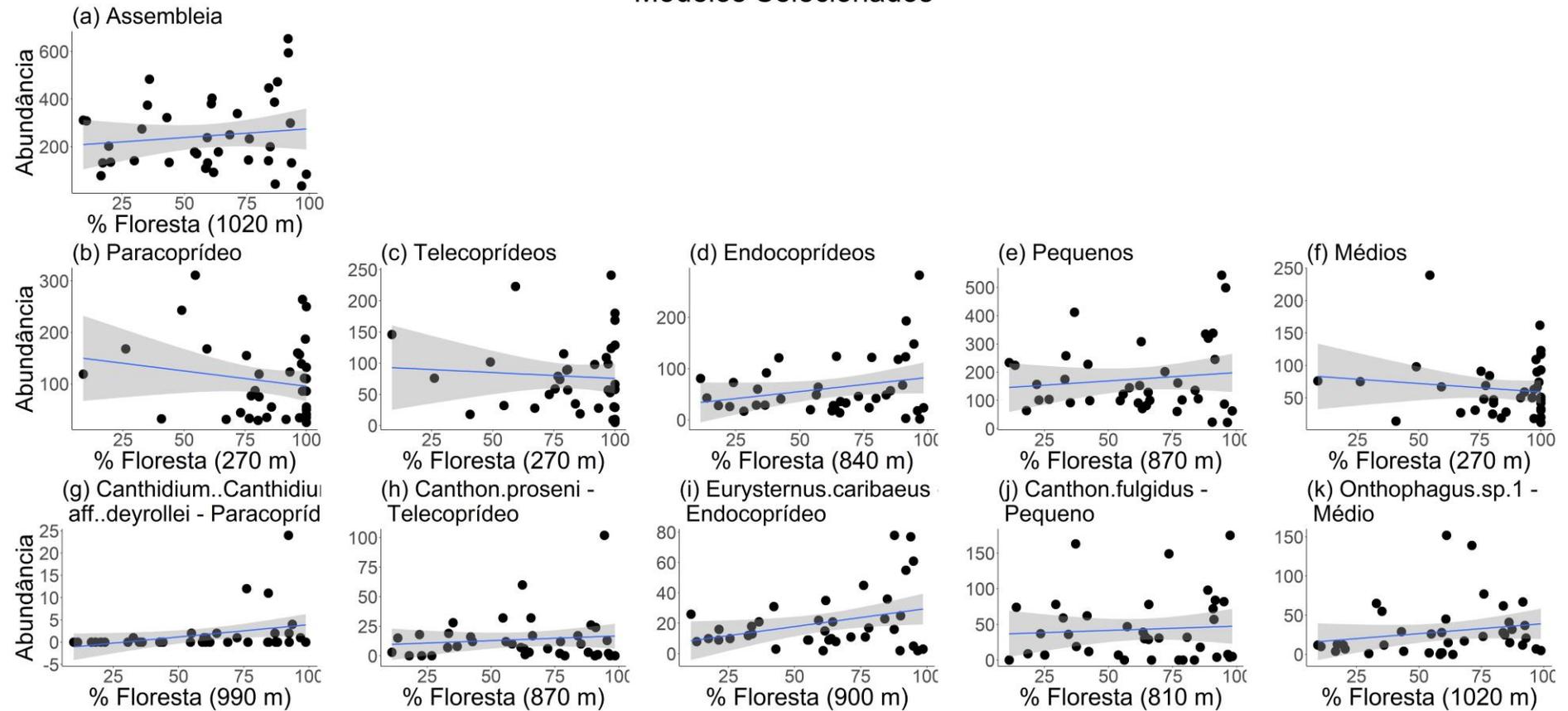


Figura S4. Modelos lineares Generalizados (GLM) representando a relação da % cobertura florestal, em suas respectivas escalas espaciais, com a abundância dos grupos de escarabeíneos, nos quais foram identificados a escala de efeito: ((a) assembleia, (b) paracoprídeos, (c) telecoprídeos, (d) endocoprídeos, (e) pequenos, (f) médios, (g) *Canthidium..Canthidium* aff..*deyrollei* - Paracoprídeo, (h) *Canthon* *proseni* - Telecoprídeo, (i) *Eurysternus* *caribaeus* - Endocoprídeo, (j) *Canthon* *fulgidus* - Pequeno, (k) *Onthophagus* sp.1 - Médio). Modelos foram baseados na amostra de 38 paisagens Amazônicas.

Tabela_S4. Lista das espécies selecionadas (n=36) para avaliação da influência da biomassa na relação de causa e efeito entre % cobertura florestal e abundância de escarabeíneos.

| Espécies | Número de Indivíduos | Biomassa (g) | Grupos de Tamanho | Escala de Efeito (m) |
|--|-----------------------------|---------------------|--------------------------|-----------------------------|
| <i>Ateuchus</i> aff. <i>candezei</i> | 150 | 0.021 | Pequeno | 450 |
| <i>Ateuchus</i> aff. <i>murrayi</i> | 708 | 0.010 | Pequeno | 1020 |
| <i>Ateuchus</i> <i>connexus</i> | 60 | 0.025 | Pequeno | 420 |
| <i>Ateuchus</i> sp.1 | 40 | 0.013 | Pequeno | 930 |
| <i>Canthidium</i> (<i>Canthidium</i>) aff. <i>deyrollei</i> | 66 | 0.010 | Pequeno | 1020 |
| <i>Canthidium</i> (<i>Canthidium</i>) aff. <i>gerstaeckeri</i> | 81 | 0.009 | Pequeno | 300 |
| <i>Canthidium</i> (<i>Canthidium</i>) <i>barbacenicum</i> | 49 | 0.008 | Pequeno | 360 |
| <i>Canthidium</i> (<i>Canthidium</i>) sp.1 | 157 | 0.016 | Pequeno | 270 |
| <i>Canthidium</i> (<i>Canthidium</i>) sp.2 | 32 | 0.018 | Pequeno | 270 |
| <i>Canthidium</i> (<i>Canthidium</i>) sp.4 | 79 | 0.005 | Pequeno | 600 |
| <i>Canthidium</i> (<i>Eucanthidium</i>) aff. <i>ardens</i> | 173 | 0.007 | Pequeno | 1020 |
| <i>Canthidium</i> (<i>Eucanthidium</i>) aff. <i>collare</i> | 52 | 0.006 | Pequeno | 270 |
| <i>Canthidium</i> (<i>Eucanthidium</i>) sp.5 | 52 | 0.019 | Pequeno | 1020 |
| <i>Canthon</i> aff. <i>angustatus</i> | 43 | 0.017 | Pequeno | 630 |
| <i>Canthon</i> aff. <i>quadrimaculatus</i> | 41 | 0.017 | Pequeno | 540 |
| <i>Canthon</i> aff. <i>sericatus</i> | 40 | 0.008 | Pequeno | 900 |
| <i>Canthon</i> <i>fulgidus</i> | 1638 | 0.023 | Pequeno | 810 |
| <i>Canthon</i> <i>proseni</i> | 524 | 0.000 | Pequeno | 750 |
| <i>Coprophanaeus</i> <i>lancifer</i> | 66 | 0.736 | Grande | 270 |
| <i>Deltochilum</i> <i>amazonicum</i> | 19 | 2.856 | Grande | 1020 |
| <i>Deltochilum</i> <i>enceladus</i> | 27 | 0.341 | Grande | 1020 |
| <i>Deltochilum</i> sp.1 | 83 | 0.569 | Grande | 300 |
| <i>Deltochilum</i> sp.2 | 513 | 0.083 | Médio | 330 |
| <i>Dichotomius</i> aff. <i>fortestriatus</i> | 334 | 0.059 | Pequeno | 870 |
| <i>Dichotomius</i> aff. <i>lucasi</i> | 323 | 0.104 | Médio | 270 |
| <i>Dichotomius</i> <i>carinatus</i> | 108 | 0.096 | Médio | 300 |
| <i>Dichotomius</i> <i>imitator</i> | 17 | 0.442 | Grande | 270 |
| <i>Dichotomius</i> <i>melzeri</i> | 47 | 0.260 | Médio | 270 |
| <i>Dichotomius</i> <i>worontzowi</i> | 84 | 0.086 | Médio | 270 |
| <i>Eurysternus</i> <i>atrosericus</i> | 751 | 0.032 | Pequeno | 270 |
| <i>Eurysternus</i> <i>caribaeus</i> | 784 | 0.035 | Pequeno | 900 |
| <i>Eurysternus</i> <i>cayannensis</i> | 112 | 0.104 | Médio | 840 |
| <i>Eurysternus</i> <i>wittmerorum</i> | 575 | 0.014 | Pequeno | 660 |
| <i>Onthophagus</i> sp.1 | 1104 | 0.116 | Médio | 1020 |
| <i>Oxysternon</i> <i>macleani</i> | 100 | 0.007 | Pequeno | 510 |
| <i>Sylvicanthon</i> sp.1 | 33 | 0.020 | Pequeno | 300 |

**ARTIGO 2 – Habitat Loss has Extend Temporal Effects on
Scarabaiena in the Amazon: An Assessment of Time Lag in
Invertebrates**

Artigo a ser submetido ao periódico *Journal of Applied Ecology*

Perda de Habitat tem Efeitos Temporais em Escarabeíneos na Amazônia: Uma Avaliação do Tempo de Relaxamento em Invertebrados

Cézar Borges^{1,2*}, Júlio Louzada^{1,3}, Luiz Magnago⁵, Victor H. F. Oliveira¹, Jos Barlow^{1,3,4}

1. ¹Setor de Ecologia/Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG, Brasil
2. ²Programa de Ciências, WWF-Brasil, Brasília, Brasil
3. ³Lancaster Environment Centre, Lancaster University, Lancaster, United Kingdom
4. ⁴MCTIC/Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, Brasil
5. ⁵Universidade Federal do Sul da Bahia, Centro de Formação em Ciências e Tecnologias Agroflorestais, Itabuna, BA, Brasil

Autor Correspondente: Cézar Augusto Reis da Fonseca Borges;
 Instituição: Universidade Federal de Lavras, Departamento de Biologia
 Endereço: Campus Universitário, P.O. Box 3037, CEP 37200-000 - Lavras/MG – Brasil.
 Email: cezar-fonseca@hotmail.com.

Resumo

1. Na ecologia de paisagem a influência da escala temporal na biodiversidade é um dos principais temas a serem pesquisados, porém alguns organismos como invertebrados, têm sido pouco considerados nesta abordagem. Paisagens tropicais têm experimentado muitas dinâmicas de perda e ganho de habitat, resultando em crédito de espécies e débito de extinção, mas tal informação ainda não tem sido considerada amplamente nos planejamentos territoriais de conservação e restauração da biodiversidade, a exemplo na Amazônia. Além disso, características ecológicas das espécies ou nível ecológico de análise também podem influenciar a forma de resposta das espécies a mudanças na paisagem ao longo do tempo. Assim, avaliar como a cobertura florestal (quantidade de habitat) atual e passada afeta a diversidade de escarabeíneos tropicais é fundamental para explorar a ocorrência de tempo de relaxamento para invertebrados, verificar como os níveis ecológicos (assembleia e grupo funcional) respondem a mudanças temporais e avaliar se a biomassa das espécies (*proxy* de tamanho) contribui para o tempo de resposta a alterações na paisagem.

2. Avaliamos a influência da dinâmica da paisagem a partir de cinco cenários temporais de uso e cobertura do solo (anos de 1990, 2001, 2006, 2010 e Δ 1990-2010), sobre escarabeíneos em 16 paisagens amazônicas. Para cada cenário foram construídos Modelos Lineares Generalizados (GLM) para avaliar como a cobertura florestal (passada e presente) explica a atual riqueza e abundância de espécies.

3. Há um tempo de relaxamento de 9 anos para a abundância de escarabeíneos responder as modificações na paisagem, isto sendo independente do nível ecológico e grupo funcional. Nós também encontramos distinções do efeito da escala temporal entre os grupos analisados e se observou que o tamanho dos escarabeíneos não influencia na ocorrência do tempo de relaxamento.

4. Mudanças na estrutura da paisagem (cobertura florestal) ao longo do tempo, influenciam diretamente a diversidade de invertebrados em paisagens fragmentadas, com a promoção de um tempo de relaxamento (atraso) nas respostas destes organismos. Além disso, grupos funcionais baseados em estratégia de alocação de recursos são sensíveis a mudanças acumulativas ao longo dos anos, enquanto que a assembleia geral e grupos baseados em tamanho respondem a uma paisagem pretérita específica. Ademais, independentemente do tamanho do escarabeíneo (pequeno, médio ou grande) o efeito da escala temporal é o mesmo.

Palavras-chave: mudanças na paisagem, débito de extinção, quantidade de habitat, besouros rola-bosta, escala temporal.

1 Introdução

A magnitude da perda de biodiversidade após distúrbios ambientais ainda não é totalmente clara, especialmente em regiões tropicais que possuem elevadas taxas de mudanças no uso e cobertura da terra (Betts et al. 2017), o que produz uma lacuna de informação sobre a relação das modificações a nível da paisagem e diversidade de espécies (Puttker et al. 2020). Uma destas incertezas não compreendidas totalmente são os retardos nas respostas das espécies a mudanças na paisagem, conhecidos como tempo de relaxamento (“*time lag*”), este processo compreende a um atraso temporal que há entre a ocorrência do distúrbio e o impacto deste na biodiversidade (Hylander & Ehrlén, 2013). Tal fenômeno é influenciado por atributos ecológicos específicos de história e forma de vida, mobilidade, uso de habitat (Tilman et al. 1994), afetando aves, pequenos mamíferos, vegetais (Nissalo et al. 2017; Metzger et al. 2009) e funções ecossistêmicas (Dallimer et al. 2015). A duração necessária para que o tempo de relaxamento seja “*pago*”, ou seja, para que a assembleia atinja um novo equilíbrio ambiental é denominado de débito de extinção (Kuussaari et al. 2009; Hanski, 2000). Em florestas tropicais o tempo de relaxamento ainda não tem sido considerado nos planos de conservação e

restauração da biodiversidade, podendo dificultar o sucesso destas iniciativas (Rappaport et al. 2015).

A identificação do tempo de relaxamento das espécies através da avaliação da estrutura da paisagem passada, pode ser um bom indicador para o entendimento dos padrões de diversidade biológicas em paisagens agricultáveis (Kuussaari et al. 2009). Regiões com altas taxas de mudanças na paisagem (dinâmicas) que experimentam modificações no tamanho, conectividade e isolamento das manchas de habitat, bem como na substituição de áreas naturais por usos antrópicos tendem a ser mais vulneráveis a acumulação de débitos de extinção (Lira et al. 2012). Dinâmicas da paisagem podem conduzir a perdas e ganhos de biodiversidade ao longo do tempo, a partir do processo de perda de habitat (débito extinção) e regeneração natural em larga escala (crédito de espécies), respectivamente (Genes et al. 2017; Jackson & Sax, 2009). Concomitante as mudanças em âmbito espacial, as características das espécies, tais como ciclo de vida, estágio de vida, especificidade de habitat, nível trófico, habilidade de dispersão, área de vida e tolerância a borda, podem influenciar, positivamente ou negativamente, na probabilidade da existência do tempo de relaxamento (Hylander & Ehrlén, 2013).

No entanto, a avaliação do débito de extinção ainda é um desafio metodológico, devido a pouca disponibilidade de dados oriundos de séries temporais (Lira et al. 2019). Uma abordagem viável é o uso de mapeamentos de paisagens passadas e atuais que podem ser associadas com métricas biológicas recentes. Nesta abordagem quando observado que a diversidade biológica atual é explicada pela estrutura da paisagem de anos anteriores podemos assumir a existência do débito de extinção (Kuussaari et al. 2009; Lindborg & Ericksson, 2007).

Um importante parâmetro da paisagem para determinar a biodiversidade é a quantidade de habitat, aqui representada pela cobertura florestal, que pode ser uma métrica para avaliação do débito de extinção em amplas escalas (Chen & Peng, 2017). A quantidade de habitat na paisagem é importante porque determina o tamanho e grau de isolamento entre os remanescentes naturais, sendo referência para efeito positivos ou negativos a partir do limiar de fragmentação (~20–30%), que consiste na quantidade de habitat mínima para a permanência e manutenção das populações biológicas, sem que haja um declínio abrupto da diversidade (Andrén, 1994). Paisagens acima deste limiar, usualmente concentram mais espécies, independente do tamanho e isolamento das manchas, isto porque a disponibilidade de habitat se torna o preditor mais forte para a biodiversidade (Pardini et al. 2009), enquanto que no contexto oposto, de baixa quantidade de habitat, os atributos da paisagem a nível da

mancha atuam mais fortemente (Fahrig, 2013), gerando a perda linear do número de espécies e a substituição de espécies especialistas por generalistas (Banks-Leite et al. 2016).

Na Amazônia Brasileira há muitas regiões com diferentes contextos de paisagens em termos de cobertura florestal, no qual podem estar em cenários de débitos de extinção ou que sejam mais vulneráveis a perda de espécies no futuro, devido o tempo de relaxamento promovido pelo desflorestamento (Wearn et al. 2012). O município de Santarém, localizado no estado do Pará, apresenta condições de uso e cobertura do solo históricas com perdas de cobertura florestal (Gardner et al. 2015), que a torna vulnerável para ocorrência do débito de extinção. Além disso, esta região se encontra fora do “Arco do Desflorestamento” (área com elevadas taxas históricas de perda de floresta), com presença de grandes fragmentos e alguns blocos contínuos de floresta que podem ter consequências mais severas da perda de habitat, do que em áreas com uso do solo consolidado (Barlow et al. 2016). Um indicador biológico sensível a estas modificações são os invertebrados, pois estes possuem uma sensibilidade maior a distúrbios na paisagem (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019), a exemplo, dos escarabeíneos que são sensíveis a abertura de dossel e cobertura florestal (Beiroz et al. 2019).

Neste contexto, avaliamos a influência das mudanças na cobertura florestal ao longo do tempo, em cinco intervalos de anos distintos, na assembleia de escarabeíneos na Amazônia Central. Logo, (i) investigamos se há um tempo de relaxamento na resposta dos escarabeíneos as mudanças na cobertura florestal, (ii) se o nível ecológico (assembleia e grupo funcional) interfere na resposta temporal das espécies e (iii) se o tamanho das espécies afeta a ocorrência do tempo de relaxamento.

Nossas hipóteses, são que a assembleia de escarabeíneos declina de forma contínua ao longo do tempo, após reduções da cobertura florestal, não tendo consequências somente logo após as perturbações (Figueiredo et al. 2019; Halley et al. 2016). Concomitante, esperamos que o nível ecológico tenha uma influência na probabilidade de ocorrência do tempo de relaxamento, visto que agrupamento de espécies baseado em semelhanças ecológicas (ex. grupos funcionais) possuem uma maior sensibilidade as alterações na paisagem, do que níveis ecológicos mais elevados (ex. assembleia) (Miguet et al. 2016; Hylander & Ehrlén, 2013). Por fim, nossa expectativa é da ocorrência de um tempo de relaxamento singular para os escarabeíneos, independente do tamanho, pois este atributo responde de maneira única a estrutura da paisagem (Ver capítulo 1) (Figura 1).

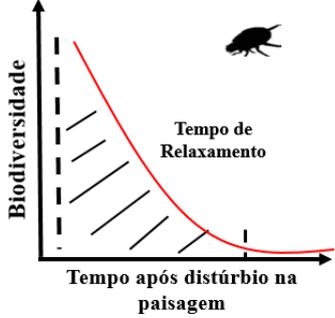
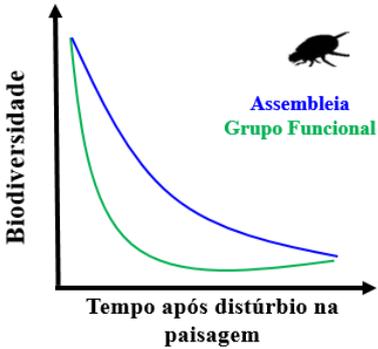
| Hipóteses | Descrição das Hipóteses | Relação Esperada |
|--|--|---|
| H1: Tempo de Relaxamento | Biodiversidade declina de forma contínua após perda de cobertura florestal, ao longo do tempo, até atingir um novo estado de equilíbrio. |  <p>Tempo de Relaxamento</p> |
| H2: Nível Ecológico | Níveis ecológicos menores possuem maior probabilidade ao tempo de relaxamento. |  <p>Assembleia Grupo Funcional</p> |
| H3: Tamanho não afeta o tempo de relaxamento | O atributo do tamanho da espécie não afeta a magnitude do efeito da escala temporal. |  |

Figura. 1 Hipóteses esperadas da influência da escala temporal no efeito da estrutura da paisagem (cobertura florestal) na diversidade de escarabeíneos (riqueza e abundância de espécies).

2 Material e Método

2.1 Área de Estudo

Foram selecionadas 16 paisagens amazônicas localizadas no oeste do estado do Pará, no município de Santarém, situado na região do Baixo Amazonas (Figura 2). Estas paisagens foram escolhidas em função das mudanças acumulativas de habitat (Δ cobertura florestal %) serem maiores que 25% entre os anos de 1990 e 2010, indicando um cenário de dinâmica na paisagem. Isto foi realizado a partir do mapeamento de uso e cobertura do solo produzido pela Rede Amazônia Sustentável (RAS) (ver Gardner et al. 2015), através de uma reclassificação deste mapeamento para um mapa binário (floresta vs não-floresta). As atividades econômicas rurais predominantes nesta região são agricultura mecanizada, extração de madeira (seletiva ou não) e pecuária, sendo estes os principais *drivers* de perda de floresta local. Embora as taxas de desflorestamento tenham declinado nos últimos anos, é possível observar em remanescentes florestais e/ou grandes blocos contínuos de floresta de *Terra firme* a ocorrência de distúrbios ambientais locais, oriundos da extração de madeira e queimadas (Gardner et al. 2015; Berenger et al. 2014).

2.2 Dinâmica da Paisagem

A avaliação das paisagens passadas e presente foram baseadas na cobertura florestal registrada nos anos de 1990, 2001, 2006 e 2010, além das alterações acumulativas ocorridas entre 1990 e 2010 (cenários) (Figure 2). A cobertura florestal foi escolhida como *proxy* da paisagem por causa da sua relação consolidada com a biodiversidade em paisagens fragmentadas (Banks-Leite et al. 2014; Fahrig, 2013), especialmente para escarabeíneos (Leite et al. 2018; Alvarado et al. 2018), sendo quantificada para cada cenário temporal. A escala de efeito, que consiste no tamanho de paisagem ajustada para a resposta de cada espécie e/ou assembleia as alterações na paisagem (Jackson & Fahrig, 2015), foi determinada para cada cenário temporal e variável resposta (MS1). O gradiente de escalas espaciais adotadas (270 – 1020 m raio) foram baseadas na área de vida de escarabeíneos (Barlow et al. 2016), tendo como referência espacial (centróide) a armadilha central do transecto amostral. As análises espaciais e cálculo de métricas foram realizadas em ambiente de Sistema de Informação Geográfica (SIG) a partir do ArcGIS 10.1 e do *software* R (R Core Team, 2018) com auxílio do pacote *raster* (Hijmans et al. 2020) e *spatialEco* (Evans et al. 2020).

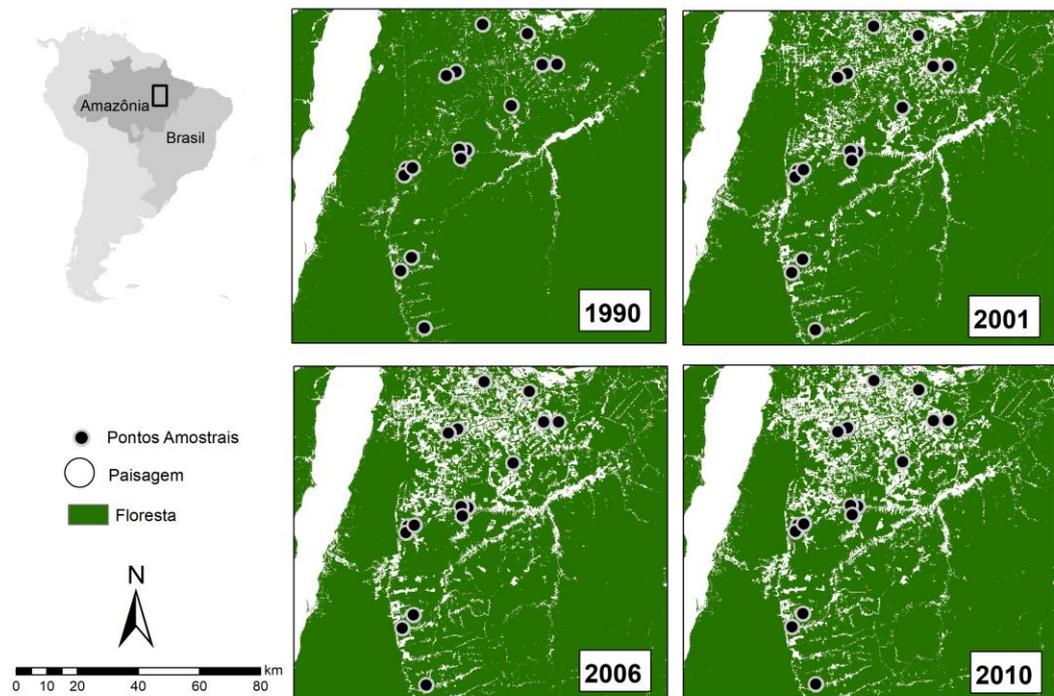


Figura. 2 Paisagens amostrais localizadas no estado do Pará, Amazônia, Brasil. As bolinhas pretas representam 16 paisagens que foram amostradas biologicamente no ano de 2010 e nas quais foram quantificadas a % cobertura florestal para cada um dos períodos/anos analisados.

2.3 Desenho Amostral

Os escarabeídeos foram amostrados no ano de 2010 em três estações de amostragem (0, 150 e 300 m) distribuídos ao longo de um transecto de 300 m estabelecido em cada uma das paisagens amostrais (n=16). A amostragem deste grupo foi conduzida através de armadilhas tipo *pitfalls* com raio de 14 cm e altura de 9 cm, com iscas de 50 g de fezes (80% de porco, 20% humana) e com uma solução composta por 5% de detergente e 2% de sal. As armadilhas foram inspecionadas após 48 horas e todos os indivíduos amostrados foram identificados por Fernando Vaz de Mello, taxonomista da Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT) (Gardner et al. 2015).

A biomassa foi utilizada como um *proxy* de tamanho, sendo quantificada a partir da pesagem de 20 indivíduos de cada espécie ou de todos indivíduos das espécies com abundância inferior a 20. Os indivíduos foram secados (70°) e pesados em uma balança de precisão ($\pm 0.0001g$), posteriormente sendo categorizados em pequenos, médios e grandes através do Intervalo de Confiança (IC). Espécies que apresentavam biomassa abaixo do limite inferior do IC foram consideradas pequenas, as que se encontravam dentro do IC foram

consideradas médias e as espécies com biomassa acima do limite superior foram categorizadas como grandes.

Também se considerou grupos funcionais de escarabeíneos baseados na estratégia de alocação de recurso (telecoprídeos, paracoprídeos e endocoprídeos). Telecoprídeos são espécies que deslocam seu recurso por uma determinada distância para posteriormente enterrá-las para alimentação e reprodução. Paracoprídeos escavam túneis subterrâneos verticais próximos ao depósito do recurso (estrerco), no qual será local de armazenamento deste para fins de alimentação e reprodução. Endocoprídeos por sua vez, nidificam, se alimentam e reproduzem-se no interior do próprio recurso (Hanski & Cambefort, 1991). As variáveis respostas consideradas para cada nível ecológico e grupo foram riqueza de espécies e abundância, pois tais medidas são as mais comuns em estudos de paisagens tropicais fragmentadas (Metzger et al. 2009).

2.4 Análise de Dados

Foram construídos Modelos Lineares Generalizados (GLM), com erro de distribuição de *Poisson*, para cada grupo (assembleia, paracoprídeos, telecoprídeos, endocoprídeos, pequenos, médios e grandes) em cada cenário temporal (1990, 2001, 2006, 2010 e Δ 1990 – 2010) e modelo nulo, a fim de identificar o efeito da cobertura florestal atual e/ou passada na biodiversidade (Tabela 1). A determinação da escala de efeito da cobertura florestal (variável preditora) na riqueza de espécies e abundância (variável resposta) em cada ano foi baseada na abordagem multi-escala, a partir da função *multifit* do R (Huais, 2018) (MS1). Todos modelos foram submetidos ao Critério de Informação de Akaike (AIC), sendo extraído individualmente o valor de AICc (corrigido para pequenas amostras) de cada modelo. Posteriormente, se utilizou como parâmetro de avaliação dos modelos o Δ AIC, que consiste na diferença do modelo com menor AIC (mais plausível) em relação aos demais, assim todos modelos que apresentaram Δ AIC \leq 2 foram considerados plausíveis (Burnham & Anderson, 2002). Todas as análises foram realizadas em R versão 3.5.1 usando o pacote *stats* (R Core Team, 2018) e a função *multifit* (Huais, 2018).

Tabela 1 Representação dos modelos lineares construídos para cada cenário temporal (1990, 2001, 2006, 2010 e $\Delta 1990 - 2010$), na qual foi calculada a cobertura florestal associada as variáveis respostas (riqueza e abundância de espécies). VR=variável resposta; a =intercepto.

| Modelos – Estrutura da Paisagem e Dinâmica |
|--|
| $VR = a * \text{cobertura florestal}_{1990}$ |
| $VR = a * \text{cobertura florestal}_{2001}$ |
| $VR = a * \text{cobertura florestal}_{2006}$ |
| $VR = a * \text{cobertura florestal}_{2010}$ |
| $VR = a * \text{cobertura florestal}_{\Delta 1990 - 2010}$ |
| $VR = a$ (nulo) |

3 Resultados

A cobertura florestal variou substancialmente entre os anos de 1990 e 2010, com uma perda média de 20.6%. No ano de 1990 o gradiente de quantidade de habitat variou de 15.8% até 96.1%, enquanto em 2010 a variabilidade foi 9.5% a 68.1% (Figura 2). Considerando os anos analisados, a média de cobertura florestal foi 62.5% (1990), 46.9% (2001), 42.7% (2006) e 41.9% (2010), indicando um progresso contínuo na perda de habitat, especialmente na década de 1990.

Foram amostrados um total de 3,786 indivíduos (1,448 paracoprídeos, 1,527 telecoprídeos, 527 endocoprídeos; ou 2,798 pequenos, 890 médios e 80 grandes), pertencentes a 74 espécies (46 paracoprídeos, 18 telecoprídeos e 10 endocoprídeos; ou 49 pequenos, 14 médios e 11 grandes). *Canthon fulgidus* foi a espécie mais abundante com 805 indivíduos, enquanto *Dichotomius imitator* teve somente 3 indivíduos amostrados. A cobertura florestal de todos os anos não apresentou efeito na riqueza de espécies para os grupos analisados (Tabela 2). Por outro lado, a abundância respondeu a paisagem passada (ano de 2001), o que representou a ocorrência de um tempo de relaxamento de 9 anos, especialmente para a assembleia total, endocoprídeos, pequenos e médios. Já os paracoprídeos e telecoprídeos se mostraram mais sensíveis as mudanças acumulativas ao longo do tempo ($\Delta 1990 - 2010$) (Tabela 2).

Tabela 2 Resultados dos modelos selecionados pelo Critério de Informação de Akaike (AIC), nos quais avaliaram o efeito da cobertura florestal na riqueza de espécies e abundância dos grupos de escarabeídeos (assembleia, paracoprídeos, telecoprídeos, endocoprídeos, pequenos, médios e grandes) em cada cenário temporal (1990, 2001, 2006, 2010, Δ 1990-2010). Os modelos considerados plausíveis foram os que apresentavam Δ AICc \leq 2.

| Variável Resposta | Grupo | Modelo | AICc | Δ AICc | wAICc | Variável Resposta | Modelo | AICc | Δ AICc | wAICc |
|--------------------|----------------------|----------------------|------|---------------|----------------------|-------------------|--------|-------|---------------|-------|
| Riqueza de Espécie | Assembleia | 2001 | 96.6 | 0 | 0.24 | Abundância | 2001 | 755.6 | 0 | 0.95 |
| | | nulo | 96.8 | 0.2 | 0.22 | | | | | |
| | | 2010 | 97.2 | 0.5 | 0.19 | | | | | |
| | | 2006 | 97.3 | 0.7 | 0.17 | | | | | |
| | | Δ 1990 - 2010 | 98.5 | 1.9 | 0.09 | | | | | |
| | | Paracoprídeo | | | | | | | | |
| | nulo | 79.5 | 0 | 0.27 | Δ 1990 - 2010 | | 422.3 | 0 | 1 | |
| | 2001 | 80.3 | 0.7 | 0.18 | | | | | | |
| | 2010 | 80.5 | 1 | 0.16 | | | | | | |
| | 2006 | 80.5 | 1 | 0.16 | | | | | | |
| | 1990 | 81.2 | 1.7 | 0.11 | | | | | | |
| | Δ 1990 - 2010 | 81.3 | 1.7 | 0.11 | | | | | | |
| | Telecoprídeo | | | | | | | | | |
| | 2001 | 69.1 | 0 | 0.22 | 1990 | | 459.6 | 0 | 0.99 | |
| | nulo | 69.3 | 0.2 | 0.2 | | | | | | |
| | 2010 | 69.4 | 0.4 | 0.18 | | | | | | |
| | 2006 | 69.5 | 0.4 | 0.17 | | | | | | |
| | 1990 | 69.8 | 0.7 | 0.15 | | | | | | |
| | Endocoprídeo | | | | | | | | | |
| | nulo | 65.5 | 0 | 0.3 | Δ 1990 - 2010 | | 414.2 | 0 | 0.56 | |
| 1990 | 66.2 | 0.6 | 0.22 | | | | | | | |
| 2010 | 66.9 | 1.4 | 0.15 | 2001 | | 414.8 | | | | 0.6 |

De forma geral, a cobertura florestal apresentou efeito negativo na abundância de escarabeíneos no nível de assembleia, havendo mais indivíduos na faixa de 30-50% de habitat. Paracoprídeos e endocoprídeos apresentaram elevada abundância próximo de 30% de habitat, enquanto telecoprídeos foram mais comuns em paisagens com alta cobertura florestal (> 50%). Pequenos foram mais abundantes em paisagens com baixa quantidade de habitat, médios ocorreram na sua maioria em paisagens com maior disponibilidade de habitat, porém com predomínio de baixas abundâncias e grandes apresentaram uma relação positiva com a cobertura florestal (Figura 3).

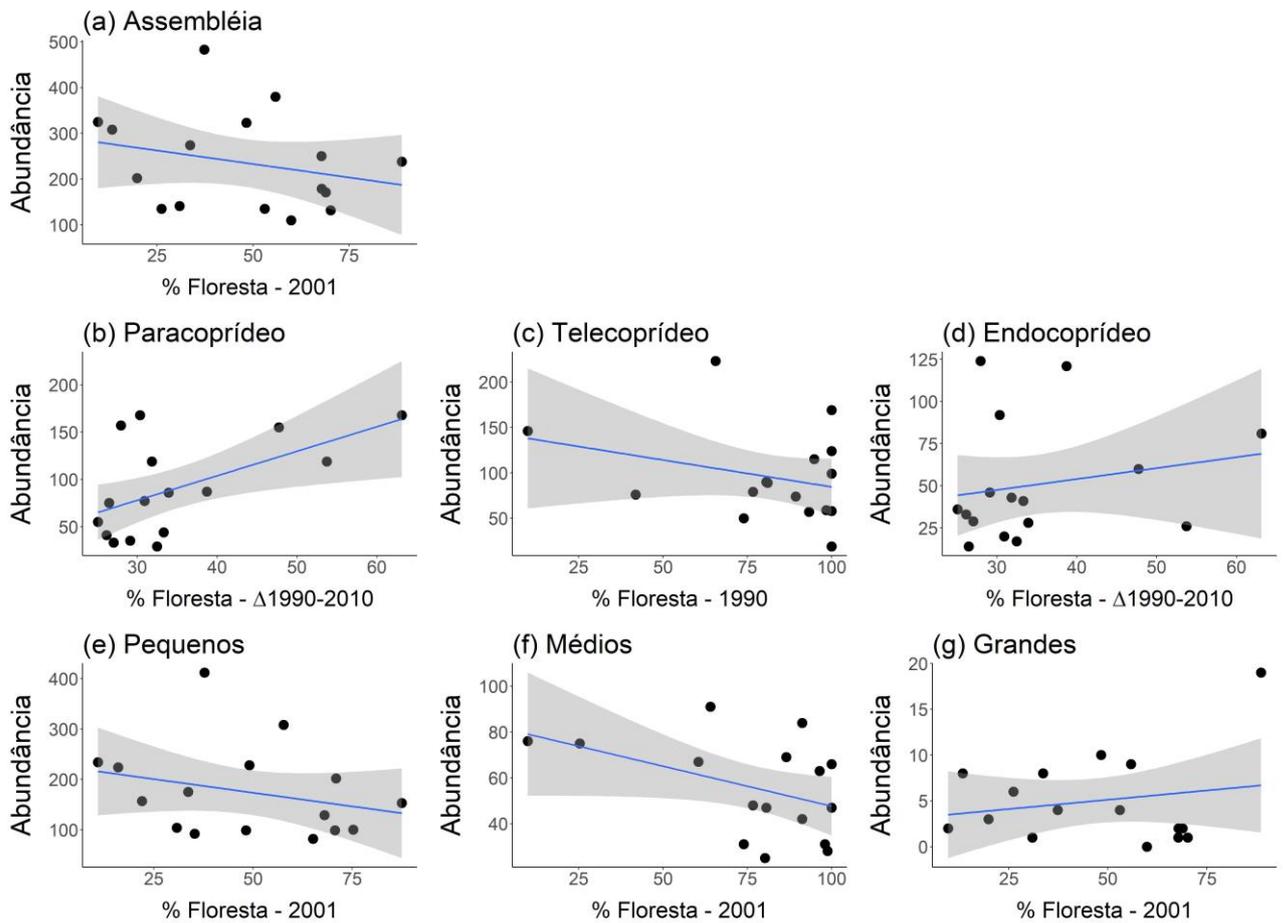


Figura 4 Modelos Lineares Generalizados (GLM) representando o efeito da % cobertura florestal do ano preditor na abundância dos grupos de escarabeíneos ((a) assembleia, (b) paracoprídeos, (c) telecoprídeos, (d) endocoprídeos, (e) pequenos, (f) médios e (g) grandes). Modelos foram baseados na amostra de 16 paisagens Amazônicas.

4 Discussão

Nossos resultados mostram uma intensa perda de cobertura florestal durante os anos de 1990 a 2000 na região de Santarém, processo derivado da influência da rodovia federal BR-163 (Cuiabá-Santarém) e expansão da agricultura mecanizada (Gardner et al. 2015; Soares-Filho et al. 2006). Nossas hipóteses foram corroboradas, através da observação da existência de um tempo de relaxamento de 9 anos na resposta de escarabeíneos a alterações na paisagem, sendo expresso na assembleia geral, endocoprídeos, pequenos e médios besouros rola-bostas. Tal registro foi baseado na abundância, pois a riqueza de espécies não respondeu a cobertura florestal de nenhum cenário temporal. Além disso, se observou que grupos baseados em estratégia de alocação de recursos são mais sensíveis a mudanças acumulativas na paisagem ao longo do tempo do que assembleia total e grupos baseados em tamanho, nos quais responderam a uma paisagem passada específica. A partir disso também foi possível observar que o tamanho das espécies não interfere no tempo de resposta a perturbações na paisagem. Nossos registros, reforçam a importância da consideração da dimensão temporal da paisagem para melhorar nosso conhecimento sobre padrões de biodiversidade em regiões fragmentadas e para subsidiar planos de conservação e restauração (Lira et al. 2019).

Estudos em âmbito da escala temporal ainda são raros para invertebrados, sobretudo nos trópicos e na escala de paisagem, pois a maioria é focado na escala da mancha (fragmentos) (Halley et al. 2016). Além disso, é possível perceber que dentro de um mesmo grupo taxonômico há distinções ecológicas e morfológicas que apresentam diferentes relações com a paisagem (Leite et al. 2018), como foi observado para escarabeíneos que apesar destas distinções apresentaram respostas associadas a perturbações passadas. Analisar de forma separada níveis ecológicos e/ou grupos funcionais auxilia na clareza das respostas e evita possíveis encobrimentos dos efeitos da perda de habitat ao longo do tempo (Miguet et al. 2016), a exemplo do débito de extinção.

O arranjo espacial atual da área de estudo (ano de 2010), não afeta ainda diretamente a diversidade de escarabeíneos, devido o tempo de relaxamento observado (Figueiredo et al. 2019). Isto ocorre para todo táxon, independentemente do nível ecológico ou grupo funcional, pois de forma geral estes possuem um retardo mínimo de 9 anos nas respostas a alterações na cobertura florestal. Isto significa que mesmo em um cenário de uso e cobertura do solo estável, não havendo mais mudanças na paisagem a partir de 2010, ainda sim haverá um declínio da biodiversidade em decorrência das modificações passadas até que todo este débito de extinção seja “*pago*” (Figueiredo et al. 2019; Dullinger et al. 2013). Concomitante, é

possível observar que o tempo de relaxamento é influenciado pelas características focais dos organismos (Halley et al. 2016) e critério de agrupamento (ex. biomassa e estratégia de alocação de recurso), pois quando categorizados em grupos ecológicos estes demandam mais tempo de resposta a perda de habitat do que a assembléia total, havendo também uma variação no tempo de relaxamento conforme o atributo considerado.

Assembleia de besouros rola-bostas baseados em estratégia de alocação de recursos é mais sensível a mudanças acumulativas e mais longas na paisagem, isto porque envolve aspectos comportamentais. Por exemplo, telecoprídeos e endocoprídeos apresentam maior sensibilidade a disponibilidade de cobertura florestal, devido ambos se reproduzirem, nidificarem e se alimentarem na superfície, sendo mais expostos a condições de temperatura alta e baixa umidade que não favorecem sua sobrevivência (Audino et al. 2017). Tais condições são muito comuns em ambientes de borda que predominam nas paisagens com pouco habitat (Souza et al. 2020; Murcia, 1995). Por outro lado, paracoprídeos conseguem ser mais resilientes a paisagens mais fragmentadas, por causa dos túneis que eles constroem no solo e se estabelecem em condições micrometeorológicas (temperatura e umidade) adequadas para reprodução, alimentação e nidificação (Audino et al. 2014).

A relação da biomassa com a cobertura florestal é caracterizada por dois principais aspectos, a distribuição padrão dos indivíduos (pequenos, médios e grandes) ao longo do gradiente de habitat e um único tempo de relaxamento para todos. Isto ocorre porque é nítido a proporção direta de paisagens com maiores quantidades de habitat concentrarem indivíduos de maior tamanho, pois estes são mais associados a qualidade do ambiente do que a estrutura da paisagem (Audino et al. 2017), enquanto médios e pequenos besouros se distribuem mais em paisagens com faixas intermediárias e baixas de cobertura florestal (Sánchez-de-Jesús et al. 2016). Isto ocorre devido a sensibilidade dos indivíduos grandes a perturbações ambientais locais, a exemplo do efeito de borda que é comum em paisagens mais fragmentadas e/ou com pouco habitat (De Andrade et al. 2014). Enquanto, espécies médias e pequenas são mais tolerantes a perturbações na paisagem (Lennox et al. 2018), por isso conseguem ocupar ambientes mais fragmentados. No entanto, quando se observa os efeitos das modificações da paisagem ao longo do tempo, percebe-se que todos os besouros rola-bosta (pequenos, médios e grandes) demandam o mesmo tempo de resposta a perda de habitat, ou seja, a biomassa não é um atributo preditor da resposta dos besouros. Isto mostra que apesar da disponibilidade de habitat determinar a distribuição dos indivíduos com base em tamanho (Sánchez-de-Jesús et al. 2016), se observa que o efeito da perda de cobertura florestal é único. A ausência do efeito da biomassa no tempo de resposta dos besouros a paisagem é devido este atributo ser mais

sensível a perturbações ambientais locais, tais como queimadas, efeito de borda, compactação do solo e abertura de dossel (Lennox et al. 2018; De Andrade et al. 2014).

Ademais, a abundância de escarabeíneos possui relações diferentes com a variabilidade da cobertura florestal, com telecoprídeos e grandes respondendo de uma forma positiva e os demais com uma relação negativa, principalmente em paisagens abaixo do limiar de fragmentação (~20-30%), regiões comumente ocupadas por espécies generalistas (Leite et al. 2018). De maneira oposta, indivíduos grandes são mais sensíveis a perturbações, por isso mais comuns em paisagens com alta quantidade de habitat (Fahrig, 2013), e/ou acima do limiar de percolação (~65%) (Fahrig, 2003). Isto reflete a sensibilidade dos grandes escarabeíneos a percorrerem grandes distâncias entre manchas de habitat e a densidade de borda, que são comuns em paisagens com pouco habitat, diferente de pequenos indivíduos que conseguem sobreviver em remanescentes florestais menores e de qualidade ambiental inferior (Alvarado et al. 2018).

Ao mesmo tempo, a partir destas observações se percebe que a maioria das espécies possuem um hábito florestal, pois todos grupos respondem a cobertura florestal passada, caso fossem generalistas de habitat responderiam a heterogeneidade da paisagem atual, devido utilizarem áreas de matriz como “semi-habitat” (Fahrig, 2011).

É notório a importância da cobertura florestal como preditor de escarabeíneos, porém tal relação pode ser influenciada adicionalmente pela presença de grandes mamíferos e primatas na paisagem, pois estes são os principais provedores de recursos (fezes) para aqueles e também necessitam de áreas de habitat maiores (Raine & Slade, 2019; Culot et al. 2013; Prist et al. 2012). Assim, a ocorrência do débito de extinção pode não ser um produto exclusivo das alterações na paisagem, mas também um resultado de um efeito em cascata promovido pela perda de grandes mamíferos e/ou extinção de vertebrados (defaunação) (Valiente-Banuet et al. 2015; Krauss et al. 2010). Isto afetaria adicionalmente a perda da diversidade de besouros rola-bostas e das funções ecossistêmicas desempenhadas por estes, tais como remoção de fezes, dispersão de sementes e revolvimento do solo (Duarte et al. 2018; Braga et al. 2013; Andresen, 2003).

Nossos achados são importantes para o conhecimento da influência da escala temporal em invertebrados e como estes podem ser considerados nos planejamentos de uso e cobertura da terra direcionados a conservação da biodiversidade. Primeiro, a abundância de escarabeíneos possui um tempo de relaxamento (atraso) nas respostas a perda de cobertura florestal de 9 anos. Segundo, estes efeitos são mais fortes nos grupos baseados na estratégia de alocação de recurso do que a assembleia total, pois além deste tempo de relaxamento esses

grupos respondem a alterações acumulativas na paisagem. Terceiro, o tamanho dos besouros rola-bostas é um atributo que não afeta o tempo de resposta destes a mudanças na paisagem, pois todos os grupos de tamanho responderam a cobertura florestal de um único ano (2001). Estes resultados mostram como trajetórias distintas (dinâmica de paisagem) da cobertura florestal ao longo do tempo podem promover retardos nas respostas da biodiversidade, em especial para invertebrados, nos quais não são contabilizados oficialmente nos números de espécies perdidas ao longo dos anos (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019; Strien et al. 2011).

É importante que estratégias de conservação considerem informações referentes a estrutura da paisagem passadas para elaborar planos de ações melhores (Rappaport et al. 2015), uma vez que proteger paisagens atuais sem conhecer suas trajetórias de uso e cobertura da terra não garantem a permanência das espécies existentes, devido ao débito de extinção (Uezu & Metzger, 2016). Assim, para evitar o risco de perdas futuras de espécies as iniciativas de conservação e restauração devem priorizar o incremento da quantidade de habitat (ex. aumento efetivo de fragmentos), da conectividade, uso de matrizes mais permeáveis na paisagem (Crouzeilles et al. 2014) e estímulo a regeneração natural (Strassburg et al. 2016), alinhados com o entendimento histórico das paisagens focais.

5 Agradecimentos

Agradecemos a Rede Amazônia Sustentável (RAS) por disponibilizar os dados biológicos e cartográficos. Este estudo foi financiado em parte pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de financiamento 001.

6 Referência

- Alvarado, F.; Andrade, E.R.; Santos, B.A.; Prescott, G.; Souza, G.; Escobar, F. Forest cover is more important than farmland heterogeneity and livestock intensification for the retention of dung beetles phylogenetic diversity. **Ecological Indicators**. v.93,pp.524-532. 2018.
- Andrén, H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. **Oikos** 71:355–366. 1994.
- Andresen, E. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. **Ecography**, v.26. p.87-97.2003.
- Audino, L. D.; Louzada, J.; Comita, L.S. Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: Is it possible to recover species and functional diversity?. **Biological Conservation**, 169:248–257, 2014.

- Audino, L.D.; Murphy, S.J.; Zambaldi, L.; Louzada, J. Comita, L.S. Drivers of community assembly in tropical forest restoration sites: role of local environment, landscape, and space. **Ecological Applications**, v.0, pp.1-15, 2017.
- Banks-Leite, C., Pardini, R., Tambosi, L.R., Pearse, W.D., Bueno, A.A., Bruscagin, R.T. ET AL. Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. **Science**, 345, 1041–1045. 2014.
- Barlow, J. et al. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, 000, 2016.
- 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.
- Berenguer, E. et al. A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. **Global Change Biology**. 20, 3713–3726. 2014.
- Betts, M.G; Wolf, C.; Ripple, W.I.; Phalan, B.; Millers, K.A.; Duarte, A.; Butchart, S.H.M.; Levi, T. Global forest loss disproportionately erodes biodiversity in intact landscapes. **Nature**. v.547,n.441. 2017.
- Bogoni, J.A.; Da Silva, P.G; Peres, C.A. Co-declining mammal-dung beetle faunas throughout the Atlantic Forest biome of South America. **Ecography**. doi: 10.1111/ecog.04670.2019.
- Braga, R.F; Korasaki, V.; Andresen, E.; Louzada, J. Dung Beetle Community and Functions along a Habitat-Disturbance Gradient in the Amazon: A Rapid Assessment of Ecological Functions Associated to Biodiversity. **PLoS ONE**. v.8, n.2, 2013.
- Burnham, K.P.; Anderson, D.R. Model selection and multimodel inference: A practical information - theoretical approach. Springer Press, New York. 2002.
- Chen, Y.; Peng, S.; Evidence and mapping of extinction debts for global forest-dwelling reptiles, amphibians and mammals. **Scientific Report**, 2017:7:1.2017.
- Cristofoli, S.; Piqueray, J.; Dufrêne, M.; Bizoux, J.P.; Mahy, G. Colonization credit in restored wet heathlands. **Restoration Ecology**. 18:645–55.2010.
- Crouzeilles, R.; Prevedello, J.A.; Figueiredo, M.S.L. et al. The effects of the number, size and isolation of patches along a gradient of native vegetation cover: how can we increment habitat availability?. **Landscape Ecology**. v.29, p.479-489. 2014.
- Culot, L.; Bovy, E.; Zagury Vaz-de-Mello, F.; Guevara, R.; Galetti, M. Selective defaunation affects dung beetle communities in continuous Atlantic rainforest. **Biology Conservation**. 163, 79–89, 2013.
- Dallimer, M.; Davies, Z.G.; Diaz-Porrás, D.F.; Irvine, K.N.; Maltby, L. Warren, P.H.; et al. Historical influences on the current provision of multiple ecosystem services. **Global Environmental Change**. 31:307–17.2015.
- 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 Insect Conservation**., 18, 1097–1104, 2014.
- Duarte, G.T.; Santos, P.M.; Cornelissen, T.G.; et al. The effects of landscape patterns on ecosystem services: meta-analyses of landscape services. **Landscape Ecology** 33:1247–1257. 2018.doi: 10.1007/s10980-018-0673-5.
- Dullinger, S.; Essl, F.; Rabitsch, W.; et al. Europe’s other debt crisis caused by the long legacy of future extinctions. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of America**. 110:7342–7.2013.
- Evans, J.S.; Murphy, M.A.; Ram, K. spatialEco. R package version 1.3-2.2020.
- Fahrig, L. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. **Journal of Biogeography**, v.40, pp.1649–1663, 2013.
- Fahrig, L.; Baudry, J.; Brotons, L.; Burel, F. G.; Crist, T. O.; Fuller, R. J.; Martin, J.L. Functional heterogeneity and biodiversity in agricultural landscapes. **Ecology Letters**, 14, 101–112.2011.
- Figueiredo, L.; Krauss, J.; Steffan-Dewenter, I.; Cabral, J.S. Understanding extinction debts: spatio-temporal scales, mechanisms and a roadmap for future research. **Ecography**, v.42. p.1973-1990.2019.

- Gardner, T. A. et al. A social and ecological assessment of tropical land uses at multiple scales: the Sustainable Amazon Network. **Philosophical Transaction of the Royal Society B**. 368.2015.
- Genes, L.; Cid, B.; Fernandez, F.A.S.; Pires, A.S. Credit of ecological interactions: a new conceptual framework to support conservation in a defaunated world. **Ecology and Evolution**. 7:1892–7.2017.
- Halley, J., Monokrousos, N., Mazaris, A. et al. Dynamics of extinction debt across five taxonomic groups. **Nature Communication**, 12283. 2016. <https://doi.org/10.1038/ncomms12283>
- Hanski, I. Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. **Annales Zoologici Fennici**. 37:10.2000.
- Hanski, I.; Cambefort, Y. 1991. Dung beetle ecology. Princeton University Press, New Jersey.
- Hijmans, R.J. et al. Raster. R package version 3.1.5. 2020.
- Huais, P.Y. multifit: an R function for multi-scale analysis in landscape ecology. **Landscape Ecology**. v.33, p.1023-1028. 2018.
- Hylander, K. & Ehlén, J. The mechanisms causing extinction debts. **Trends in Ecology and Evolution**. v.28, p.341-346. 2013.
- Jackson, S.T.; Sax, D.F. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. **Trends in Ecology and Evolution**. 25:153–60.2009.
- Krauss, J.; Bommarco, R.; Guardiola, M.; et al. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels: immediate and time-delayed biodiversity loss. **Ecology Letters**.13:597–605.2010.
- Kuussaari, M.; Bommarco, R.; Heikkinen, R.K. et al. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. **Trends in Ecology and Evolution**. 24:564–71.2009.
- Leite, C.M.P.; Mariano-Neto, E.; Rocha, P.L.B.D. Biodiversity thresholds in invertebrate communities: the response of dung beetle subgroups to forest loss. **Plos One**. v.13.n.8.2018.
- Lennox, G. D. et al. Second rate or a second chance? Assessing biomass and biodiversity recovery in regenerating Amazonian forests. **Global Change Biology**, v. 24, n. 12, p. 5680– 5694, 2018.
- Lindborg, R. & Ericksson, O. Historical Landscape Connectivity Affects Present Plant Species Diversity. **Ecology**, v.85, p.1840-1845. 2004.
- Lira, P.K.; De Souza Leite, M. & Metzger, J.P. Temporal Lag in Ecological Responses to Landscape Change: Where Are We Now?. **Current Landscape Ecology, Rep** 4, 70–82, 2019.
- Lira, P.K.; Ewers, R.M.; Banks-Leite, C.; Pardini, R.; Metzger, J.P. Evaluating the legacy of landscape history: extinction debt and species credit in bird and small mammal assemblages in the Brazilian Atlantic Forest. **Journal of Applied Ecology**. 49:1325–33.2012.
- Louzada, J.; Lima, A.P.; Matavelli, R. et al. Community structure of dung beetles in Amazonian savannas: role of fire disturbance, vegetation and landscape structure. **Landscape Ecology**, v.25, p.631-641. 2010.
- Metzger, J.P.; Martensen, A.C.; Dixo, M.; Bernacci, L.C.; Ribeiro, M.C.; Teixeira, A.M.G.; Pardini, R. Time lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. **Biological Conservation**. v.142. pp.1166-1177.2009.
- Miguet, P.; Jackson, H.B.; Jackson, N.B.; Martin, A.E.; Fahrig, L. What determine the spatial extent of landscape effects on species?. **Landscape Ecology**. v.31.pp.1177-1194, 2016.
- Murcia, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends Ecology Evolution**, v.10, pp.58–62, 1995.
- Niissalo, M.A.; Leong-Škorničková. J.; Khew, G.S.; Webb, E.L.; Very small relict populations suggest high extinction debt of gingers in primary forest fragments of a tropical city. **American Journal of Botany**. 104:182–9.2017.
- Pardini, R.; De Arruda Bueno, A.; Gardner, T.A.; Prado, P.I. & Metzger, J.P. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. **PLoS ONE**, 5, e13666.2009.
- Prist, P.R.; Michalski, F.; Metzger J.P. How deforestation pattern in the Amazon influences vertebrate richness and community composition. **Landscape Ecology** 27:799–812, 2012.

- Puttker, et al. Indirect effects of habitat loss via habitat fragmentation: A cross-taxa analysis of forest-dependent species. **Biological Conservation**, v.241. 2020.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>, 2018.
- Raine, E.H. & Slade, E.M. Dung beetle –mammal associations: methods, research trends and future directions. **Proceedings of the Royal Society B**. 286: 20182002. 2019.
- Rappaport, D.I.; Tambosi, L.R.; Metzger, J.P. A landscape triage approach: combining spatial and temporal dynamics to prioritize restoration and conservation. **Journal of Applied Ecology**. v.52, pp.590–601, 2015.
- Salomão, R.P.; Gonzalez-Tokman, D.; Dáttilo, W.; Acosta, J.C.L.; Favila, M.E. Landscape structure and composition define the body condition of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a fragmented tropical rainforest. **Ecological Indicators**. 88. 144-151.2018.
- Sánchez-Bayo, F. & Wyckhuys, K.A.G. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. **Biological Conservation**, v.232.p.8-27.2019.
- Sánchez-De-Jesús, H. A. et al. Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest. **Landscape Ecology**, v. 31, n. 4, p. 843–854, 2016.
- Soares-Filho, B.; Nepstad, D. et al. Modelling conservation in the Amazon basin. **Nature**. v.440, p.520–523. 2006.
- Souza, B. T. et al. The relative influence of diferent landscape attributes on dung beetle communities in the Brazilian Atlantic Forest. **Ecological Indicator**. v.117, 2020.
- Strassburg, B.B.; Barros, F.S.; Crouzeilles, R.; SILVA, I.A.; Dos Santos, J,S.; Silva, D.; Sansevero, J.B.; Alves-Pinto, H. et al. *The role of natural regeneration to ecosystem services provision and habitat availability: a case study in the Brazilian Atlantic Forest*. **Biotropica**, v.48, p.890-899.2016. DOI:10.1111/btp.12393.
- Strien, A.J.V.; Swaay, C.A.M.V., Kéry, M. Metapopulation dynamics in the butterfly *Hipparchia semele* changed decades before occupancy declined in The Netherlands. **Ecological Applications**. 2011;21:2510–20.
- Tilman, D.; May, R.M.; Lehman, C.L.; Nowak, M.A. Habitat destruction and the extinction debt. **Nature**. v.371, p.65–6. 1994.
- Uezu, A.; Metzger, J.P. Time-lag in responses of birds to Atlantic forest fragmentation: restoration opportunity and urgency. **PLoS One**. v.11, 2016.
- Valiente-Banueta, A.; Alcántara, J.M. et al. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. **Functional Ecology**. 2015;29:299–307
- Wearn, O.R.; Reuman, D.C.; Ewers, R.M. Extinction debt and windows of conservation opportunity in the Brazilian Amazon. **Science**. 2012.337:228–32.

7 Material Suplementar

Tabela MS1: Descrição das escalas de efeito identificadas para relação da cobertura florestal com a abundância dos grupos de escarabeíneos analisados para cada ano.

| Grupos | Escala de Efeito (m) - Anos | | | | |
|---------------|------------------------------------|-------------|-------------|-------------|--------------------------------------|
| | 1990 | 2001 | 2006 | 2010 | Δ 1990-2010 |
| Assembleias | 1020 | 1020 | 1020 | 1020 | 1020 |
| Paracoprídeo | 1020 | 270 | 270 | 270 | 1020 |
| Telecoprídeo | 270 | 270 | 270 | 270 | 1020 |
| Endocoprídeo | 720 | 840 | 840 | 840 | 1020 |
| Pequeno | 780 | 900 | 870 | 870 | 1020 |
| Médio | 1020 | 270 | 270 | 270 | 1020 |
| Grande | 1020 | 1020 | 480 | 1020 | 1020 |