



Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

DISPERSÃO SECUNDÁRIA DE SEMENTES POR BESOUROS  
ROLA-BOSTAS (COLEOPTERA: SCARABAEINAE) NO CERRADO

Ananda Souza Lima

Brasília, Maio de 2023



Universidade de Brasília – UnB

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

# DISPERSÃO SECUNDÁRIA DE SEMENTES POR BESOUROS ROLA-BOSTAS (COLEOPTERA: SCARABAEINAE) NO CERRADO

Ananda Souza Lima

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Ciências Biológicas como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

**Orientadora:** Profa. Dra. Marina Regina Frizzas

Brasília, Maio de 2023

**DISPERSÃO SECUNDÁRIA DE SEMENTES POR BESOUROS ROLA-BOSTAS  
(COLEOPTERA: SCARABAEINAE) NO CERRADO**

Ananda Souza Lima

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Ciências Biológicas como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

**Orientadora:** Profa. Dra. Marina Regina Frizzas

Data de defesa: 29/05/2023

Banca examinadora

---

Profa. Dra. Marina Regina Frizzas (Presidente/Orientadora)

Departamento de Zoologia/UnB

---

Profa. Dra. Vanesca Korasaki (Membro Externo)

Departamento de Ciências Agrárias e Biológicas/UEMG

---

Profa. Dra. Fernanda Vieira da Costa (Membro Interno)

Departamento de Ecologia/UnB

---

Profa. Dra. Cássia Beatriz Rodrigues Munhoz (Membro Suplente)

Departamento de Botânica/UnB

Brasília, Maio de 2023





Editado de [www.greenhumour.com](http://www.greenhumour.com).

*Dedico esta Dissertação a três pessoas amadas: minhas avós, Maria Aurora de Souza e Hilda Araújo e meu avô, Nicomedes Lima. Pessoas maravilhosas que se orgulhavam do meu ingresso na Universidade de Brasília e do meu desenvolvimento acadêmico, porém se foram durante o período de confecção deste trabalho. Gostaria de poder compartilhar este trabalho com vocês.*

## **Agradecimentos**

Agradeço à Universidade de Brasília (UnB) pelo suporte físico e pelo importantíssimo auxílio de transporte com veículos da UnB e motoristas que possibilitaram os campos. Agradeço ao Instituto de Ciências Biológicas, que já foi mais do que uma segunda casa para mim, com especial atenção aos departamentos de Ecologia e Zoologia, e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia que possuem um excelente grupo docente que contribuiu de amplas maneiras para a realização desta pesquisa, seja ministrando disciplinas, com conversas de corredor e compartilhamento de ideias.

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de mestrado, e ao Programa de Excelência Acadêmica da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (PROEX/CAPES) no. 53001010008P4 que forneceu subsídio monetário para a compra do material utilizado em campo.

Agradeço ao Laboratório de Biologia e Ecologia de Coleoptera (LABEC) por todo o suporte físico e à toda a equipe de pós-graduandos e estagiários que puderam auxiliar esta pesquisa, seja durante a coleta, triagem e organização de dados, com enriquecedoras e divertidas conversas que com certeza fizeram a diferença no desenvolver do trabalho, ou criando um ambiente confortável e descontraído.

Agradeço carinhosamente a estes amigos e colegas, em especial ao Me. Pedro Henrique de Oliveira Ribeiro, que ajudou muito em campo e em laboratório, com conversas relevantes e descontraídas. Agradeço também à Ma. Vitória Vilarinho, à Ma. Laura Filomeno, ao Me. Wanderson Lacerda e à Ma. Thiara Bernardes por todo o suporte intelectual e emocional, e ao Dr. Luiz Lira que me ajudou desde a graduação e me incentivou a fazer o mestrado. Agradeço ao Marcelo Costa Souza, o qual descobri ser como um irmão, que me auxiliou imensamente nos últimos três anos, à Kamila, ao João Marcus, ao Luiz, à Keila, à Tatiana, à Hanna, ao Alan, ao Guilherme, ao Pedro Sisnando, e a todos os demais que também ajudaram no laboratório.

E principalmente, agradeço imensamente à minha orientadora, Dra. Marina Regina Frizzas, pela orientação desde a graduação e por todo o suporte, puxões de orelha, ensinamentos e incentivo, com certeza eu teria desistido do trabalho não fosse sua orientação.

Agradeço à minha família, em especial aos meus pais, Angela Maria e Carlos Damião, ao meu irmão Shânti e ao meu companheiro, Pedro Pimenta. À minha mãe e ao meu companheiro, especialmente, agradeço por absolutamente tudo que fizeram por mim e pelo forte incentivo, vocês foram essenciais para que eu conseguisse realizar esta pesquisa. Estes quatro me acompanharam dando muito apoio durante o trabalho e antes dele, com conversas que ajudaram a esclarecer a

pesquisa, ideias, auxílio em campo, e, claro, sem suas “cocôlaborações” esta pesquisa também não seria viável... KKKKKKKK.

Agradeço aos meus amigos que nem mesmo têm vínculo ao LABEC e ainda assim se propuseram a ajudar em campo no auge da pandemia, alguns inclusive se dispuseram a ir em seus carros particulares, Marcus Vinícius Nogueira, Tiago Guido Pinheiro, Taynah Roquete, Luis Antônio, Camila Vilarinho, Davi Rios e Fernanda Ramos.

Agradeço ao professor Dr. Fernando Vaz-de-Mello/UFMT pelo auxílio na identificação dos besouros.

Agradeço ao professor Dr. Pedro Henrique Togni pelos auxílios importantíssimos nas análises e à Dra. Rafaella Maciel que também ajudou muito com as análises estatísticas, com o texto e submissão do artigo científico.

Agradeço também à professora Luci Murata, da Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária/UnB, pela parceria para a obtenção das iscas suínas oriundas das criações da Fazenda Águas Limpas da UnB (FAL).

A todos vocês, agradeço por todas as contribuições que possibilitaram a realização desta dissertação de mestrado.

## Sumário

<b>Resumo</b>	<b>1</b>
<b>Introdução</b>	<b>3</b>
<b>Material e Métodos</b>	<b>9</b>
<i>Área de estudo</i>	9
<i>Coleta de rola-bostas</i>	11
<i>Caracterização da comunidade de rola-bostas</i>	11
<i>Dispersão secundária de sementes</i>	13
<i>Análise de dados</i>	16
<b>Resultados</b>	<b>17</b>
<i>Comunidade de rola-bostas</i>	17
<i>Dispersão secundária de sementes</i>	19
<i>Interação rola-bostas e dispersão secundária</i>	22
<b>Discussão</b>	<b>23</b>
<b>Considerações finais e Desafios futuros</b>	<b>30</b>
<b>Referências Bibliográficas</b>	<b>32</b>
<b>Anexos</b>	<b>42</b>

## Resumo

Serviços ecossistêmicos são processos naturais dos quais a sociedade depende e se beneficia para sobreviver. Dentre os serviços prestados pelos besouros rola-bostas, a dispersão secundária de sementes é uma etapa importante no ciclo de vida de diversas plantas. Ao enterrarem sementes viáveis misturadas com o recurso fecal, estas são deslocadas até locais com condições mais favoráveis à germinação e ao estabelecimento das plântulas, o que pode também auxiliar na restauração de habitats degradados. A dispersão secundária de sementes é influenciada pelo grupo funcional, pela abundância, pelo tamanho das espécies de besouros, pelo tamanho das sementes, pela distância de deslocamento e profundidade de enterramento. No entanto, existem lacunas acerca da qualidade da dispersão secundária de sementes por besouros no Cerrado. Sendo assim, este trabalho objetivou avaliar a contribuição dos besouros rola-bostas na dispersão secundária de sementes no Cerrado, avaliando características dos besouros e seus efeitos na dispersão vertical e horizontal de sementes de diferentes tamanhos. Durante a estação chuvosa (nov./2020 e jan./2021) estações experimentais foram instaladas em duas áreas de cerrado *sensu stricto* e iscadas com seis porções de 15g de fezes cada uma contendo uma semente mímica de três ou oito milímetros de diâmetro, permanecendo ativas por 48 h para avaliar a dispersão secundária vertical e horizontal de sementes. Para a amostragem e caracterização da comunidade, *pitfalls* iscados com fezes humanas foram instalados ao redor da estação experimental permanecendo em campo por 48 h. Este trabalho

propõe a utilização de cinco variáveis para avaliar a dispersão secundária, considerando os comportamentos dos rola-bostas e os efeitos na dispersão tanto abaixo quanto acima do solo e aspectos relevantes tanto do ponto de vista das plantas como dos dispersores secundários. Com registros de dispersões horizontais de até 124 cm acima do solo e 22,6 cm abaixo do solo, dispersão vertical de até 31 cm abaixo do solo e ainda diversas sementes mímicas cobertas por montes de terra removida pelos besouros chegando a até 8,7 cm de altura, este trabalho apresenta novas informações acerca da dispersão secundária de sementes realizada por besouros rola-bostas. A abundância total de besouros, de paracoprídeos e de paracoprídeos grandes estão positivamente relacionados com as médias de dispersão horizontal de sementes pequenas acima do solo e negativamente associados com a dispersão vertical de sementes grandes abaixo do solo. A abundância de telecoprídeos de tamanho médio apresentou relações positivas com as médias gerais de dispersão horizontal acima do solo e de sementes grandes, já a abundância total da guilda apresentou relação negativa com a média de dispersão horizontal abaixo do solo. Estes dados são controversos pois esperava-se que paracoprídeos grandes escavassem túneis mais profundos e mais complexos em ambientes tropicais e abertos de Cerrado, e que telecoprídeos apresentassem maior relação com a dispersão horizontal acima do solo. A dominância de *Oxysternon palemo* (Castelnaud, 1840) demonstra a relevância da espécie na restauração e manutenção do Cerrado, em especial da fitofisionomia de cerrado *sensu stricto*, pois a espécie possui um grande tamanho corporal e que pode alocar o recurso horizontalmente acima do solo antes de enterrá-lo. Não foram encontradas relações entre endocoprídeos e a dispersão. Desta forma, paracoprídeos ocupam o papel de maior relevância para a dispersão secundária de sementes no Cerrado. Apesar de não encontrarmos respostas significativas acerca da abundância de besouros sobre a altura do monte de terra removida, reforçamos o potencial de proteção que pode propiciar às sementes. A alteração de habitats pode interferir na riqueza funcional de rola-bostas e, conseqüentemente, na prestação de serviços ecossistêmicos. Sendo assim, estratégias que envolvam a reintrodução/manutenção de besouros rola-bostas favorecem a restauração e manutenção de habitats devido à dispersão secundária de sementes.

**Palavras-chave:** Besouros Coprófagos; Dispersão Vertical; Dispersão Horizontal; Savana Brasileira; Scarabaeidae; Serviço Ecossistêmico.

## Introdução

Serviços ecossistêmicos são condições e processos por meio dos quais os ecossistemas naturais e as espécies que os compõem, sustentam e capacitam a vida humana (Daily, 1997). Muitos dos serviços ecossistêmicos são insubstituíveis, além disso, estima-se que os serviços globais permitem uma economia de 125 trilhões de dólares por ano (Costanza *et al.*, 2014). É evidente a preocupação da sociedade ante às mudanças climáticas, desmatamentos, fragmentação e perda de habitats que vêm aumentando com o passar das décadas (Pereira *et al.*, 2010), resultando em grandes impactos na manutenção da biodiversidade e, conseqüentemente, na prestação dos serviços ecossistêmicos (Nichols *et al.*, 2007; Barlow *et al.*, 2016; Sánchez-Bayo e Wyckhuys, 2019). Apesar das interferências antrópicas no meio ambiente e seus efeitos negativos decorrentes, a população humana sobrevive e depende dos recursos naturais e de serviços prestados pelos demais seres vivos, visto que o funcionamento dos ecossistemas depende de várias interações entre os seres e os ambientes (Daily, 1997).

Os insetos, grupo mais biodiverso do planeta (Stork, 2018), proveem importantes serviços que são usufruídos pela espécie humana (Schowalter *et al.*, 2018). Serviços estes como polinização (Klatt *et al.*, 2014), decomposição (Nichols *et al.*, 2008), controle de pragas (Togni *et al.*, 2019), herbivoria (Schowalter, 2012), dispersão de sementes (Pizo *et al.*, 2005; Coelho *et al.*, 2022), remoção e aeração do solo (Braga *et al.*, 2013) e ciclagem de nutrientes (Nichols *et al.*, 2008), dentre outros. Apesar disso, estão entre os organismos que mais sofrem com os impactos antrópicos, principalmente espécies pertencentes às ordens Lepidoptera e Hymenoptera, além de besouros rola-bostas (Coleoptera) (Sánchez-Bayo e Wyckhuys, 2019). A mudança de habitat, a poluição (em especial com a intensificação da agricultura), a exposição a patógenos, introdução de espécies exóticas e mudanças climáticas, em conjunto, indicam uma provável perda de espécies de insetos nas próximas décadas, em especial espécies de tamanho corporal grande e espécies raras (Sánchez-Bayo e Wyckhuys, 2019). Em áreas tropicais, insetos apresentam comunidades com distribuições de abundâncias de poucas espécies abundantes e muitas espécies raras (Hughes, 1986). Sendo assim, estudos voltados aos serviços que possibilitam ou viabilizam a decisão de políticas públicas para a restauração e conservação de habitats e da biodiversidade são de extrema importância, dentre eles, destaca-se a dispersão de sementes que está direta e indiretamente relacionada à restauração e manutenção de habitats (Pizo *et al.*, 2005; Milotić *et al.*, 2019, Coelho *et al.*, 2022).

A dispersão de sementes é uma importante etapa no ciclo de vida de muitas plantas, podendo ser considerada como o deslocamento das sementes da planta mãe até outro local de deposição (Howe e Smallwood, 1982). Pode ser feita por fatores abióticos, como vento ou fluxo de lagos

(Chambers e MacMahon, 1994), e fatores bióticos, como vertebrados e invertebrados (Howe e Smallwood, 1982). A dispersão primária é comumente feita por aves e mamíferos que se alimentam dos frutos e regurgitam ou defecam sementes ainda viáveis e/ou intactas em diferentes locais (Figueiredo, 1993; Kuhlmann e Ribeiro, 2016). Já a dispersão secundária, ocorre após o deslocamento das sementes viáveis que se encontram nas fezes dos dispersores primários (Howe e Smallwood, 1982). A efetividade da dispersão de sementes pode ser avaliada tanto de forma quantitativa como qualitativa (Schupp *et al.*, 2010). A quantitativa refere-se ao número de sementes dispersadas e às variáveis que influenciam, como número de visitas e tamanho dos dispersores, bem como o tamanho das sementes, já a qualitativa refere-se às variáveis que afetam a probabilidade de sementes dispersadas se tornarem adultas, como a distância do ponto de origem, a profundidade de enterramento, e taxas de sobrevivência, germinação, estabelecimento da plântula e subsequente sobrevivência e crescimento (Schupp *et al.*, 2010).

A qualidade do local de deposição das sementes pode afetar a dispersão devido às condições de luminosidade, temperatura, umidade, competição, predação e presença de patógenos (Chambers e MacMahon, 1994). Em algumas florestas tropicais mais de 90% das sementes deixadas na superfície do solo foram detectadas e predadas por pequenos roedores quando misturadas às fezes dos dispersores primários (Estrada e Coates-Estrada, 1991), isso porque os predadores são atraídos pelo odor das fezes e então buscam as sementes para consumi-las (Beaune *et al.*, 2012). Interações entre dispersão primária e secundária geram diferentes vantagens para as sementes, a interação mamífero-semente-besouro é definida como diplocoria, em que os vetores de dispersão primária e secundária são diferentes (Vander-Wall e Longland, 2004) e, em alguns casos, os besouros rola-bostas são responsáveis quase inteiramente por este tipo de dispersão (Estrada e Coates-Estrada, 1991).

Besouros Scarabaeinae, chamados comumente de rola-bostas, nidificam e alimentam-se majoritariamente em fezes de mamíferos, mas também usam frutas ou carcaças de animais em decomposição (Gill, 1991). Apresentam ampla distribuição pelo globo e grande riqueza em regiões neotropicais (Hanski e Cambefort, 1991). Estes besouros têm pico reprodutivo na estação chuvosa, apresentando ciclo de vida fortemente relacionado com a sazonalidade de chuvas em diferentes regiões (Halffter e Matthews, 1966). Devido à dependência de fezes, os besouros coprófagos estão também relacionados à diversidade de mamíferos que lhes fornecem tais recursos, de modo que mamíferos de maiores tamanhos podem atrair mais besouros devido ao maior volume de fezes produzido (Hanski e Cambefort, 1991). Desta forma, os rola-bostas também são afetados pelo evidente declínio global de mamíferos decorrente dos impactos antrópicos, principalmente devido ao declínio de espécies de porte grande e aumento na dominância de espécies de porte pequeno e



médio, havendo um consequente declínio na prestação de serviços ecossistêmicos (Dirzo *et al.*, 2014;Vieira-Alencar *et al.*, 2023).

Em função de seu hábito alimentar e de nidificação, rola-bostas participam de vários serviços ecossistêmicos em decorrência do processo de escavação do solo e remoção de parte do recurso (Nichols *et al.*, 2008). Ao escavarem há a remoção de grandes quantidades de solo oriundos de camadas mais profundas (Braga *et al.*, 2013), o que resulta na descompactação e aeração do solo, além da fertilização do solo, ciclagem de nutrientes, controle de parasitas e dispersão secundária de sementes devido ao enterramento de recursos (Halffter e Matthews, 1966; Nichols *et al.*, 2008; Braga *et al.*, 2013). Os serviços realizados pelos rola-bostas podem ser influenciados por diversos fatores que envolvem o grau de degradação do habitat onde se encontram, a riqueza e abundância de espécies, o sexo, tamanho, biomassa e a forma de manipulação do recurso e nidificação pelas espécies (Braga *et al.*, 2013). O modo como os besouros manipulam o recurso para a alimentação e nidificação pode classificá-los em três guildas funcionais: endocoprídeos, que nidificam e se alimentam diretamente no recurso, chamados também de residentes; paracoprídeos, que cavam túneis e enterram partes das fezes logo abaixo ou bem próximo à fonte de recurso, os escavadores; e telecoprídeos ou roladores, que removem uma porção do recurso para longe da alta competição e, posteriormente, as enterram em túneis para construção dos seus ninhos e alimentação (Halffter e Matthews, 1966; Halffter e Edmonds, 1982; Hanski e Cambefort, 1991).

Sendo assim, besouros paracoprídeos e telecoprídeos exercem um importante papel na dispersão secundária de sementes, primariamente dispersas por mamíferos, durante o processo de nidificação devido à rápida alocação de recursos fecais (Nichols *et al.*, 2008; Griffiths *et al.*, 2015). Em regiões temperadas, os telecoprídeos demonstram um importante papel na remoção de fezes e dispersão de sementes (Milotić *et al.*, 2019), no entanto considera-se que os paracoprídeos são mais importantes para a dispersão secundária em florestas tropicais pois, além de mais abundantes, enterram de forma mais eficiente um número maior de sementes menores (Feer, 1999; Slade *et al.*, 2007; Niero *et al.*, 2022). Comunidades de rola-bostas amostradas em áreas savânicas tropicais também apresentam predominância de paracoprídeos (Silva *et al.*, 2020).

A efetividade da dispersão de sementes pode ser classificada em duas categorias qualitativas: horizontal e vertical (Andresen e Feer, 2005; Andresen e Urrea-Galeano, 2022). O movimento horizontal refere-se à distância de deslocamento sobre o solo, o que reduz a competição por densidade entre plântulas (Lawson *et al.*, 2012), já o movimento vertical de sementes refere-se à profundidade de enterramento, reduzindo a predação (Andresen e Feer, 2005; Beaune *et al.*, 2012). A dispersão horizontal é relatada como resultante apenas da ação de telecoprídeos devido ao hábito de deslocar horizontalmente o recurso por meio da rolagem sobre o solo para a posterior formação

de ninhos, já a vertical é mais comumente associada aos paracoprídeos (Andresen e Feer, 2005). Sabe-se que espécies de rola-bostas chegam a enterrar as fezes a até um metro de profundidade (Klemperer e Boulton, 1976), já na América do Sul há relatos de até 60 cm de profundidade em ambientes florestais amazônicos (Andresen, 2000) e 70 cm em savana de Cerrado (Lira e Frizzas, 2022). Em regiões afrotropicais, onde a fauna de grandes mamíferos é maior do que a fauna neotropical, besouros deslocam as fezes até 15 m de distância do bolo fecal para escavar os túneis e formar seus ninhos (Heymons e von Lengerken, 1929). Já em ambientes neotropicais, há relatos de deslocamentos de até 10,6 m de distância (Matthews, 1963), o que reforça o grande potencial de dispersão secundária por estes besouros.

Visto que as sementes não são consumidas pelos besouros e representam uma diminuição do volume de recurso, podendo até mesmo ser removidas das fezes por algumas espécies antes de realizarem o enterramento do recurso (Andresen e Feer, 2005), o comportamento de dispersão não intencional pode ser resultante da alta competitividade pelo recurso (Scholtz *et al.*, 2009), que normalmente é escasso e efêmero no ambiente. Devido à rápida remoção de fezes da superfície por besouros, que ocorre em questão de poucas horas nos trópicos (Slade *et al.*, 2007; Oliveira *et al.*, 2021), este comportamento beneficia as plantas pois, pode ocorrer um aumento na taxa de germinação e estabelecimento de plântulas devido ao fato destes besouros enterrá-las em ambientes com microclimas mais favoráveis comparado com as sementes que permanecem na superfície do solo (Estrada e Coates-Estrada, 1991). Além disso, esse comportamento pode ainda evitar a alta taxa de predação por roedores e a competição de crescimento entre as plântulas amontoadas (Estrada e Coates-Estrada, 1991; Andresen, 2001; Andresen e Feer, 2005). No entanto, deve-se considerar também que túneis muito profundos podem afetar negativamente algumas espécies de plantas, dificultando o estabelecimento das plântulas (Estrada e Coates-Estrada, 1991; Shepherd e Chapman, 1998; Feer, 1999; Andresen, 2000; 2001; Griffiths *et al.*, 2015).

As sementes menores são dispersas com mais frequência e mais profundamente do que sementes maiores (Estrada e Coates-Estrada, 1991; Shepherd e Chapman, 1998; Feer, 1999; Andresen, 2002; Milotić *et al.*, 2019), possivelmente porque sementes maiores podem ser mais facilmente detectadas e removidas pelos besouros (Andresen, 2000). Além disso, em florestas tropicais besouros maiores têm maior capacidade de dispersar sementes e também de dispersar sementes maiores (Braga *et al.*, 2013), isso porque seus tamanhos corporais os capacitam a remover maiores quantidades de recurso (Hanski e Cambefort, 1991).

A maior parte das informações acerca dos fatores quantitativos e qualitativos da dispersão secundária por besouros rola-bostas explicadas anteriormente foi obtida em florestas tropicais, no entanto existem diferenças nas taxas de prestação deste serviço ecossistêmico ao comparar florestas

tropicais e savanas africanas (Kunz e Krell, 2011). No Brasil, país que possui uma das maiores biodiversidades do mundo (Rafael *et al.*, 2009), a floresta Amazônica é o bioma foco nas pesquisas referentes à dispersão secundária com diversos trabalhos avaliando fatores que influenciam a prestação deste serviço por besouros (Andresen, 2000; 2001; 2002; 2003; Andresen e Levey, 2004; Santos-Heredia *et al.*, 2011; Braga *et al.*, 2013, Griffiths *et al.*, 2015; 2016), havendo poucas as informações para as outras regiões e biomas do Brasil. A savana africana apresenta mais telecoprídeos (40%) em comparação à comunidade florestal (4%), além disso, o tamanho e a biomassa dos besouros também são maiores em ambientes savânicos, o que interfere na dispersão secundária de sementes nestes ambientes (Kunz e Krell, 2011). Para áreas savânicas como o Cerrado, onde há maior riqueza e abundância quando comparado a áreas de vegetação fechada, há a predominância de espécies paracoprídeos (Silva *et al.*, 2020).

No Cerrado a taxa de remoção de fezes, a riqueza e a abundância de besouros rola-bostas são positivamente relacionadas à dispersão secundária, sendo que a temperatura, radiação solar e a umidade do ar podem influenciar negativamente a dispersão de sementes, isso porque a atividade e o comportamento reprodutivo dos besouros são afetados por estas variáveis (Nunes *et al.*, 2018). Oliveira e colaboradores (2021) verificaram que não houve diferença na prestação dos serviços de dispersão secundária de sementes e remoção de fezes por besouros em diferentes usos da terra. Já outro trabalho utilizando sementes de lobeira (*Solanum lycocarpum*), espécie nativa e amplamente distribuída no Cerrado (Oliveira-Filho e Oliveira, 1988), verificou que apenas o serviço de remoção de fezes não variou entre ambientes antropizados e naturais, porém a dispersão secundária foi maior em habitats naturais, havendo ainda a maior importância de telecoprídeos na dispersão e estabelecimento de plântulas de lobeira (Almeida *et al.*, 2022). Tais trabalhos auxiliaram no entendimento da dispersão secundária de sementes e demonstraram a importância dos rola-bostas na prestação deste serviço no Cerrado. No entanto foram avaliados majoritariamente variáveis quantitativas referentes à efetividade da dispersão (número e tamanho de sementes dispersadas e características dos dispersores secundários que afetam o número e tamanho das sementes dispersadas, como tamanho corporal e guilda funcional dos besouros), havendo ainda várias lacunas a serem preenchidas acerca da qualidade do local de deposição da semente após a dispersão secundária, principalmente considerando ecossistemas savânicos, como a profundidade efetiva de enterramento e a distância horizontal de deslocamento realizada pelas comunidades de besouros rola-bostas.

Apesar do Cerrado ser um dos ecossistemas não florestais que demanda especial atenção para a conservação no Brasil, devido às suas características geográficas e por ser um *hotspot* de biodiversidade (Overbeck *et al.*, 2015) com diversas fitofisionomias e vários endemismos (Klink e

Machado, 2005), são poucos os estudos sobre o serviço de dispersão secundária. Ainda que 20% das pesquisas sobre serviços ecossistêmicos prestados por insetos no país ocorram no bioma Cerrado, as pesquisas são majoritariamente voltadas à produção agrícola, sendo apenas 0,63% destes trabalhos referentes à dispersão secundária (Ramos *et al.*, 2020). A flora do Cerrado possui uma gama de plantas com estratégias de dispersão dependentes de vertebrados como aves e mamíferos (Kuhlmann e Ribeiro, 2016), demonstrando um grande potencial dos besouros como dispersores secundários de sementes. Como os rola-bostas influenciam na distribuição, sobrevivência e estabelecimento de plantas (Andresen e Levey, 2004; Kunz e Krell, 2011 Almeida *et al.*, 2022), desempenham ainda um importante papel na regeneração de áreas naturais (Andresen, 2002), considerando principalmente a dispersão de sementes de espécies nativas do bioma. Portanto, avaliar contribuições qualitativas efetivas dos besouros rola-bostas na dispersão secundária de sementes no Cerrado, como profundidade de enterramento e distância de deslocamento de sementes, é de grande relevância, já que este bioma vem sendo amplamente afetado pela degradação e antropização de suas áreas, de modo que estas contribuições poderão influenciar políticas públicas e auxiliar em tomadas de decisão com relação à criação e manutenção de áreas de proteção, bem como na regeneração e conservação de áreas naturais.

Portanto, este trabalho objetivou avaliar contribuições quantitativas e qualitativas de besouros rola-bostas na dispersão secundária de sementes no Cerrado. Para responder esse questionamento avaliamos: a) a comunidade de besouros rola-bostas na fitofisionomia cerrado *sensu stricto*, caracterizando-a quanto a métricas taxonômicas e funcionais (abundância, riqueza, guildas funcionais e tamanho corporal); b) a dispersão secundária horizontal e vertical de sementes realizada pelos rola-bostas, considerando diferentes tamanhos de sementes; e c) a relação entre a comunidade de besouros e o serviço ecossistêmico de dispersão secundária de sementes por meio da correlação dos dados de dispersão (horizontal, vertical, tamanhos de sementes) com as características da comunidade. Baseado nestes questionamentos hipotetizamos que: 1) a comunidade de besouros rola-bostas na fitofisionomia de cerrado *sensu stricto* apresentará poucas espécies abundantes, será representada principalmente pela guilda dos paracoprídeos e por espécies de tamanho corporal pequeno em consequência da predominância de mamíferos de pequeno e médio porte na área. 2) A dispersão secundária de sementes irá ocorrer tanto vertical como horizontalmente, devendo ocorrer um número maior de registros de dispersão vertical devido à maior representatividade esperada de besouros paracoprídeos. As profundidades de enterramento serão menores que 70 cm e deslocadas horizontalmente a distâncias menores que 100 cm decorrente do tamanho corporal pequeno esperado para a comunidade de besouros. 3) Os paracoprídeos terão maior contribuição na dispersão secundária de sementes e sementes menores

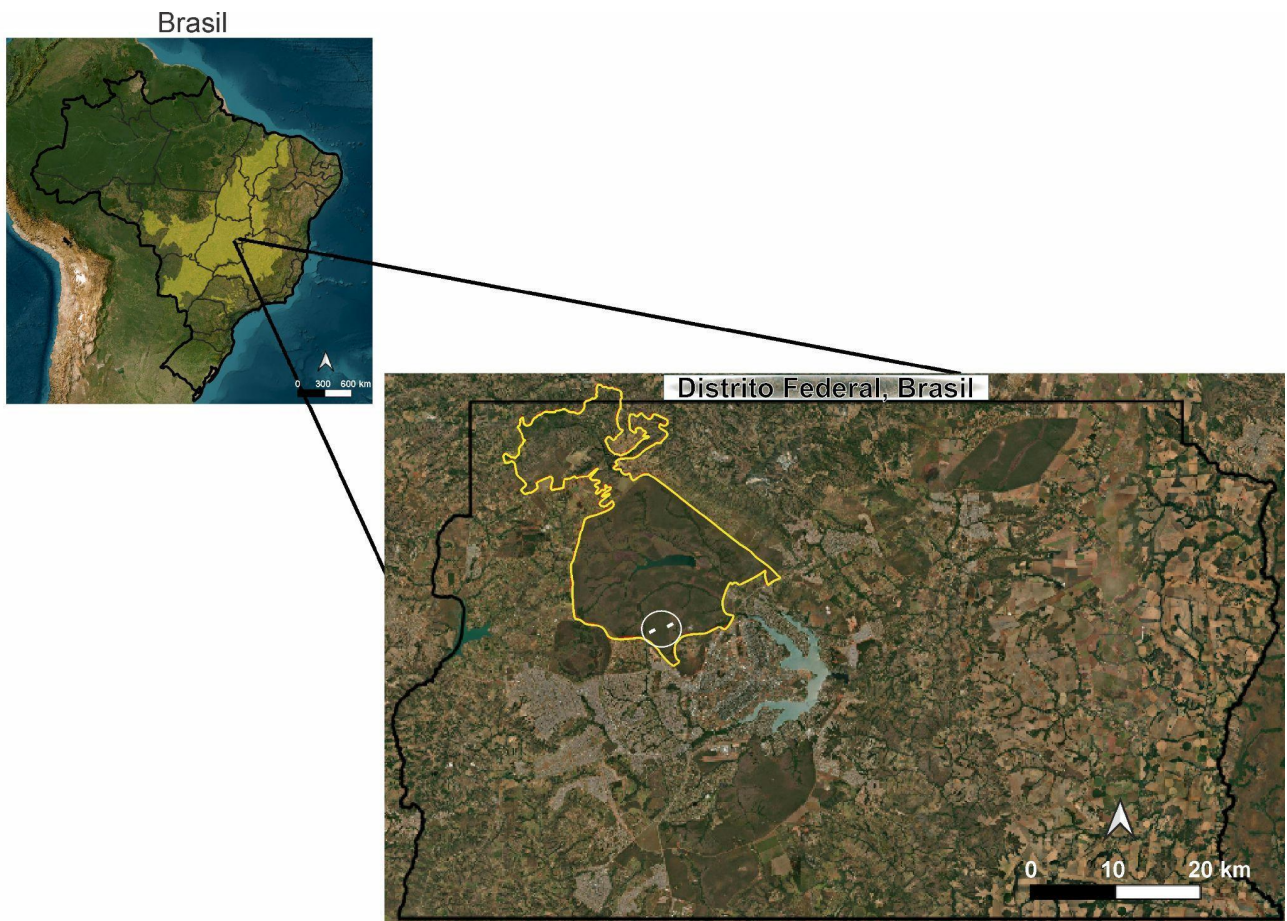
serão dispersadas em distância e profundidade maiores, quando comparado com as sementes maiores devido ao tamanho corporal pequeno esperado para a maioria da comunidade de besouros.

## Material e Métodos

### *Área de estudo*

O trabalho foi realizado no Parque Nacional de Brasília (PNB), importante Unidade de Conservação do bioma Cerrado. O PNB possui cerca de 42 mil ha (Figura 1) e altitude variando de 1.000 a 1.350 m, abrangendo as bacias dos três principais rios que fornecem água potável ao Distrito Federal - DF (ICMBio, 2023). A temperatura média da região é de 21°C, com precipitação média anual de 1.600 mm e concentração das chuvas de novembro a abril (ICMBio, 2023). O Cerrado é composto por várias formações vegetais que formam um mosaico entre formações campestres, savânicas e florestais (Eiten, 1972). Mata ciliar, mata de galeria, mata seca e cerradão formam um gradiente de formações vegetais florestais de acordo com sua proximidade com os cursos de água, já as formações savânicas abrangem quatro tipos fitofisionômicos: cerrado *sensu stricto*, veredas, parque de cerrado e palmeiral, enquanto as formações campestres dividem-se em campo sujo, campo limpo e campo rupestre (Ribeiro e Walter, 2008).

No PNB encontram-se diversas fitofisionomias de Cerrado, sendo o cerrado *sensu stricto* a vegetação predominante (ICMBio, 2023), justificando a escolha desta fitofisionomia para a realização do trabalho. O cerrado *sensu stricto* caracteriza-se por árvores baixas distribuídas sobre um estrato herbáceo de arbustos e subarbustos (Ribeiro e Walter, 2008). O parque abriga diversas espécies de plantas nativas que fornecem alimento e suas sementes são dispersadas pela fauna local (ICMBio, 2023), como lobeira (*Solanum lycocarpum*) (Hannibal *et al.*, 2019) e gabioba (*Campomanesia adamantium*) (Dresch *et al.*, 2013). A fauna é caracterizada por diversas espécies de mamíferos principalmente de pequeno e médio porte (ICMBio, 2023), muitas atuam como dispersores de sementes, como lobo-guará (*Chrysocyon brachyurus*) (Motta-Júnior e Martins, 2002; Campos *et al.*, 2013), anta (*Tapirus terrestris*) (Hannibal *et al.*, 2019), cachorro-do-mato (*Cerdocyon thous*) (Rodrigues, 2002) e raposa-do-campo (*Lycalopex vetulus*) (Dalponte e Lima, 1999), as quais fornecem ainda recursos fecais aos besouros rola-bostas (Gigliotti *et al.*, 2023). Além disso, o PNB também possui grande diversidade de rola-bostas quando comparado a outras unidades de conservação no DF, pois das 112 espécies de Scarabaeinae registradas no DF (Oliveira, 2019), 67 já foram encontradas no PNB (Rocha, 2016; Cunha e Frizzas, 2020; Oliveira *et al.*, 2021; Ribeiro *et al.*, 2022; Gigliotti *et al.*, 2023).



**Figura 1.** Mapa do Brasil) com destaque para o bioma Cerrado (verde claro) e para o Distrito Federal. Mapa do Distrito Federal) com destaque para o Parque Nacional de Brasília – PNB (contorno em amarelo) e para as duas áreas de cerrado *sensu stricto* (retângulos brancos circulados) onde o estudo foi realizado.

Duas áreas de cerrado *sensu stricto*, distanciadas por 1,8 Km de vegetação contendo outras fitofisionomias entre elas, foram selecionadas no PNB para a realização dos experimentos, havendo ainda uma distância mínima de 1 Km com a borda do Parque (Figura 1). Em cada área foram instalados dois transectos de 400 m contendo dez estações experimentais distanciadas 100 m entre si (adaptado de Oliveira *et al.*, 2021) (Figura 2A). No total 20 estações experimentais (2 áreas x 10 estações) foram instaladas para a amostragem da comunidade e para o experimento de dispersão secundária, sendo que logo após a instalação da estação experimental os *pitfalls* foram tampados e ativos somente após a coleta dos dados de dispersão secundária das sementes, para diminuir efeitos da coleta da comunidade sobre o experimento de dispersão. Foram realizadas sete repetições semanais ao longo da estação chuvosa entre os meses de novembro de 2020 e janeiro de 2021, visto que este é considerado o melhor período para coleta de rola-bostas no Cerrado (Frizzas *et al.*, 2020). As coletas dos besouros rola-bostas foram autorizadas via Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO) sob licença no. # 76524-2.

### ***Coleta de rola-bostas***

A amostragem da comunidade de rola-bostas foi realizada a partir da instalação de dois *pitfalls* posicionados nas laterais de cada estação experimental (Figura 2A). Os *pitfalls* eram compostos por um recipiente plástico de 780 ml, contendo solução de água, detergente e sal, para a coleta e conservação dos insetos, e iscado com 20 g de fezes humanas acondicionadas em um copo de plástico de 50 ml acoplado ao recipiente maior. Foram cobertos com pratos de plástico a 15 cm de altura para evitar o ressecamento pelo sol e o transbordamento pela chuva (Figura 3C) e permaneceram ativos em campo por 48 horas para a coleta dos insetos. Foram instalados no total 280 *pitfalls* (10 estações x 2 *pitfalls* x 2 áreas x 7 repetições). O total de besouros coletado foi somado por se tratar da amostragem da comunidade local.

Os besouros coletados foram armazenados em recipientes contendo álcool 70% e triados no Laboratório de Biologia e Ecologia de Coleoptera (LABEC - UnB). A identificação das espécies se fez por meio de chaves dicotômicas e comparação com material da Coleção Entomológica do Departamento de Zoologia da Universidade de Brasília (DZUB). As espécies tiveram sua identificação confirmada pelo especialista do grupo (Dr. Fernando Zagury Vaz-de-Mello, Universidade Federal do Mato Grosso, Cuiabá, Brasil). Os espécimes vouchers foram depositados na Coleção Entomológica da Universidade de Brasília (DZUB).

### ***Caracterização da comunidade de rola-bostas***

Para a caracterização da comunidade, foram avaliadas as métricas: riqueza, abundância, guildas funcionais e tamanho corporal. Os índices de diversidade de Simpson e de Shannon, a riqueza, abundância e dominância das espécies foram calculados para descrever a comunidade de besouros rola-bostas. As espécies foram classificadas em guildas funcionais (endocoprídeos, paracoprídeos e telecoprídeos) baseado no modo como manipulam o recurso para a alimentação e nidificação conforme dados disponíveis na literatura e consulta ao especialista do grupo (Dr. Fernando Zagury Vaz-de-Mello/UFMT).

Para a medição do tamanho dos besouros, foram selecionados aleatoriamente 20 indivíduos de cada espécie, e no caso de espécies com menor número, todos os indivíduos coletados foram utilizados. Os indivíduos foram pesados em balança de precisão BEL Engineering® , modelo MG214AI (precisão 0,0001g), e medidos na largura do pronoto (porção mais larga) com um paquímetro digital mtx®, modelo 316119 (precisão 150 mm) e com o auxílio de lupa digital Leica modelo EZ4HD. Para uma melhor aferição e menor chance de erro amostral, as medições de massa e largura foram realizadas pela mesma pessoa, sendo considerada a média entre elas, definindo

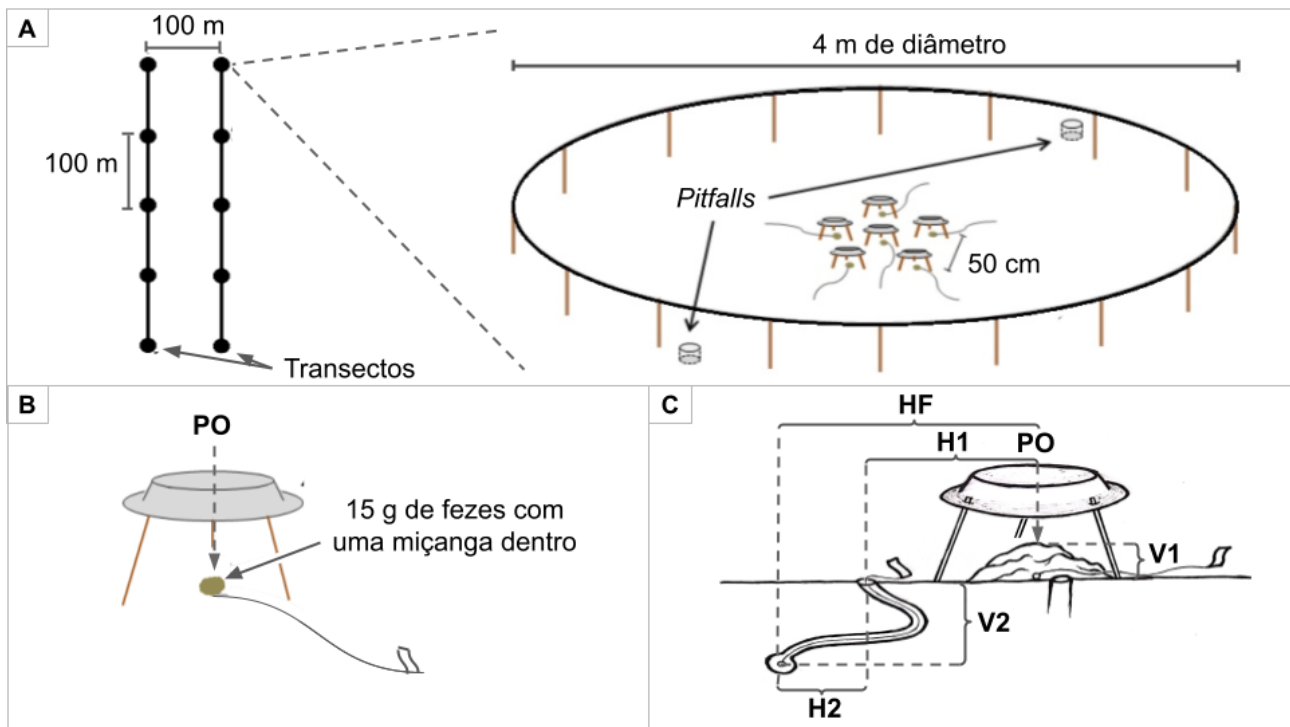
então as médias de massa e largura da espécie. Posteriormente definiu-se um índice de tamanho corporal (IT) a partir da seguinte fórmula:

$$IT_{(e)} = M_{(e)} \times L_{(e)}$$

onde “*e*” é a espécie cujo índice de tamanho foi medido, “ $IT_{(e)}$ ” é o índice de tamanho da espécie *e*; “ $M_{(e)}$ ” é a média de massa corporal, transformada em miligramas, da espécie *e*, e “ $L_{(e)}$ ” é a média de largura do pronoto da espécie *e*.

Os índices de tamanho foram transformados em  $\log_{10}$  para equilibrar as diferenças nos índices de tamanho das espécies (Magurran e Henderson, 2003), possibilitando a classificação do tamanho corporal das espécies em categorias (Anexo 1). Dois critérios foram estabelecidos para delimitar as categorias: no mínimo dez espécies em cada categoria e, de acordo com os cálculos de  $\log_{10}$  (IT), as categorias fossem distintas ao se considerar uma diferença mínima de 0,9 entre os valores de  $\log_{10}$  (IT) de cada grupo (Anexo 1). Segundo esses critérios foram definidas três categorias de tamanho para as espécies de rola-bosta coletadas: Pequeno (P), com IT variando de 0,50 a 2,28; Médio (M), de 2,84 a 5,46; e Grande (G), entre 8,62 e 108,42 (Anexo 2). Para descrição da comunidade foi feito um cálculo da biomassa das espécies a partir da multiplicação entre a massa de cada espécie pela abundância de indivíduos.





**Figura 2.** Esquema do delineamento experimental. A) À esquerda dois transectos de 400 m com cinco pontos de coleta, onde cada ponto representa uma estação experimental, totalizando 10 estações por área, à direita: esquema da estação experimental, com dois *pitfalls* nas laterais para amostrar a comunidade de besouros rola-bostas e seis iscas no centro da estação para avaliar a dispersão secundária de sementes. B) Posicionamento centralizado das iscas de 15 g (mistura de 5 g de fezes humanas e 10 g de fezes suínas) contendo a semente mímica amarrada a um fio de *nylon* etiquetado. C) Esquema demonstrando as cinco variáveis de dispersão avaliadas durante o experimento de dispersão secundária por rola-bostas. PO: Ponto de origem da dispersão, H1: Dispersão horizontal acima do solo, H2: Dispersão horizontal abaixo do solo, HF: Dispersão horizontal final, V1: Altura do monte de terra sobre a semente mímica, V2: Dispersão vertical abaixo do solo.

### ***Dispersão secundária de sementes***

Para avaliar a dispersão secundária de sementes por besouros, foram instaladas estações experimentais circulares de 4 m de diâmetro para delimitar a área de busca (Figuras 2A e 3), onde parte da vegetação no interior das estações foi retirada para facilitar a visualização das etiquetas de identificação, bem como para diminuir a chance de que os fios de *nylon* se prendessem na vegetação (Figura 3). No centro de cada estação, seis porções de 15 g de fezes cada (totalizando 90 g de isca por estação) foram posicionadas a uma distância de 50 cm entre si para representar as fezes de dispersores primários (Andresen, 2001; Santos-Heredia *et al.*, 2011), e cobertas com pratos de plástico para evitar o impacto direto da chuva e ressecamento pelo sol (Andresen, 2001; Santos-Heredia *et al.*, 2011) (Figuras 2B e 3). As fezes utilizadas como isca foram compostas por uma mistura de 33% de fezes humanas e 67% de fezes suínas, sendo esta última adquirida em

parceria com a Fazenda Água Limpa da Universidade de Brasília, de suínos vermifugados há no mínimo seis semanas antes da coleta do recurso, para evitar uma possível interferência dos medicamentos na atratividade dos rola-bostas às fezes (Milotić *et al.*, 2019).



**Figura 3.** Estação experimental com a organização das armadilhas. (A) Visão geral da estação experimental para a coleta de besouros e dos dados de dispersão, no centro as seis iscas (mistura de 1:2 fezes humanas e suínas) contendo no interior sementes mímicas amarradas a um fio de *nylon* etiquetado. (B) Visão lateral da armadilha para dispersão secundária, pode-se ver, abaixo do prato, o monte de terra removida por besouros após o enterramento da semente mímica e, à direita, a etiqueta rosa do fio de *nylon*. (C) *Pitfalls* iscados com fezes humanas para a amostragem da comunidade de rola-bostas. Experimento realizado durante os meses de novembro/2020 a janeiro/2021 no Parque Nacional de Brasília – PNB, DF, Brasília, Brasil.

Dentro de cada isca foi depositada uma miçanga de plástico esférica simulando sementes de plantas as quais serão chamadas de sementes mímicas a partir de então e foram utilizados dois tamanhos de sementes mímicas: pequenas (3 mm de diâmetro) e grandes (8 mm de diâmetro) (adaptado de Braga *et al.*, 2013; Oliveira *et al.*, 2021). Assim, em cada estação experimental três iscas continham uma semente mímica pequena cada e outras três uma semente mímica grande cada. O uso de sementes mímicas é adequado para este tipo de estudo pois não interfere na atratividade dos besouros e apresentam a vantagem de não serem removidas por predadores de sementes (Andresen, 2003; Griffiths *et al.*, 2015). Cada semente mímica foi amarrada em um fio de *nylon* de 50 cm de comprimento e 0,2 mm de espessura contendo, na outra extremidade, uma fita colorida com a devida identificação (Figura 2B) (adaptado das metodologias de Wenny, 2000; Andresen, 2001; 2002; Santos-Heredia *et al.*, 2011).

As 20 estações experimentais foram iscadas no mesmo dia durante a manhã e mantidas em campo por 48 h. Após este período, as seis etiquetas dos fios de *nylon* foram procuradas uma a uma dentro da estação experimental, o ponto de origem (PO) da dispersão foi considerado como o centro do prato, onde a isca foi anteriormente posicionada (Figura 2B e C), foi marcado com um palito e, em seguida, os túneis foram escavados cuidadosamente com o auxílio de colheres para evitar que os fios rompessem.

Ao invés de se coletar apenas os dados de dispersão vertical (profundidade) e horizontal (distância de rolagem), como definido em trabalhos anteriores (Feer, 1999; Andresen, 2002), realizou-se uma adaptação na metodologia explorando cinco variáveis considerando a dispersão acima e abaixo do solo (Figura 2C). As variáveis de dispersão, medidas com fita métrica, foram: Dispersão Horizontal 1 (H1): deslocamento horizontal acima do solo, medido do ponto de origem (PO) até a boca do túnel, ou, onde a semente mímica foi encontrada acima do solo, caso não tenha sido enterrada. Dispersão Horizontal 2 (H2): deslocamento horizontal abaixo do solo, medido a partir da diferença entre H1 e HF, distância mínima entre a entrada do túnel até o local onde a semente mímica foi enterrada. Dispersão Horizontal Final (HF): medida do ponto de origem ao local exato em que a semente mímica foi encontrada. Altura do monte de terra sobre a semente mímica (V1): medida da semente mímica ao topo do monte resultante da remoção de solo pelos besouros durante a escavação dos túneis. Dispersão Vertical 2 (V2): profundidade da dispersão vertical abaixo do solo, medida da superfície do solo até o ponto de encontro da semente mímica enterrada. Esta adaptação foi feita devido à grande variação no comportamento de nidificação dos rola-bostas, sejam variações por espécie ou por guilda, mais especificamente, variações nas formas, tamanhos e direções da escavação de túneis que podem influenciar no serviço de dispersão secundária.

Alguns casos de deslocamento não apresentaram indícios de comportamento de nidificação de rola-bostas. Sementes mímicas deslocadas, porém, sem nenhum túnel próximo (até 30 cm), casos em que a semente mímica e/ou o fio de *nylon* foram encontrados acima ou em meio à vegetação, podendo ser devido a interferência de algum vertebrado que visitou o local, assim como aquelas encontradas enterradas em decorrência de atividade/intervenção de vertebrados, foram considerados como erros amostrais e, portanto, excluídos das análises. Iscas parcialmente consumidas e cobertas por cupinzeiros, havendo apenas a atividade destes insetos, foram consideradas sem atividade de besouros. Sendo assim, foram consideradas como sementes mímicas dispersadas as que tinham indícios de que houve a atividade de besouros na variável de dispersão.

## *Análise de dados*

Para verificar o esforço amostral, foi utilizada uma curva de acumulação de espécies baseado no número de indivíduos, com intervalo de confiança de 95%, utilizando o pacote iNEXT no R estimador Chao-1 (Chao *et al.*, 2014). Para a descrição da comunidade de besouros, índices de diversidade da comunidade (índice de Simpson, índice de Shannon e índice de dominância de Shannon) foram calculados por meio do programa Past (v. 4.03).

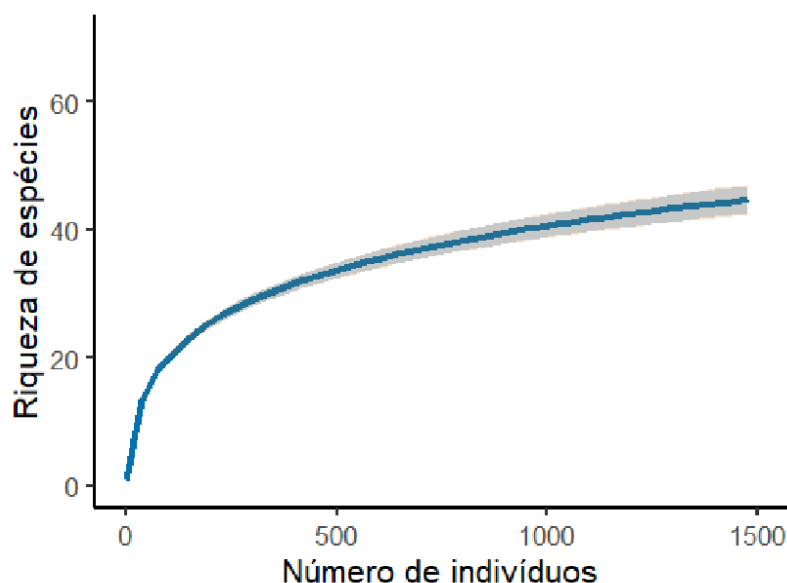
Para verificar o efeito das características funcionais da comunidade de besouros rola-bostas na dispersão de sementes, foram realizados Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM), tendo a estação experimental e a repetição temporal como variáveis aleatórias. Os dados foram inicialmente padronizados e foi utilizada a distribuição Gaussiana. Para evitar o uso de variáveis que exibem informações redundantes, foi realizado teste de correlação de *Pearson* para testar a colinearidade e selecionar as variáveis a serem usadas nos modelos. Estações experimentais cuja repetição não apresentou coleta de besouros e/ou cujas sementes mímicas não foram dispersadas foram desconsideradas das análises, visto que não seria possível avaliar o efeito das métricas da comunidade de besouros na dispersão.

Devido à alta correlação entre a riqueza e a abundância, realizamos as análises utilizando apenas os dados de abundância. Dessa forma, a abundância total, a abundância de paracoprídeos pequenos, médios e grandes; a abundância de telecoprídeos pequenos, médios e grandes; e a abundância de endocoprídeos pequenos, médios e grandes foram usadas como variáveis explicativas e as médias das distâncias de dispersão acima do solo horizontal (H1) e médias das alturas dos montes de terras (V1) e as médias de dispersão abaixo do solo horizontal (H2) e vertical (V2) do total de sementes mímicas, de sementes mímicas grandes e de pequenas como variáveis respostas. Para as análises de GLMM, foi utilizado o pacote lme4 (Bates *et al.*, 2015) do *software* R versão 4.2.2 (R Development Core Team, 2019). Todos os modelos foram verificados quanto ao ajuste e normalidade dos resíduos usando o pacote DHARMA (Hartig, 2016). A significância dos efeitos fixos foi testada com o teste Wald Qui-quadrado tipo II, usando a função *anova* no pacote *car* (Fox e Weisberg, 2011). Todos os modelos foram comparados com o modelo nulo e os valores de  $R^2$  (proporção da variância total explicada) foram obtidos usando o pacote MuMIn, para avaliar a variância associada a efeitos fixos ( $R^2_m$  marginais) e efeitos fixos mais aleatórios ( $R^2_c$  condicional) (Nakagawa e Schielzeth, 2013).

## Resultados

### *Comunidade de rola-bostas*

Foram coletados 5.772 indivíduos no total, distribuídos em 61 espécies e 23 gêneros (Anexo 2). A curva de acumulação de espécies mostrou que o volume amostral foi suficiente e adequado, uma vez que a curva atingiu a assíntota (Figura 4). Foi encontrado um padrão de diversidade com poucas espécies abundantes e muitas espécies raras (Figura 5). Dentre as dez espécies mais coletadas, *Oxysternon palemo* (Castelnau, 1840) foi a mais abundante com 1.477 indivíduos, seguida de *Trichillum adjunctum* (Martínez, 1969) ( $n = 832$ ), *Uroxys* sp.1 ( $n = 623$ ), *Besourenge* sp.1 ( $n = 608$ ), *Genieridium cryptops* (Arrow, 1913) ( $n = 276$ ), *Canthidium* aff. *barbacenicum* (Borre, 1886) ( $n = 257$ ), *Uroxys thoracalis* (Balthasar, 1940) ( $n = 253$ ), *Uroxys corporaali* (Balthasar, 1940) ( $n = 201$ ), *Coprophanaeus spitzii* (Pessôa, 1934) ( $n = 187$ ) e *Besourenge* sp.2 ( $n = 128$ ) (Anexo 2). Observou-se a dominância de *O. palemo* na comunidade, com praticamente um quarto da abundância total. A comunidade de besouros no PNB apresentou os seguintes valores para os índices de dominância -  $D = 1.198$ , diversidade de Simpson -  $1-D = 8.802$  e Shannon -  $H = 2.622$ .



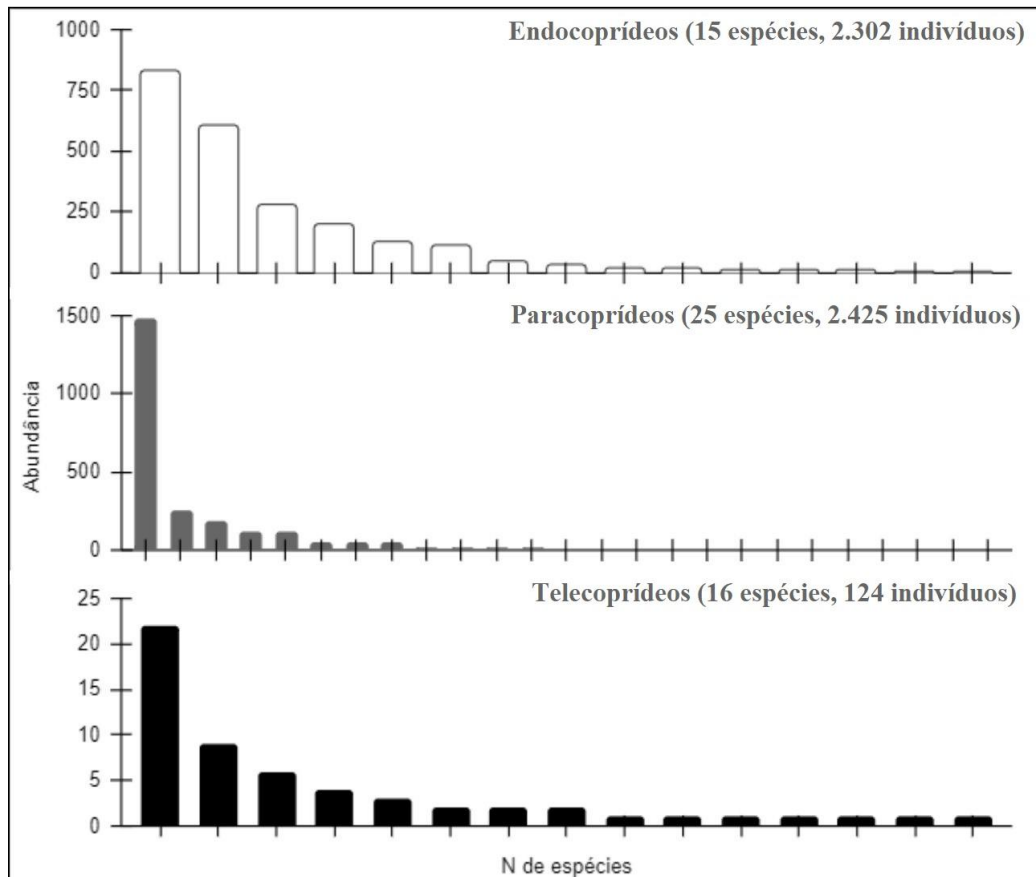
**Figura 4.** Curva de acumulação de espécies de besouros rola-bostas amostrados por meio de armadilhas *pitfalls* iscadas com fezes humanas, com Intervalo de confiança 95%, durante os meses de novembro de 2020 a janeiro de 2021, no Parque Nacional de Brasília, Distrito Federal, Brasil.

As três guildas funcionais foram amostradas no estudo, sendo a guilda dos paracoprídeos a mais abundante e de maior riqueza, contendo 42% dos indivíduos coletados ( $n = 2.425$ ) e 44,7% das espécies ( $n = 25$ ). Seguida pelos endocoprídeos com grande abundância (38,9%, 2.302 indivíduos) e riqueza inferior, equivalente a quase um quarto das espécies amostradas (24,6%, 15 espécies). Já os

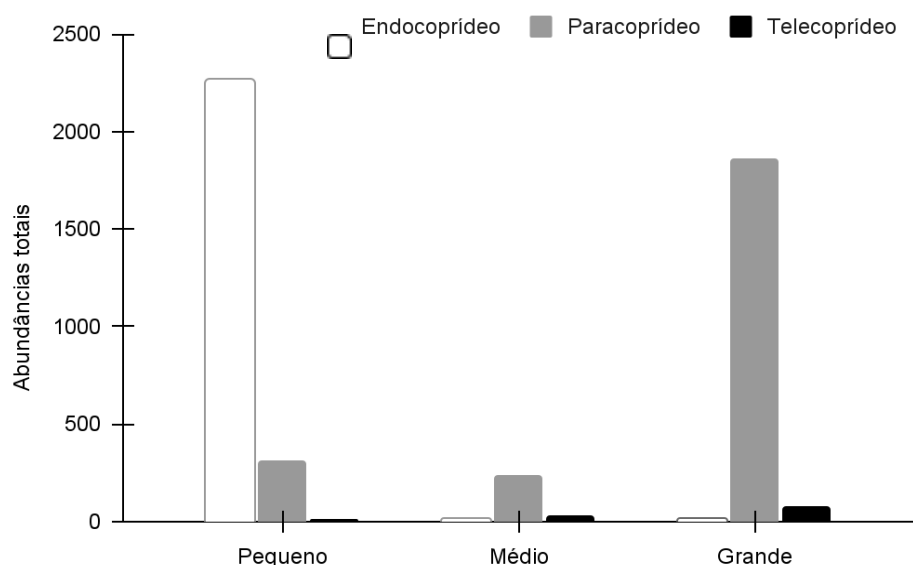


telecoprídeos apresentaram riqueza semelhante a guilda dos endocoprídeos com 26,2% das espécies (n = 16) e, abundância de apenas 2,15% (n = 124 indivíduos) (Figura 5). Quatro espécies não tiveram sua guilda funcional definida devido à falta de dados na literatura, são elas: *U. thoracalis*, *U. corporaali*, *Uroxys* sp.1 e *Canthonella* sp.1.

Quanto ao tamanho dos besouros, foram encontrados 1.960 indivíduos de 16 espécies grandes, 288 indivíduos de 14 espécies médias e 2.603 indivíduos de 26 espécies pequenas, os quais representaram a maior riqueza e abundância de besouros coletados (Anexo 2). Ao analisar os Índices de Tamanho (IT) de cada guilda, observou-se uma nítida divisão na distribuição dos tamanhos com predominância de endocoprídeos na categoria de besouros pequenos (13 espécies, 2.269 indivíduos) e paracoprídeos na categoria de besouros grandes (12 espécies, 1.867 indivíduos), enquanto os telecoprídeos tiveram baixa abundância, porém relativamente bem distribuída entre as três categorias de tamanho (Figura 6).



**Figura 5.** Histogramas com a distribuição de abundância e riqueza por guildas funcionais de besouros rola-bostas coletados com *pitfalls* iscados com fezes humanas, durante os meses de novembro de 2020 a janeiro de 2021, no Parque Nacional de Brasília, Distrito Federal, Brasil.



**Figura 6.** Distribuição de abundâncias totais de rola-bostas para cada guilda funcional de acordo com as categorias de tamanho. Coletas realizadas no Parque Nacional de Brasília por meio de *pitfalls* iscados com fezes humanas, durante os meses de novembro de 2020 a janeiro de 2021.

Com relação à biomassa, *O. palemo* se destacou com 57% do percentual total de biomassa das coletas, seguido por *C. spitzii* (18,9%), *Coprophanæus ensifer* (Germar, 1824) (7,9%), *Diabroctis mirabilis* (Harold, 1877) (7,3%), *Sulcophanæus faunus* (Fabricius, 1775) (1,4%), *Deltochilum bezdeki* (González-Alvarado e Vaz-de-Mello, 2014) (1,1%), *Phanæus kirbyi* (0,8%), *Deltochilum* sp.1 (0,8%), *T. adjunctum* (0,7) e *Onthophagus buculus* (Mannerheim, 1829) (0,5%) (Anexo 2). Com exceção de *D. bezdeki*, *Deltochilum* sp. 3, *Deltochilum* sp. 2, *Deltochilum* sp. 1 (telecoprídeos) e *Eurysternus caribæus* (Herbst, 1789) (endocoprídeo), todas as espécies grandes amostradas pertencem à guilda dos paracoprídeos (Anexo 2).

### ***Dispersão secundária de sementes***

Com relação à dispersão secundária de sementes, do total de 780 sementes mímicas utilizadas no experimento, 29 (3,72%) não foram consideradas nas análises pois tiveram interferência de vertebrados e/ou foram encontradas apenas as etiquetas e/ou fios de *nylon* nas estações experimentais. Desta forma, 751 sementes mímicas foram utilizadas para avaliar a presença ou ausência de atividade de besouros e os deslocamentos. Destas, 432 (57,5 %) foram dispersadas por rola-bostas e 319 (42,5 %) permaneceram no ponto de origem sem nenhuma atividade de besouros, sendo que, 236 (31,4 %) não apresentaram nenhuma atividade de besouros, com as iscas intactas sem nenhum consumo, e 83 (11 %) sementes mímicas apresentaram atividade de besouros havendo o consumo parcial ou total das iscas, presença de rola-bostas dentro da isca ou então a presença de túneis próximos, como simulado no ponto 1 da figura 7. Para as sementes

mímicas dispersadas 48,38% foram pequenas (n = 209) e 51,62% grandes (n = 223). Por meio da metodologia utilizada foi possível verificar diferentes formatos de túneis e deslocamentos de sementes realizados por besouros rola-bosta (Figura 7), o que deve ser considerado uma vez que essa dispersão não é uniforme, principalmente considerando o que ocorre abaixo do solo.

As médias de dispersão das miçangas foram de 10,7 cm (d.p.: 11,9) para H1, 6,6 cm (d.p.: 4,7) para H2, 12,8 cm (d.p.: 11,7) para HF, 2,9 cm (d.p.: 1,8) para V1 e 7,5 cm (d.p.: 5,4) para V2. O tamanho da miçanga parece ter pouca diferença na média de dispersão, no entanto, com exceção de H1, as médias para miçangas grandes foram maiores (Tabela 1).

Tabela 1. Média e desvio padrão das dispersões secundárias (cm) de sementes pequenas (3 mm) e grandes (8 mm), realizadas por rola-bostas no cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil, durante os meses de novembro de 2020 a janeiro de 2021, utilizando miçangas como mímicos de sementes misturadas a iscas de fezes (33% humana e 67% suína).

Semente mímica	H1	H2	HF	V1	V2
Totais (todas)	5,1 (± 4,6)	1,8 (± 2,1)	6,6 (± 5,4)	1,0 (± 1,0)	2,5 (± 2,4)
Pequenas (todas)	5,2 (± 6,3)	1,1 (± 1,7)	6,2 (± 6,8)	1,0 (± 1,2)	1,6 (± 2,4)
Grandes (todas)	4,9 (± 6,2)	2,4 (± 3,1)	7,1 (± 6,9)	0,9 (± 1,1)	3,3 (± 3,5)
Totais (dispersas)	9,9 (± 12,9)	2,8 (± 2,7)	12,4 (± 12,6)	1,6 (± 1,3)	4,0 (± 3,1)
Pequenas (dispersas)	8,9 (± 7,6)	1,8 (± 2,3)	10,5 (± 7,7)	1,8 (± 1,5)	2,7 (± 3,3)
Grandes (dispersas)	9,5 (± 14,3)	4,0 (± 4,2)	13,0 (± 14,0)	1,5 (± 1,4)	5,4 (± 4,2)

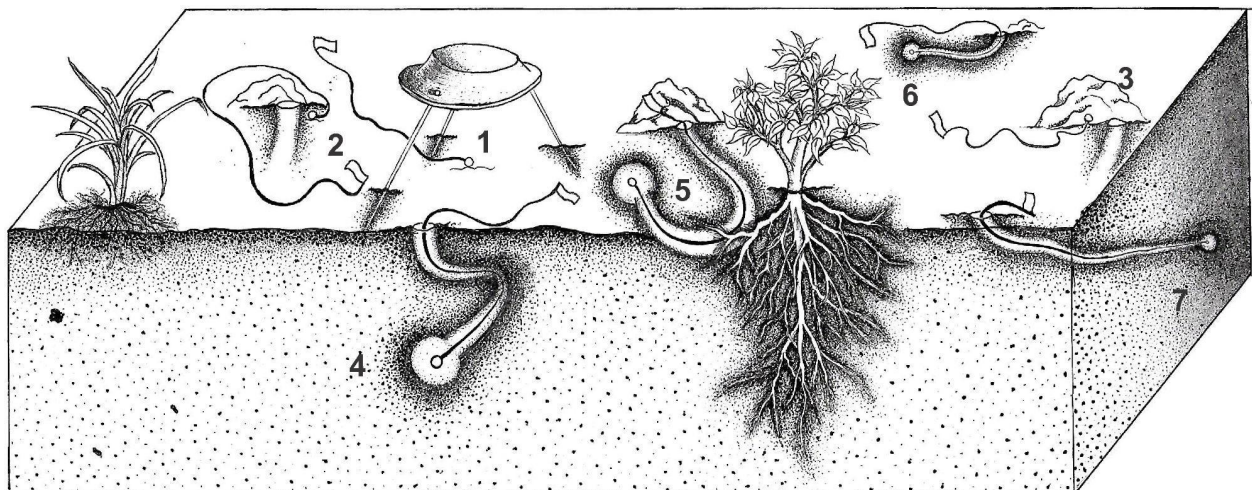
Abreviações: H1: dispersão horizontal acima do solo; H2: dispersão horizontal abaixo do solo; HF: dispersão horizontal final; V1: altura do monte de terra sobre a semente mímica acima do solo; V2: dispersão vertical abaixo do solo.

A maior dispersão horizontal foi de 124 cm acima do solo (H1), sendo confirmada também como a maior dispersão horizontal final (HF) realizada por besouro, pois foi deslocada até a entrada de um túnel. Ao considerar apenas o deslocamento horizontal abaixo do solo (H2), foi medido um túnel de 22,6 cm. Quanto à altura do monte de terra sobre as sementes mímicas (V1), o maior monte de terra registrado foi de 8,7 cm. Já para a dispersão vertical abaixo do solo (V2), 31 cm foi a maior profundidade de túnel medida. Todavia, alguns dos fios de *nylon* foram enterrados profundamente e se perderam ou arrebentaram antes de alcançar a semente mímica e medir corretamente a V2, sugerindo então a possibilidade de variação em V2 a depender do formato dos túneis, podendo ser maiores ou menores que as registradas.

Entre as 432 sementes mímicas dispersadas e/ou cobertas por montes de terra, 355 (82%) apresentaram dispersão H1, 265 (61%) apresentaram V1, 203 (47%) apresentaram H2 e 247 (57%)



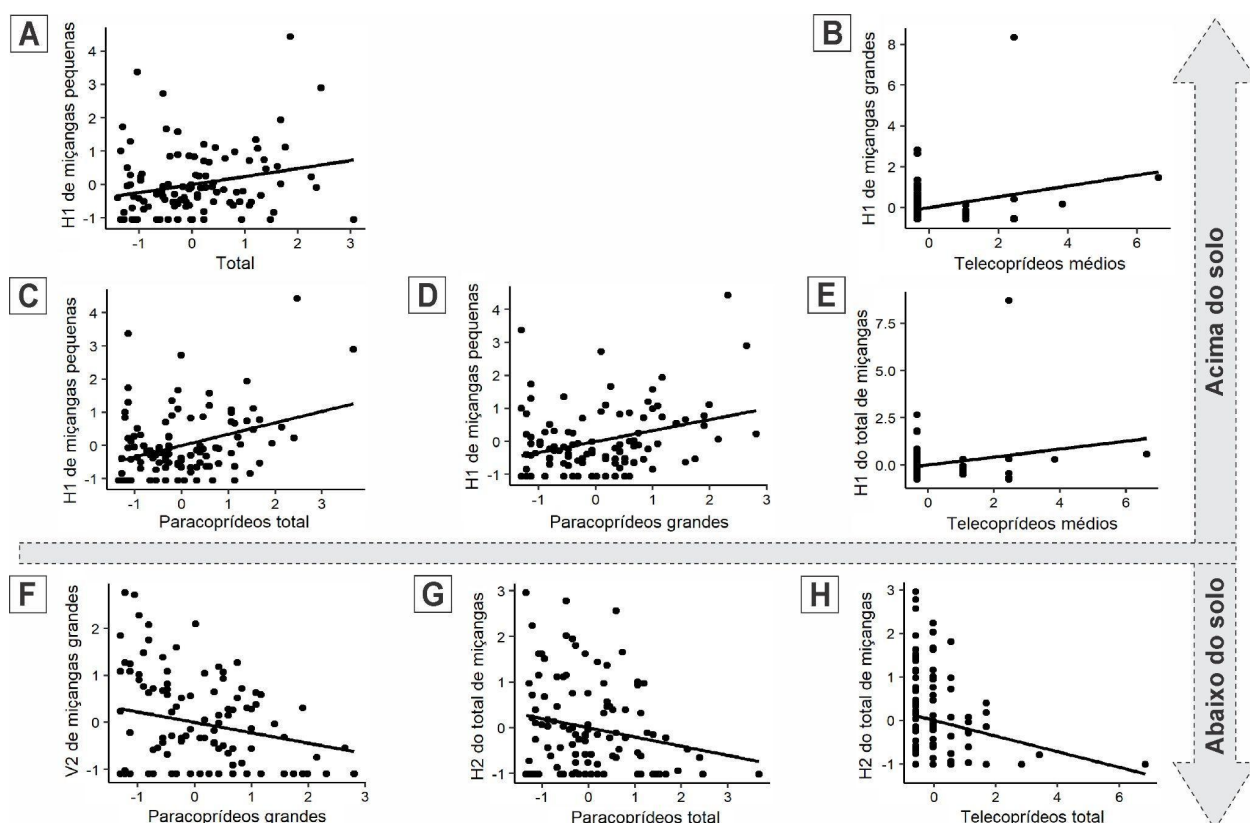
apresentaram dispersão V2. Cerca de 42% (n = 182) das sementes mímicas foram dispersadas apenas acima do solo, sendo que 98 estavam próximo ou na entrada de túneis apresentando apenas H1 (57 pequenas e 41 grandes), 52 possuíam dispersão H1 e V1 (37 pequenas e 15 grandes), como demonstrado respectivamente, nos pontos 2 e 3 da figura 7, e 32 foram apenas cobertas por solo (V1) (11 grandes e 21 pequenas). Com relação às 14 (3,2%) sementes mímicas deslocadas apenas abaixo do solo, quatro tiveram apenas V2 (três grandes e uma pequena) e dez apresentaram V2 e H2 (sete grandes e três pequenas). Já para as sementes mímicas com dispersões tanto acima como abaixo do solo, 30 não foram deslocadas horizontalmente acima do solo, mas foram cobertas, sendo que cinco apresentaram V1 e V2 (uma grande e quatro pequenas) e 25 apresentaram V1, V2 e H2 (18 grandes e sete pequenas). Além destas, 203 apresentaram H1 e foram enterradas, sendo 11 com H1 e V2 (seis grandes e 5 pequenas), como representado no ponto 4 da figura 7, 29 com H1, V1 e V2 (14 grandes e 15 pequenas), 49 apresentando dispersão H1, H2 e V2 (38 grandes e 11 pequenas), como representado nos pontos 5, 6 e 7 da figura 7, e por fim 114 apresentaram dispersão H1, V1, V2 e H2 (67 grandes e 47 pequenas).



**Figura 7.** Esquema contendo formatos de túneis escavados e situações em que as sementes mímicas foram encontradas em campo durante o experimento de dispersão secundária de sementes realizada por rola-bostas. 1) Semente mímica localizada no ponto de origem, sem dispersão e com atividade de besouros que consumiram totalmente a isca. 2) semente mímica deslocada horizontalmente acima do solo (H1) porém encontrada limpa na entrada de um túnel. 3) dispersões H1 e altura do monte de terra removida cobrindo a semente mímica (V1) presentes; 4) semente mímica com dispersões H1 e vertical abaixo do solo (V2) presentes; túnel profundo com semente mímica posicionada abaixo da entrada do túnel; 5) semente mímica com dispersões H1, V2 e horizontal abaixo do solo (H2); túnel não muito profundo, variou em forma mas, ao desviar de raízes de plantas presentes no local, resultou em menor H2; 6) H1, H2 e V2 presentes, sendo que H2 se direcionou ao ponto de origem (PO) resultando em dispersão horizontal final (HF) menor que H1; 7) H1, V2 e H2 presentes, túnel bem profundo e com dispersão HF maior que H1.

### *Interação rola-bostas e dispersão secundária*

Verificou-se uma relação significativa e positiva da abundância total de rola-bostas com a dispersão horizontal acima do solo (H1) de sementes mímicas pequenas ( $p = 0,0139$ ;  $X^2 = 6,051$ ) demonstrando que há um aumento nas médias de H1 com o aumento da abundância total de rola-bostas (Figura 8A). Também houve a mesma resposta para a abundância total de paracoprídeos ( $p = 0,0006$ ;  $X^2 = 11,7150$ ) bem como para a abundância de besouros paracoprídeos grandes ( $p = 0,0010$ ;  $X^2 = 10,7810$ ) com relação à H1 de sementes mímicas pequenas (Figura 8C e 8D). Telecoprídeos de tamanho médio apresentaram relação positiva com as dispersões horizontais acima do solo (H1) de sementes mímicas grandes ( $p = 0,0049$ ;  $X^2 = 7,9320$ ) (Figura 8B), bem como com o H1 do total de sementes mímicas ( $p = 0,0228$ ;  $X^2 = 5,1813$ ) (Figura 8E). Com relação às dispersões abaixo do solo, a abundância de paracoprídeos grandes mostrou relação negativa com a dispersão vertical abaixo do solo (V2) de sementes mímicas grandes ( $p = 0,0406$ ;  $X^2 = 4,1918$ ) (Figura 8F), a abundância total de paracoprídeos e a abundância total de telecoprídeos tem ainda uma relação negativa com a dispersão horizontal abaixo do solo (H2) no total de sementes mímicas ( $p = 0,03542$ ;  $X^2 = 6,6810$ ) (Figura 8G e 8H). Detalhes acerca dos resultados significativos de GLMM podem ser consultados no anexo 3. Com exceção dos modelos descritos acima, todos os modelos utilizando as abundâncias de endocoprídeos como variáveis predictoras bem como as demais análises resultaram em relações não significativas.



**Figura 8.** Efeito do tamanho corporal e das guildas funcionais da comunidade de besouros rola-bostas na dispersão de sementes mímicas pequenas (3 mm) e grandes (8 mm) por meio de Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM). Os gráficos foram elaborados com valores de  $p < 0,05$ . Dados coletados durante os meses de novembro/2020 a janeiro/2021, no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. Abreviações, H1: Dispersão horizontal acima do solo, H2: Dispersão horizontal abaixo do solo, V2: Dispersão vertical abaixo do solo.

## **Discussão**

Este estudo reafirmou o grande potencial dos besouros rola-bostas como dispersores secundários de sementes no cerrado *sensu stricto*, esclarecendo aspectos que podem beneficiar a regeneração de vegetação nativa por meio do deslocamento horizontal e vertical das sementes feito pelos rola-bostas e considerando também a dispersão que ocorre tanto abaixo como acima do solo. Houve relações positivas entre as abundâncias de besouros e dispersão horizontal acima do solo, bem como relações negativas com as dispersões abaixo do solo. Os principais achados revelam que paracoprídeos estão positivamente associados com as dispersões horizontais de sementes mímicas pequenas acima do solo e negativamente associados com a dispersão vertical abaixo do solo de sementes mímicas grandes. Estes dados podem ser controversos visto que se esperava que paracoprídeos grandes escavassem túneis mais profundos e mais complexos, com ramificações longas para as câmaras reprodutivas/alimentares (Halffter e Edmond, 1982; Andresen, 2002; Lira e Frizzas, 2022). As relações encontradas foram mais frequentes quando relacionadas às médias de dispersão de sementes pequenas, corroborando que o tamanho da semente influencia nos deslocamentos (Andresen, 2002; Andresen e Feer, 2005). Além disso o aumento da abundância de telecoprídeos de tamanho médio tem relação positiva com a dispersão horizontal de sementes acima do solo, e a abundância total da guilda apresenta relação negativa com a dispersão horizontal abaixo do solo. De acordo com nossos resultados, *O. palemo*, espécie da guilda paracoprídeo, de tamanho corporal grande, demonstra ser a espécie que mais contribui com a dispersão secundária de sementes no Cerrado, representando um quarto da abundância total e mais da metade da biomassa total das espécies amostradas.

## **Comunidade de rola-bostas**

Como esperado para comunidades neotropicais, a comunidade de rola-bostas é representada por poucas espécies abundantes e muitas espécies raras. A guilda de paracoprídeos apresentou maior riqueza de espécies seguida por telecoprídeos e endocoprídeos o que é esperado para comunidades de rola-bostas na região Neotropical (Halffter *et al.*, 1992; Louzada e Lopes, 1997;

Silva e Di Mare, 2012; Daniel *et al.*, 2014; Campos e Hernández, 2013; Silva *et al.*, 2015; Silva *et al.*, 2020). Já com relação à abundância, paracoprídeos e endocoprídeos apresentaram maior número de indivíduos e telecoprídeos foram os menos abundantes, o que também já foi relatado em outros trabalhos realizados no Cerrado (Lawson *et al.*, 2012; Silva *et al.*, 2020). A principal espécie foi *O. palemo* que representou mais de 25% dos indivíduos coletados, bem como a maior biomassa, e possui ampla distribuição em áreas abertas de savana no Cerrado (Cunha e Frizzas, 2020; Silva *et al.*, 2020; Oliveira *et al.*, 2021; Ribeiro *et al.*, 2022; Gigliotti, *et al.*, 2023). Visto que em áreas fechadas espécies noturnas e crepusculares são mais comuns e, em áreas abertas, há predominância de espécies diurnas (Halffter e Matthews, 1966; Halffter *et al.*, 1992). Portanto, a dominância de *O. palemo* na comunidade pode ser explicada por esta segregação de nicho ecológico dado que o horário de atividade da espécie é diurno (Ribeiro *et al.*, 2022).

Quanto ao tamanho dos besouros, os resultados encontrados corroboraram a primeira hipótese, pois houve maior coleta de besouros pequenos, bem como a maior abundância e a maior riqueza de indivíduos pequenos. Entretanto, a maioria destas espécies pertencem à guilda dos endocoprídeos, guilda que menos influencia na dispersão secundária (Andresen e Feer, 2005) e alguns autores inclusive desconsideram a participação deste grupo no provimento deste serviço ecossistêmico (Estrada e Coates-Estrada, 1991; Andresen, 1999; Feer, 1999; Andresen, 2001; Kunz e Krell, 2011). No entanto, devemos considerar ainda que apesar de muitas espécies pequenas estarem entre as mais abundantes, elas representam baixa biomassa, podendo pouco impactar no serviço de dispersão secundária apesar de ainda participarem da remoção de fezes (Lawson *et al.*, 2012; Almeida *et al.*, 2022).

Observou-se também elevada abundância e riqueza de espécies classificadas como grandes, em especial de paracoprídeos. Dentre as espécies mais abundantes, *O. palemo* e *C. spitzzi* foram os paracoprídeos de maiores tamanhos abrangendo mais de 75% da biomassa da comunidade. Portanto, os besouros paracoprídeos grandes representaram a maior parte da biomassa de besouros amostrada, a exceção para *D. bezdeki*, *Deltochilum* sp.1, *Deltochilum* sp. 2, *Deltochilum* sp. 3 (telecoprídeos) e *E. caribaeus* (endocoprídeo), reforçando a importância desta guilda em regiões neotropicais e no bioma Cerrado para a dispersão secundária de sementes (Feer, 1999; Slade *et al.*, 2007). Além disso, a grande riqueza e abundância de besouros grandes nas coletas, independentemente de a fauna de dispersores primários no Cerrado não ser caracterizada predominantemente por grandes mamíferos (ICMBio, 2023), enfatizam a importância de áreas protegidas e Unidades de Conservação, tais como o PNB, na manutenção de mamíferos bem como dos rola-bostas (Hanski e Cambefort, 1991; Vander-Wall e Longland, 2004; Salomão *et al.*, 2020), possibilitando as relações entre eles e a manutenção de espécies vegetais.

## **Dispersão secundária de sementes por rola-bostas**

Dada a grande variedade de tamanhos e formas dos túneis escavados para mensurar variáveis qualitativas da dispersão secundária de sementes por rola-bostas, este trabalho propõe a utilização de cinco variáveis para avaliar a dispersão secundária por besouros, diferente dos trabalhos anteriores, considerando a participação dos rola-bostas na dispersão de sementes tanto abaixo quanto acima do solo, aspecto relevante tanto do ponto de vista das plantas como dos dispersores secundários. Lawson e colaboradores (2012) já haviam apontado a possibilidade de dispersão horizontal realizada por outras guildas devido à variedade de comportamentos na construção de túneis. Sabendo que paracoprídeos cavam seus túneis logo abaixo ou próximo à fonte de recurso (Halffter e Matthews, 1966), existe a possibilidade destes besouros também realizarem uma dispersão horizontal acima do solo, o que pode ser influenciado também por seus tamanhos, permitindo uma menor competição entre as plântulas mesmo que estas sejam dispersadas por pequenas distâncias (Urrea-Galeano *et al.*, 2019). Além disso, os túneis podem ser bastante complexos e ramificados (Halffter e Edmonds, 1982), variando em formas e projeções de câmaras para direções diferentes, sendo que estas variações também podem ter efeito na dispersão abaixo do solo.

Já do ponto de vista das plantas possivelmente dispersadas, existe ainda outra vantagem no comportamento dos besouros rola-bostas a ser considerada: a possibilidade de serem cobertas por solo mesmo quando não deslocadas do ponto de origem, como já apontado por Braga e colaboradores (2017). O ato de escavação dos túneis resulta na remoção do solo e em um acúmulo de terra ao lado dos túneis (Mittal, 1993; Nichols *et al.*, 2008, Braga *et al.*, 2013), podendo cobrir sementes que ficaram na superfície do solo próximo à entrada de túneis (Braga *et al.*, 2017). Desta forma, pode auxiliar tanto na sobrevivência, quanto no desenvolvimento das plantas, pois há a descompactação do solo, proteção contra patógenos, mistura de nutrientes, podendo ainda reduzir a percepção olfativa das sementes pelos predadores (Estrada e Coates-Estrada, 1991; Andresen e Levey 2004; Nichols *et al.*, 2008). Portanto, os montes de terra resultantes da escavação foram considerados como variável de dispersão acima do solo (V1).

Mais da metade das sementes mímicas (57 %) foi dispersada por rola-bostas, o que reforça e corrobora a grande capacidade desses besouros realizarem dispersão secundária de sementes (Vander-Wall e Longland, 2004; Santos-Heredia *et al.*, 2018), como já observado anteriormente no Cerrado (Oliveira *et al.*, 2021; Almeida *et al.*, 2022). O fato de quase metade das sementes mímicas não ter sido dispersada durante o experimento pode ser explicada pela influência das condições climáticas, principalmente relacionadas à precipitação e à umidade, pois observou-se baixa coleta de indivíduos nas estações experimentais e repetições semanais em que muitas das sementes

mímicas não foram dispersadas, quando comparada às coletas em semanas que houve chuva. Variáveis climáticas como temperatura, radiação solar e a umidade do ar impactam fortemente a distribuição espacial e temporal dos rola-bostas (Schowalter, 2016), afetando também a atividade e o comportamento reprodutivo dos besouros (Nunes *et al.*, 2018).

Além disso, o número de miçangas não dispersadas (42,5 % do total) pode ainda estar relacionado à grande abundância e riqueza de endocoprídeos na comunidade (2.302 indivíduos de 15 espécies). Vale destacar que apesar de não encontrarmos relações significativas entre a abundância da guilda de endocoprídeos com as variáveis de dispersão avaliadas, besouros da guilda podem fazer pequenos deslocamentos horizontais e verticais devido ao seu comportamento de processar o recurso imediatamente abaixo ou dentro dele fazendo uma mistura do solo (Halffter e Edmonds, 1982; Hanski e Cambefort, 1991), podendo contribuir de maneira bem pontual com a dispersão secundária.

Apesar de a quantidade de sementes mímicas dispersadas ser próximo entre diferentes tamanhos, fato já relatado anteriormente (Oliveira *et al.*, 2021; Griffiths *et al.*, 2016), vários trabalhos mostram que normalmente a proporção de sementes dispersadas é afetada pelo seu tamanho havendo maior quantidade de dispersões com as pequenas (Andresen, 1999; 2002; Andresen e Feer, 2005; Braga *et al.*, 2013; 2017; Niero *et al.*, 2022). Observou-se que sementes mímicas pequenas foram dispersas a distâncias horizontais maiores acima do solo (H1) com o aumento das abundâncias total de besouros, de paracoprídeos e de paracoprídeos de tamanho corporal grande. Portanto, podemos inferir que tais resultados estão provavelmente relacionados às características da comunidade de rola-bostas encontrada no local de estudo. Em nosso estudo a comunidade era representada em sua maioria por besouros paracoprídeos grandes, o que pode ter contribuído para a proporção semelhante de sementes mímicas de diferentes tamanhos dispersas, uma vez que esses besouros removem uma grande quantidade de fezes (Hanski e Cambefort, 1991), o que impacta diretamente na dispersão de sementes, como já relatado para florestas tropicais (Braga *et al.*, 2013; Niero *et al.*, 2022).

A ausência de relações significativas entre abundância de besouros de tamanho corporal pequeno pode estar relacionada ao fato de que alguns autores consideram que besouros menores que 10 mm são pouco prováveis de realizarem dispersão de sementes maiores que 4 mm (Feer, 1999). Entretanto, não há consenso entre os autores visto que já foram registrados casos de telecoprídeos pequenos deslocando sementes grandes, possivelmente ao confundi-las com esferas fecais (Kunz e Krell, 2011). Além disso, sabe-se que existem espécies pequenas, como *Canthon lituratus* (Germar, 1813), que fazem bolas de esterco de até 8,84 mm (Rodrigues e Flechtmann, 1997), possibilitando a

existência de sementes maiores que 4 mm dentro de suas bolas ninho/alimento. Um exemplo presenciado em florestas tropicais, a espécie *C. lituratus* foi observada rolando uma esfera de fezes de aproximadamente 9 mm por mais de três metros numa área urbana (observação pessoal, Lima, A. S.).

Com dispersões horizontais acima do solo (H1) de até 124 cm, nossos resultados demonstram, o quanto estes dispersores podem reduzir a competição entre as plântulas, visto que sem a ação dos besouros, as sementes primariamente dispersas por mamíferos estariam aglomeradas no esterco (Estrada e Coates-Estrada, 1991; Andresen, 2001; 2002; Andresen e Feer, 2005; Urrea-Galeano *et al.*, 2019). Foram encontradas relações positivas entre a abundância total de telecoprídeos e de telecoprídeos de tamanho médio e dispersões H1 de sementes mímicas de tamanho grande e totais. Somente uma espécie de telecoprídeo, *Canthon unicolor* (Blanchard, 1845), apresentou abundância maior que nove indivíduos ( $n = 22$ ) e tamanho médio, o que pode justificar a resposta da relação entre a abundância de telecoprídeos médios e a dispersão.

A dispersão horizontal acima do solo foi a dispersão mais frequente, observada em 82% das sementes mímicas dispersadas, refutando nossa hipótese de que haveria maior frequência de dispersão vertical abaixo do solo. Observamos muitas sementes mímicas deslocadas acima do solo (H1) mas sem dispersão abaixo do solo, as quais foram deixadas na entrada ou próximo a entrada dos túneis. Este fato pode estar relacionado à possibilidade de que os besouros apresentam um comportamento de “limpeza” do recurso antes de enterrá-lo (Andresen, 2001; Andresen e Feer, 2005; Lawson *et al.*, 2012). Pode-se dizer que telecoprídeos tendem a fazer a manipulação do recurso com maior frequência antes do enterramento e menos frequentemente antes de alocarem o recurso, dadas suas adaptações morfológicas e comportamentais para a formação e rolamento de bolas com movimentos precisos de sua cabeça e pernas, deslocando esferas inteiras do recurso (Halffter e Edmonds, 1982). Tal comportamento pode explicar o deslocamento H1 tanto de sementes pequenas como grandes, mas em especial de sementes mímicas grandes por telecoprídeos. Já para paracoprídeos que fazem a remoção do recurso por meio de porções (Halffter *et al.*, 1974; Halffter e Edmonds, 1982; Price e May, 2009), pode haver uma chance maior de sementes mímicas grandes serem detectadas e “filtradas” mais facilmente do que as pequenas, havendo então maior número de sementes mímicas pequenas dispersadas. Estas podem ser as explicações para as sementes mímicas serem horizontalmente dispersas a distâncias maiores com o aumento de telecoprídeos médios, bem como de sementes mímicas pequenas serem encontradas com dispersões horizontais maiores com o aumento de paracoprídeos.

Apesar destes resultados serem interessantes, não corroboram nossas hipóteses visto que, devido à maior predominância de paracoprídeos grandes, esperava-se encontrar uma relação entre

sua abundância e a presença de sementes mímicas dispersadas em túneis normalmente profundos, logo abaixo ou próximo à fonte de recurso (Halffter e Edmonds, 1982), ou seja com V2 maiores e H1 menores visto que a guilda de paracoprídeos é considerada a de maior relevância para a dispersão vertical abaixo do solo, já telecoprídeos é considerada a de maior relevância para a dispersão horizontal (Estrada e Coates-Estrada 1991; Milotić *et al.*, 2019; Almeida *et al.*, 2022), porém obtivemos baixa abundância de telecoprídeos no geral. No entanto, nossos resultados reforçam ainda que besouros pertencentes a outras guildas podem estar realizando também a dispersão horizontal, como relatado anteriormente por Lawson *et al.* (2012), ou então que a classificação utilizada de guildas funcionais (Halffter e Matthews, 1966; Halffter e Edmonds, 1982; Cambefort e Hanski, 1991) precisa ser revista ou não deve ser utilizada para generalizar os hábitos e comportamentos das espécies.

No Cerrado já foram observados deslocamentos horizontais de mais de 3 m feitos por *O. palemo* (observação pessoal, Lima, A. S.), comportamento normalmente relatado para telecoprídeos (Halffter e Matthews, 1966). Existem registros de espécies de *Phanaeus*, gênero “originalmente” classificado como paracoprídeo, realizando comportamento de rolamento (Halffter *et al.*, 1974; Price e May, 2009), o que indica a capacidade de realizarem dispersão horizontal acima do solo. Além disso, é uma espécie de hábito diurno, de grande tamanho e com ampla distribuição em área aberta de savana (Oliveira *et al.*, 2021; Ribeiro *et al.*, 2022). Assim, pode-se supor que estejam apresentando o comportamento de rolagem sem formação de bola de recurso, removendo porções do recurso e deslocando-as horizontalmente antes de enterrá-las. Este comportamento de alocação, anteriormente descrito como “*head buttings*” (cabeçadas, em tradução livre) devido à forma como empurram a porção de recurso de baixo para cima utilizando a cabeça, diferente da maioria dos telecoprídeos que rolam as esferas de recurso com as pernas traseiras voltadas para cima e dianteiras para baixo, pode ser uma derivação da guilda de paracoprídeos (Halffter e Matthews, 1966; Halffter e Edmonds, 1982; Gill, 1991; Huerta *et al.*, 2023).

Para as dispersões verticais, não observamos relações significativas entre as abundâncias, tamanhos corporais nem guildas funcionais de besouros e a altura média dos montes de terra removida acima do solo (V1). No entanto, já foram registrados, em diversos estudos de dispersão secundária, que sementes enterradas a 1~5 cm já tem uma importante redução na taxa de predação e um aumento na germinação e sobrevivência das sementes quando comparada às que ficam expostas no solo (Shepherd e Chapman, 1998; Andresen, 1999; Manzano *et al.*, 2010). Portanto reforçamos o potencial de proteção que a V1 pode proporcionar às sementes. Ao considerar, ainda, que em regiões neotropicais rola-bostas paracoprídeos são predominantes (Halffter *et al.*, 1992; Louzada e Lopes, 1997; Silva e Di Mare, 2012; Campos e Hernández, 2013; Silva *et al.*, 2015; Silva *et al.*,



2020), e que também foi registrada uma grande abundância de paracoprídeos grandes em nossos experimentos, o volume de solo removido também pode beneficiar as sementes que permanecem na superfície do solo, tanto reduzindo a percepção de predadores como proporcionando melhores condições para a germinação e estabelecimento da plântula.

Além disso, a quantidade de solo removido pelos besouros e a profundidade de enterramento são relacionadas positivamente ao tamanho do corpo do besouro (Lindquist, 1933; Halffter e Edmonds, 1982; Edwards e Aschenborn, 1987), portanto espera-se que paracoprídeos grandes tenham alta capacidade de remoção de solo e enterramento em túneis profundos (Halffter e Edmonds, 1982). No entanto, nossos resultados não apresentaram nenhuma resposta significativa acerca do efeito das abundâncias de besouros sobre a V1, e ainda encontramos relação negativa entre a abundância de paracoprídeos grandes e a dispersão vertical abaixo do solo (V2) de sementes mímicas grandes. Sabe-se que espécies de paracoprídeos grandes podem escavar túneis profundos, como *C. ensifer*, espécie presente no Cerrado que pode escavar túneis de mais de 70 cm (Lira e Frizzas, 2022), essas profundidades elevadas podem afetar negativamente a germinação de sementes, brotamento e estabelecimento de plântulas (Estrada e Coates-Estrada, 1991; Griffiths *et al.*, 2015; Urrea-Galeano *et al.*, 2019). Diversos autores indicam que a profundidade de enterramento para a germinação e estabelecimento das plântulas não deve exceder os 5 cm (Kunz e Krell, 2011), inclusive para algumas espécies de plantas nativas do Cerrado (Silva *et al.*, 1992), como lobeira (Pinto *et al.*, 2007), gabirola (Dresch, *et al.*, 2013; Scalón *et al.*, 2020) e cagaita (Oga *et al.*, 1992). No entanto, ainda são necessários estudos complementares, incluindo o acompanhamento da germinação e das plantas, acerca dos efeitos da profundidade de enterramento de sementes nativas por rola-bostas, bem como verificar aspectos qualitativos visando a efetividade da dispersão de sementes (Schupp *et al.*, 2010). Sendo assim, são necessários novos experimentos com metodologias refinadas para averiguar efeitos da comunidade de besouros rola-bostas e a dispersão secundária que realizam.

Por fim, características locais da vegetação e das comunidades são muito importantes no funcionamento destes ecossistemas podendo, a alteração de habitats, interferir na riqueza taxonômica e funcional de rola-bostas levando a diferentes respostas na prestação dos serviços ecossistêmicos (Lawson *et al.*, 2012). A dominância de *O. palemo* em comunidades de rola-bostas do Cerrado (Cunha e Frizzas, 2020; Oliveira *et al.*, 2021; Ribeiro *et al.*, 2022; Gigliotti, *et al.*, 2023) indica a relevância da espécie neste ambiente, podendo influenciar na restauração de áreas degradadas de Cerrado, em especial da fitofisionomia de cerrado *sensu stricto*. Com as mudanças na estrutura vegetal e na composição faunística do Cerrado nos últimos 35 anos, houve considerável perda de espécies de vertebrados de grande porte e um aumento de espécies de pequeno porte

(Vieira-Alencar *et al.*, 2023), mudanças que podem afetar também as comunidades de besouros e os serviços prestados por eles (Braga *et al.*, 2013; Almeida *et al.*, 2022). Além disso, diversos estudos já mostraram a importância de se manter áreas nativas adjacentes às áreas degradadas e/ou em processo de restauração pois podem servir como fonte de espécies nativas (Vulinec, 2002; Vander-Wall e Longland, 2004). A dependência de rola-bostas pela diversidade de mamíferos como fonte de recurso (Hanski e Cambefort, 1991), a dependência de diversas plantas pela diversidade de dispersores (Fleming e Kress, 2013) e a forte relação entre esses besouros e a recuperação de habitats (Andresen, 2002; Vander-Wall e Longland, 2004), ressaltam a necessidade de recuperação e manutenção de habitats naturais. Algumas espécies vegetais nativas são amplamente distribuídas no bioma e tem sementes de tamanhos próximos aos das sementes mímicas utilizadas. A lobeira, por exemplo, apresenta sementes com cerca de 7 mm (Pinto *et al.*, 2007), tamanho próximo ao das sementes mímicas grandes utilizadas neste trabalho. A espécie já foi utilizada em experimento de dispersão secundária por rola-bostas (Almeida *et al.*, 2022), além disso é importante no processo de restauração de áreas degradadas pois apresenta resistência aos impactos antrópicos e ampla distribuição no Cerrado e em zonas de transição com outros biomas (Pinto *et al.*, 2007; Almeida *et al.*, 2022).

## **Conclusões e Desafios futuros**

São incontestáveis as contribuições dos rola-bostas na dispersão secundária de sementes, dadas as múltiplas possibilidades comportamentais, as formas de seus túneis, o volume de solo removido durante a escavação e influência destes fatores na sobrevivência e desenvolvimento de plantas por meio das dispersões acima e abaixo do solo. Exploramos aspectos quantitativos e qualitativos da dispersão secundária de sementes por rola-bostas no Cerrado, focando no acompanhamento das dispersões de sementes mímicas ampliando os conhecimentos acerca do destino das sementes deslocadas neste bioma. Com registros de dispersões horizontais de até 124 cm acima do solo e 22,6 cm abaixo do solo, vertical de até 31 cm de profundidade e ainda diversas sementes mímicas cobertas por montes de terra removida pelos besouros chegando a até 8,7 cm de altura, este trabalho aponta que a contribuição dos besouros rola-bostas na dispersão secundária de sementes pode ser ainda maior do que antes considerada, em especial para áreas savânicas de cerrado *sensu stricto*, onde pouco se sabe a respeito deste serviço ecossistêmico.

Reforçamos que a guilda de paracoprídeos é a mais importante para a prestação deste serviço em áreas abertas de cerrado *sensu stricto*, apresentando maior riqueza e abundância na comunidade e espécies de tamanho corporal grande. A guilda apresentou relações em especial com

a realização de dispersão horizontal acima do solo de sementes pequenas, o que também reforça a possibilidade de modificações comportamentais entre espécies e a necessidade de realizar revisões mais pontuais para a caracterização dos comportamentos de nidificação de espécies de rola-bostas. Apontamos o importante papel da espécie *O. palemo* na dispersão secundária em áreas de cerrado *sensu stricto*, visto que é uma espécie abundante, de tamanho corporal grande e que apresenta comportamento de deslocamento horizontal do recurso acima do solo antes de enterrá-lo, apesar de ser classificada na guilda de paracoprídeo.

Visto que o Cerrado é um bioma altamente impactado pela ação antrópica que leva à perda de biodiversidade e declínio na prestação de serviços ecossistêmicos, estratégias que envolvam a reintrodução/manutenção de besouros rola-bostas e de mamíferos favorecem a restauração de habitats devido à interação mamífero-planta-besouro rola-bosta através da dispersão de sementes, principalmente de espécies nativas (Vander-Wall e Longland, 2004). Dado que o processo de sucessão em vegetações secundárias depende primeiramente do restabelecimento vegetal de espécies que atraiam posteriormente a fauna (Reis *et al.*, 1999).

Sendo assim, algumas lacunas ainda precisam ser esclarecidas para a melhor compreensão da dispersão secundária de sementes no Cerrado, são elas: (1) Necessidade de pesquisas comportamentais espécie-específicas para descrever os comportamentos de alocação e as guildas funcionais; (2) Realizar experimentos em outras fitofisionomias de Cerrado; (3) Adaptar e melhorar a metodologia de coleta dos dados de dispersão secundária por besouros de forma a permitir associar mais adequadamente os dispersores e variáveis qualitativas da dispersão secundária, avaliando também o formato e tamanho exato dos túneis; e (4) Avaliar como a dispersão vertical abaixo do solo como o monte de solo removido e depositado na superfície acima das sementes, afeta a germinação e estabelecimento de plântulas nativas do bioma.

## Referências Bibliográficas

ALMEIDA, H. A.; ANTONINI, Y.; TAVARES-JUNIOR, C.; BRAGA, R. F.; SILVA, P. G.; BEIROZ, W. Dung beetles can sow: the potential of secondary seed dispersers to assist ecological restoration. **Ecological Entomology**, v. 47, n. 2, p. 181-191, 2022. <https://doi.org/10.1111/een.13100>.

ALMEIDA, S. S. P.; LOUZADA, J. N. C. Estrutura da comunidade de Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) em fitofisionomias do Cerrado e sua importância para a conservação. **Neotropical Entomology**, v. 38, p. 32-43, 2009. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2009000100003>.

ANDRESEN, E. Seed Dispersal by Monkeys and the Fate of Dispersed Seeds in a Peruvian Rain Forest 1. **Biotropica**, v. 31, n. 1, p. 145-158, 1999. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00125.x>.

ANDRESEN, E. The role of dung beetles in the regeneration of rainforest plants in Central Amazonia. **Ph.D. Tese: University of Florida**, Gainesville, Florida. 2000.

ANDRESEN, E. Effects of dung presence, dung amount and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Micropholis guyanensis* (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, p. 61-78, 2001. DOI: 10.1017/S0266467401001043.

ANDRESEN, E. Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. **Ecological Entomology**, v. 27, n. 3, p. 257-270, 2002. DOI:10.1046/j.1365-2311.2002.00408.x.

ANDRESEN, E. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. **Ecography**, v. 26, n. 1, p. 87-97, 2003. DOI:10.1034/J.1600-0587.2003.03362.X.

ANDRESEN, E.; FEER, F. The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. In: FORGET, P.M.; LAMBERT, J. E.; HULME, P. E.; VANDER WALL, S. (Eds.) **Seed fate: Predation, dispersal and seedling establishment**, p. 331-349, 2005. DOI:10.1079/9780851998060.0331.

ANDRESEN, E.; LEVEY, D. J. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. **Oecologia**, v. 139, n. 1, p. 45-54, 2004. DOI: 10.1007/s00442-003-1480-4.

ANDRESEN, E.; URREA-GALEANO, L. A. Effects of dung beetle activity on tropical forest plants. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 10, p. 1128, 2022. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.979676>.

BARLOW, J.; LENNOX, G. D.; FERREIRA, J.; BERENQUER, E.; LEES, A. C.; NALLY, R. M.; THOMSON, J. R.; FERRAZ, S. F. B.; LOUZADA, J.; OLIVEIRA, V. H. F.; PARRY, L.; SOLAR, R. R. C.; VIEIRA, I. C. G.; ARAGÃO, L. E. O. C.; BEGOTTI, R. A.; BRAGA, R. F.; CARDOSO, T. M.; OLIVEIRA JR, R. C.; SOUZA JR, C. M.; MOURA, N. G.; NUNES, S. S.; SIQUEIRA, J. V.; PARDINI, R.; SILVEIRA, J. M.; VAZ-DE-MELLO, F. Z.; VEIGA, R. C. S.; VENTURIERI, A.; GARDNER, T. A. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double

biodiversity loss from deforestation. **Nature**, v. 535, n. 7610, p. 144-147, 2016. DOI: 10.1038/nature18326.

BARRAGÁN, F.; MORENO, C. E.; ESCOBAR, F.; HALFFTER, G.; NAVARRETE, D. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. **PloS One**, v. 6, n. 3, p. e17976, 2011. DOI:10.1371/journal.pone.0017976.

BEAUNE, D.; BOLLACHE, L.; BRETAGNOLLE, F.; FRUTH, B. Dung beetles are critical in preventing post-dispersal seed removal by rodents in Congo rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 28, n. 5, p. 507-510, 2012. DOI: 10.1017/s02664167412000466.

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, p. e57786, 2013. DOI:10.1371/journal.pone.0057786.

BRAGA, R. F.; CARVALHO, R.; ANDRESEN, E.; ANJOS, D. V.; ALVES-SILVA, E.; LOUZADA, J. Quantification of four different post-dispersal seed deposition patterns after dung beetle activity. **Journal of Tropical Ecology**, v. 33, n. 6, p. 407-410, 2017.

CAMPOS, R.C.; HERNÁNDEZ, M.I.M. Dung beetle assemblages (Coleoptera, Scarabaeinae) in atlantic forest fragments in Southern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia** v. 57, n. 1, p. 47–54, 2013. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262013000100008>.

CHAMBERS, J. C.; MACMAHON, J. A. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 25, n. 1, p. 263-292, 1994. DOI:10.1146/ANNUREV.EC.25.110194.001403.

CHAO, A.; GOTELLI, N. J.; HSIEH, T. C.; SANDER, E. L.; MA, K. H.; COLWELL, R. K.; ELLISON, A.M. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. **Ecological Monographs**, v. 84, p. 45–67, 2014. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>.

COELHO, P. G. L.; ANTONINI, Y; DA COSTA, F. V. Soil disturbance impacts on ant-diaspore multilayer networks in a tropical savanna. **Ecological Entomology**, 2022. <https://doi.org/10.1111/een.13221>.

COSTANZA, R.; DE GROOT, R.; SUTTON, P.; VAN DER PLOEG, S.; ANDERSON, S. J.; KUBISZEWSKI, I.; FARBER, S.; TURNER, R. K. Changes in the global value of ecosystem services. **Global Environmental Change**, v. 26, p. 152-158, 2014. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2014.04.002>.

CUNHA, W. L.; FRIZZAS, M. R. Spatial structure of the diversity of dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) in savanna formations of Central Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 29, n. 14, p. 4137-4154, 2020. <https://doi.org/10.1007/s10531-020-02068-5>.

DAILY, G. C. Introduction: What are ecosystem services. **Nature's services: Societal dependence on natural ecosystems**, v. 1, n. 1, 1997. <https://doi.org/10.5070/G31810307>.

DALPONTE, J. C.; LIMA, A. E. S. Disponibilidade de frutos e a dieta de *Lycalopex vetulus* (Carnívora-Canidae) em um cerrado de Mato Grosso, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 22 p. 325–332, 1999. <https://doi.org/10.1590/S0100-84041999000500015>.

DANIEL, G. M.; NUNES, L. G. O. A.; VAZ-DE-MELLO, F. Z. Species composition and functional guilds of dung beetles (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in different vegetational types in the Brazilian Shield–Chacoan Depression Border. In: **Annales de la Société entomologique de France (NS)**, 2014. p. 183-190. DOI: 10.1080/00379271.2014.938936.

DIRZO, R.; YOUNG, H. S.; GALETTI, M.; CEBALLOS, G.; ISAAC, N. J.; COLLEN, B. Defaunation in the Anthropocene. **Science**, v. 345, n. 6195, p. 401-406, 2014. DOI: 10.1126/science.1251817

DRESCH, D. M.; SCALON, S. D. P. Q.; MASETTO, T. E.; VIEIRA, M. D. C. Germinação e vigor de sementes de gabioba em função do tamanho do fruto e semente. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 43, p. 262-271, 2013. DOI: 10.1590/S1983-40632013000300006.

EITEN, G. The cerrado vegetation of Brazil. **The Botanical Review**, v. 38, p. 201-341, 1972. <https://doi.org/10.1007/BF02859158>.

ESTRADA, A.; COATES-ESTRADA, R. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, p. 459-474, 1991. DOI 10.2307/2559213.

FEER, F. Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, p. 129-142, 1999. DOI:10.1017/S0266467499000711.

FIGUEIREDO, R. A. Ingestion of *Ficus enormis* seeds by howler monkeys (*Alouatta fusca*) in Brazil: effects on seed germination. **Journal of Tropical Ecology**, v. 9, n. 4, p. 541-543, 1993. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467400007628>.

FLEMING, T. H.; KRESS, W. J. The ornaments of life: coevolution and conservation in the tropics. Chicago, **University of Chicago Press**. 2013. [https://doi.org/10.1111/jof.12073\\_3](https://doi.org/10.1111/jof.12073_3).

FRIZZAS, M. R.; BATISTA, J. L.; ROCHA, M. V.; OLIVEIRA, C. M. Diversity of Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) in an urban fragment of Cerrado in Central Brazil. **European Journal of Entomology**, v. 117, n. 1, p. 273-281, 2020. DOI:10.14411/eje.2020.031.

GIGLIOTTI, M. S. G.; TOGNI, P. H. B.; FRIZZAS, M. F. Attractiveness of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) to faeces from native mammals in different trophic guilds. **Austral Ecology**, v. 48, n. 1, p. 102-120, 2023. DOI:10.1111/aec.13253.

GILL, B. D. Dung Beetles in Tropical American Forests. In HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. (Eds.). **Dung Beetle Ecology**. Princeton University Press, 1991. <https://doi.org/10.2307/3496341>.

GRIFFITHS, H. M.; LOUZADA, J.; BARDGETT, R. D.; BEIROZ, W.; FRANÇA, F.; TREGIDGO, D.; BARLOW, J. Biodiversity and environmental context predict dung

beetle-mediated seed dispersal in a tropical forest field experiment. **Ecology**, v. 96, n. 6, p. 1607-1619, 2015. <https://doi.org/10.1890/14-1211.1>.

GRIFFITHS, H. M.; BARDGETT, R. D.; LOUZADA, J.; BARLOW, J. The value of trophic interactions for ecosystem function: dung beetle communities influence seed burial and seedling recruitment in tropical forests. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 283, n. 1844, p. 20161634, 2016. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1634>.

HALFFTER, G.; EDMONDS, W. D. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). **An ecological and evolutive approach**, 1982.

HALFFTER, G.; FAVILA, M. E.; HALFFTER, V. A comparative study of the structure of the scarab guild in mexican tropical rain forest and derived ecosystems. **Folia Entomologica Mexicana**. 84: p. 131–156, 1992.

HALFFTER, G.; MATTHEWS, E. G. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). **Folia Entomológica Mexicana**, México, v. 12, n. 14, p. 1-312, 1966.

HANNIBAL, W.; JESUS, P. R.; OLIVEIRA, R. F.; RAGUSA-NETTO, J. Frugivory and seed dispersal by the lowland tapir in a fragmented landscape of Cerrado in southern Goiás, Brazil. **Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia**, v. 84, p. 19-22, 2019.

HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. **Dung beetle ecology**. Princeton University Press, 1991. <https://doi.org/10.1515/9781400862092>.

HEYMONS, R.; VON LENGERKEN, H. Biologische untersuchungen an coprophagen lamellicorniern. I. Nahrungserwerb und eortpelanzungsbiologie der gattung Scarabaeus L. **Zeitschrift für Morphologie und ökologie der Tiere**, v. 14, n. 3, p. 531-613, 1929. DOI: 10.1007/BF00419328.

HOWE, H. F.; SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, n. 1, p. 201-228, 1982. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001221>.

HUERTA, C.; CRUZ-ROSALES, M.; GONZÁLEZ-VAINER, P.; CHAMORRO-FLORESCANO, I.; RIVERA, J. D.; FAVILA, M. E. The reproductive behavior of Neotropical dung beetles. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 11, 2023. doi: 10.3389/fevo.2023.1102477.

HUGHES, R. G. Theories and models of species abundance. **The American Naturalist**, v. 128, n. 6, p. 879-899, 1986. DOI: 10.1086/284611.

ICMBIO, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. Plano de manejo do Parque Nacional de Brasília. Disponível em: <  
<https://www.gov.br/icmbio/pt-br/assuntos/biodiversidade/unidade-de-conservacao/unidades-de-bio-mas/cerrado/lista-de-ucs/parna-de-brasilia/arquivos/parna-brasilia.pdf> > Acesso em: 29/04/2023.

KLATT, B. K.; HOLZSCHUH, A.; WESTPHAL, C.; CLOUGH, Y.; SMIT, I.; PAWELZIK, E.; TSCHARNTKE, T. Bee pollination improves crop quality, shelf life and commercial value. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 281, n.1775, p. 2013-2440, 2014. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2440>.

KLEMPERER, H. G.; BOULTON, R. Brood burrow construction and brood care by *Heliocoprís japetus* (Klug) and *Heliocoprís hamadryas* (Fabricius)(Coleoptera, Scarabaeidae). **Ecological Entomology**, v. 1, n. 1, p. 19-29, 1976. DOI: 10.1111/j.1365-2311.1976.tb01201.x.

KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. A conservação do Cerrado brasileiro. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 147-155, 2005.

KUHLMANN, M.; RIBEIRO, J. F. Fruits and frugivores of the Brazilian Cerrado: ecological and phylogenetic considerations. **Acta Botanica Brasilica**, v. 30, p. 495-507, 2016. <https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0192>.

KUNZ, B. K.; KRELL, F. Habitat differences in dung beetle assemblages in an African savanna–forest ecotone: implications for secondary seed dispersal. **Integrative Zoology**, v. 6, n. 2, p. 81-96, 2011. DOI:10.1111/j.1749-4877.2011.00240.x.

LAWSON, C. R.; MANN, D. J.; LEWIS, O. T. Dung beetles reduce clustering of tropical tree seedlings. **Biotropica**, v. 44, n. 3, p. 271-275, 2012. DOI:10.1111/j.1744-7429.2012.00871.x.

LINDQUIST, A. W. Amounts of dung buried and soil excavated by certain Coprini (Scarabaeidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 6, n. 4, p. 109-125, 1933.

LIRA, L. A.; FRIZZAS, M. R. Behavioral aspects of *Coprophanaeus ensifer* (Germar, 1824) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) associated with pig carcasses in central Brazil. **Neotropical Entomology**, v. 51, n. 1, p. 65-72, 2022. DOI: 10.1007/s13744-021-00922-x.

LOUZADA, J. N. C.; LOPES, F. S. A comunidade de Scarabaeidae copronecrófagos (Coleoptera) de um fragmento de Mata Atlântica. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 41, p. 117–121, 1997.

MAGURRAN, A. E; HENDERSON, P. A. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. **Nature**, v. 422, p. 714–716, 2003. <https://doi.org/10.1038/nature01547>



MANZANO, P., AZCÁRATE, F. M., PECO, B., MALO, J. E. Are ecologists blind to small things? The missed stories on non-tropical seed predation on feces. **Oikos**, v. 119, n. 10, p. 1537-1545, 2010. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.18602.x.

MATTHEWS, E. G. Observations on the ball-rolling behavior of *Canthon pilularius* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). **Psyche**, v. 70, n. 2, p. 75-93, 1963. DOI: 10.1155/1963/23630.

MEA. Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and human well-being: Biodiversity synthesis. Washington, **D.C: World Resources Institute**. 2005.

MILOTIĆ, T.; BALZIEGER, C.; EICHBERG, C.; EYCOTT, A. E.; HEURICH, M.; MULLER, J.; NORIEGA, J. A.; MENENDEZ, R.; STADLER, J.; ÁDÁM, R.; BARGMANN, T.; BILGER, I.; BUSE, J.; CALATAYUD, J.; CIUBUC, C.; BOROS, G.; JAY-ROBERT, P.; KRUIUS, M.; MERIVEE, E.; MIESSEN, G.; MUST, A.; ARDALI, E.; PREDA, E.; RAHIMI, I.; ROHWEDDER, D.; ROSE, R.; SLADE, E. M.; SOMAY, L.; TAHMASEBI, P.; ZIANI, S.; HOFFMANN, M. Functionally richer communities improve ecosystem functioning: Dung removal and secondary seed dispersal by dung beetles in the Western Palaearctic. **Journal of Biogeography**, v. 46, n. 1, p. 70-82, 2019. DOI: 10.1111/jbi.13452.

MITTAL, I., 1993. Natural manuring and soil conditioning by dung beetles. **Tropical Ecology**, v. 34, n. 2, p. 150-159, 1993.

MOTTA-JÚNIOR J. C. MARTINS K. The frugivorous diet of the maned wolf, *Chrysocyon brachyurus*, in Brazil: ecology and conservation. Em: LEVEY, D. J.; SILVA, W. R., GALETTI, M. (Ed.). **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation**. Wallingford, UK: CAB Publishing; 2002. p. 291–303. DOI:10.1079/9780851995250.0291.

NICHOLS, E.; LARSEN, T.; SPECTOR, S.; DAVIS, A. L.; ESCOBAR, F.; FAVILA, M.; VULINEC, K.; NETWORK, T. S. R. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. **Biological Conservation**, v. 137, n. 1, p. 1-19, 2007. DOI:10.1016/j.biocon.2007.01.023.

NICHOLS, E.; SPECTOR, S.; LOUZADA, J.; LARSEN, T.; AMEZQUITA, S.; FAVILA, M. E.; NETWORK, T. S. R. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. **Biological Conservation**, v. 141, n. 6, p. 1461-1474, 2008. DOI:10.1016/j.biocon.2008.04.011.

NUNES, C. A.; BRAGA, R. F.; MOURA RESENDE, F.; SIQUEIRA NEVES, F.; FIGUEIRA, J. E. C.; FERNANDES, G. W. Linking biodiversity, the environment and ecosystem functioning: ecological functions of dung beetles along a tropical elevational gradient. **Ecosystems**, v. 21, n. 6, p. 1244-1254, 2018. DOI: 10.1007/s10021-017-0216-y.

OGA, F. M.; FONSECA, C. E. L.; SILVA, J. A. Influência da profundidade de semeadura e luminosidade na germinação de sementes de cagaita (*Eugenia dysenterica* Mart.). **Revista do Instituto Florestal**, v. 4, n. 2, p. 634-639, 1992. <https://doi.org/10.24278/2178-5031.199242773>.

OLIVEIRA, Y. F. Efeitos da antropização de áreas de Cerrado nos serviços ecossistêmicos e na diversidade de besouros coprófagos. Apêndice 2. **Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília**. 2019.

OLIVEIRA, Y. F.; OLIVEIRA, C. M.; FRIZZAS, M. R. Changes in land use affect dung beetle communities but do not affect ecosystem services in the cerrado of central Brazil. **Ecological Entomology**, v. 46, n. 4, p. 973-987, 2021. DOI: 10.1111/een.13034.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; OLIVEIRA, L. C. A. Biologia floral de uma população de *Solanum lycocarpum* St. Hil.(Solanaceae) em Lavras, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 11, n. 1, p. 23-32, 1988.

OVERBECK, G. E.; VÉLEZ-MARTIN, E.; SCARANO, F. R.; LEWINSOHN, T. M.; FONSECA, C. R.; MEYER, S. T; MÜLLER, S. C.; CEOTTO, P.; DADALT, L.; DURIGAN, G.; GANADE, G.; GOSSNER, M. M.; GUADAGNIN, D. L.; LORENZEN, K.; JACOBI, C. M.; WEISSER, W. W.; PILLAR, V. D. Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. **Diversity and Distributions**, v. 21, n. 12, p. 1455-1460, 2015. DOI: 10.1111/ddi.12380.

PEREIRA, H. M.; LEADLEY, P. W.; PROENÇA, V.; ALKEMADE, R.; SCHARLEMANN, J. P.; FERNANDEZ-MANJARRÉS, J. F.; ARAÚJO, M. B.; BALVANERA, P.; BIGGS, R.; CHEUNG, W. W. L.; CHINI, L.; COOPER, H. D.; GILMAN, E. L.; GUÉNETTE, S.; HURTT, G. C.; HUNTINGTON, H. P.; MACE, G. M.; OBERDORFF, T.; REVENGA, C.; RODRIGUES, P.; SCHOLE, R. J.; SUMAILA, U. R.; WALPOLE, M. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. **Science**, v. 330, n. 6010, p. 1496-1501, 2010. DOI: 10.1126/science.1196624.

PINTO, L. V. A.; SILVA, E. A.; DAVIDE, A. C.; JESUS, V. A. M.; TOOROP, P. E.; HILHORST, H. W. Mechanism and control of *Solanum lycocarpum* seed germination. **Annals of Botany**, v. 100, n. 6, p. 1175-1187. 2007. DOI: 10.1093/aob/mcm211.

PIZO, M. A.; PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Ants as seed dispersers of fleshy diaspores in Brazilian Atlantic Forests. In: FORGET, P. M.; LAMBERT, J. E.; HULME, P. E.; VANDER-WALL, S. B. (Eds.). **Seed fate: Predation and secondary dispersal**. Wallingford: CABI Publishing, p. 315-328, 2005. DOI: 10.1079/9780851998060.0315.

PRICE, D. L.; MAY, M. L. Behavioral ecology of *Phanaeus* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): review and new observations. **Acta Zoológica Mexicana**, v. 25, n. 1, p. 211-238, 2009. DOI: 10.21829/azm.2009.251621.

RAFAEL, J. A.; AGUIAR, A. P.; AMORIM, D. S. Knowledge of insect diversity in Brazil: challenges and advances. **Neotropical Entomology**, v. 38, n. 5, p. 565-570, 2009. DOI: 10.1590/s1519-566x2009000500001.

RAMOS, D. L.; CUNHA, W. L.; EVANGELISTA, J.; LIRA, L. A.; ROCHA, M. V. C.; GOMES, P. A.; FRIZZAS, M. R.; TOGNI, P. H. B. Ecosystem services provided by insects in Brazil: What do we really know? **Neotropical Entomology**, 2020. <https://doi.org/10.1007/s13744-020-00781-y>.

REIS, A.; NAKAZONO, E. M.; ZAMBONIN, R. M. Recuperação de áreas florestais degradadas utilizando a sucessão e as interações planta-animal. **Conselho Nacional da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica**, 1999.

RIBEIRO, P. H. O.; TOGNI, P. H. B.; FRIZZAS, M. R. Spatial and temporal segregation in dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the Cerrado of Central Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 31, n. 11, p. 2723-2740, 2022. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02453-2>.

RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. Em SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P. de; RIBEIRO, J. F. (Ed.) **Cerrado: ecologia e flora**, v. 1, Brasília: EMBRAPA-CERRADOS, p. 151-212, 2008.

ROCHA, M. V. C. Diversidade de besouros rola-bosta (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) em duas unidades de conservação do Cerrado do Brasil Central. **Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília**, 2016.

RODRIGUES, F. H. G. Biologia e Conservação do lobo-guará na Estação Ecológica de Águas Emendadas. **Tese de Doutorado, Universidade Federal de Campinas**, 2002.

RODRIGUES, S. R.; FLECHTMANN, C. A. H. Aspectos biológicos de *Canthon lituratus* (German, 1813) e *Canthidium (Canthidium) megathopoides* Boucomont, 1928 (Coleoptera, Scarabaeidae). **Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)**, n. 70, p. 1-12, 1997. <https://doi.org/10.21829/azm.1997.70701749>.

SALOMAO, R. P.; FAVILA, M. E.; GONZALEZ-TOKMAN, D. Spatial and temporal changes in the dung beetle diversity of a protected, but fragmented, landscape of the northernmost Neotropical rainforest. **Ecological Indicators**, v. 111, p. 105968, 2020. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105968>.

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. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>.

SANTOS-HEREDIA, C.; ANDRESEN, E. Upward movement of buried seeds: another ecological role of dung beetles promoting seedling establishment. **Journal of Tropical Ecology**, v. 30, n. 5, p. 409-417, 2014. <https://doi.org/10.1017/S0266467414000376>.

SANTOS-HEREDIA, C.; ANDRESEN, E.; STEVENSON, P. Secondary seed dispersal by dung beetles in an Amazonian forest fragment of Colombia: influence of dung type and edge effect. **Integrative Zoology**, v. 6, n. 4, p. 399-408, 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2011.00261.x>.

SANTOS-HEREDIA, C.; ANDRESEN, E.; ZÁRATE, D. A.; ESCOBAR, F. Dung beetles and their ecological functions in three agroforestry systems in the Lacandona rainforest of Mexico. **Biodiversity and Conservation**, v. 27, p. 2379-2394, 2018. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1542-x>.

SCALON, S. P. Q.; DRESCH, D. M.; SANTOS, C. C. Guavira. Em: **Frutas do Cerrado: sementes e mudas**. Atena Editora, 2020. DOI: 10.22533/at.ed.8772011111.

SCHOLTZ, C. H.; DAVIS, A. L. V.; KRYGER, U. Evolutionary biology and conservation of dung beetles. **Sofia-Moscow: Pensoft**, 2009. <https://doi.org/10.3390/d15010091>.

SCHOWALTER, T. D. Insect ecology: an ecosystem approach. Academic Press, Cambridge. 2016. <https://doi.org/10.1016/C2014-0-04067-1>.

SCHOWALTER, T. D. Insect herbivore effects on forest ecosystem services. **Journal of Sustainable Forestry**, v. 31, n. 6, p. 518-536, 2012. <https://doi.org/10.1080/10549811.2011.636225>.

SCHOWALTER, T. D.; NORIEGA, J. A.; TSCHARNTKE, T. Insect effects on ecosystem services - Introduction. **Basic and Applied Ecology**, v. 26, p. 1-7, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.09.011>.

SCHUPP, E. W.; JORDANO, P.; GÓMEZ, J. M. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. **New Phytologist**, v. 188, n. 2, p. 333-353, 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03402.x>.

SHEPHERD, V. E.; CHAPMAN, C. A. Dung beetles as secondary seed dispersers: impact on seed predation and germination. **Journal of Tropical Ecology**, p. 199-215, 1998. <https://doi.org/10.1017/S0266467498000169>.

SILVA, J. A.; SILVA, D. B.; JUNQUEIRA, N.; ANDRADE, L. R. M. Coleta de sementes, produção de mudas e plantio de espécies frutíferas nativas dos cerrados: informações exploratórias. 1992.

SILVA, J. L.; SILVA, R. J. D.; FERNANDES, I. M.; SOUSA, W. O. D.; VAZ-DE-MELLO, F. Z. Species composition and community structure of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) compared among savanna and forest formations in the southwestern Brazilian Cerrado. **Zoologia** (Curitiba), v. 37, 2020. <https://doi.org/10.3897/zoologia.37.e58960>.

SILVA, P. G.; DI MARE, R. A. Escarabeíneos copro-necrófagos (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) de fragmentos de Mata Atlântica em Silveira Martins, Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia, Série Zoologia** 102(2): 197–205. 2012. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212012000200012>.

SILVA, R. J.; RIBEIRO, H. V.; SOUZA, M. F.; VAZ-DE-MELLO, F. Z. Influência da granulometria do solo na estrutura de guildas funcionais de besouros rola-bostas (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) em florestas semidecíduais no estado do Mato Grosso, Brasil. **Bioscience Journal** 31(2): 601–612, 2015. <https://doi.org/10.14393/BJ-v31n1a2015-23525>.

SLADE, E. M.; MANN, D. J.; VILLANUEVA, J. F.; LEWIS, O. T. Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. **Journal of Animal Ecology**, p. 1094-1104, 2007. [10.1111/j.1365-2656.2007.01296.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01296.x).

STORK, N. E. How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on earth? **Annual Review of Entomology**, v. 63, p. 31–45, 2018. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043348>.

TOGNI, P. H. B.; VENZON, M.; SOUZA, L. M.; SANTOS, J. P.; SUJII, E. R. Biodiversity provides whitefly biological control based on farm management. **Journal of Pest Science**, v. 92, n. 2, p. 393-403, 2019. DOI: 10.1007/s10340-018-1021-x.

URREA-GALEANO, L. A.; ANDRESEN, E.; COATES, R.; MORA ARDILA, F.; DÍAZ ROJAS, A.; RAMOS-FERNÁNDEZ, G. Horizontal seed dispersal by dung beetles reduced seed and seedling clumping, but did not increase short-term seedling establishment. **PloS One**, v. 14, n. 10, p. e0224366, 2019. <https://doi.org/10.1371%2Fjournal.pone.0224366>.

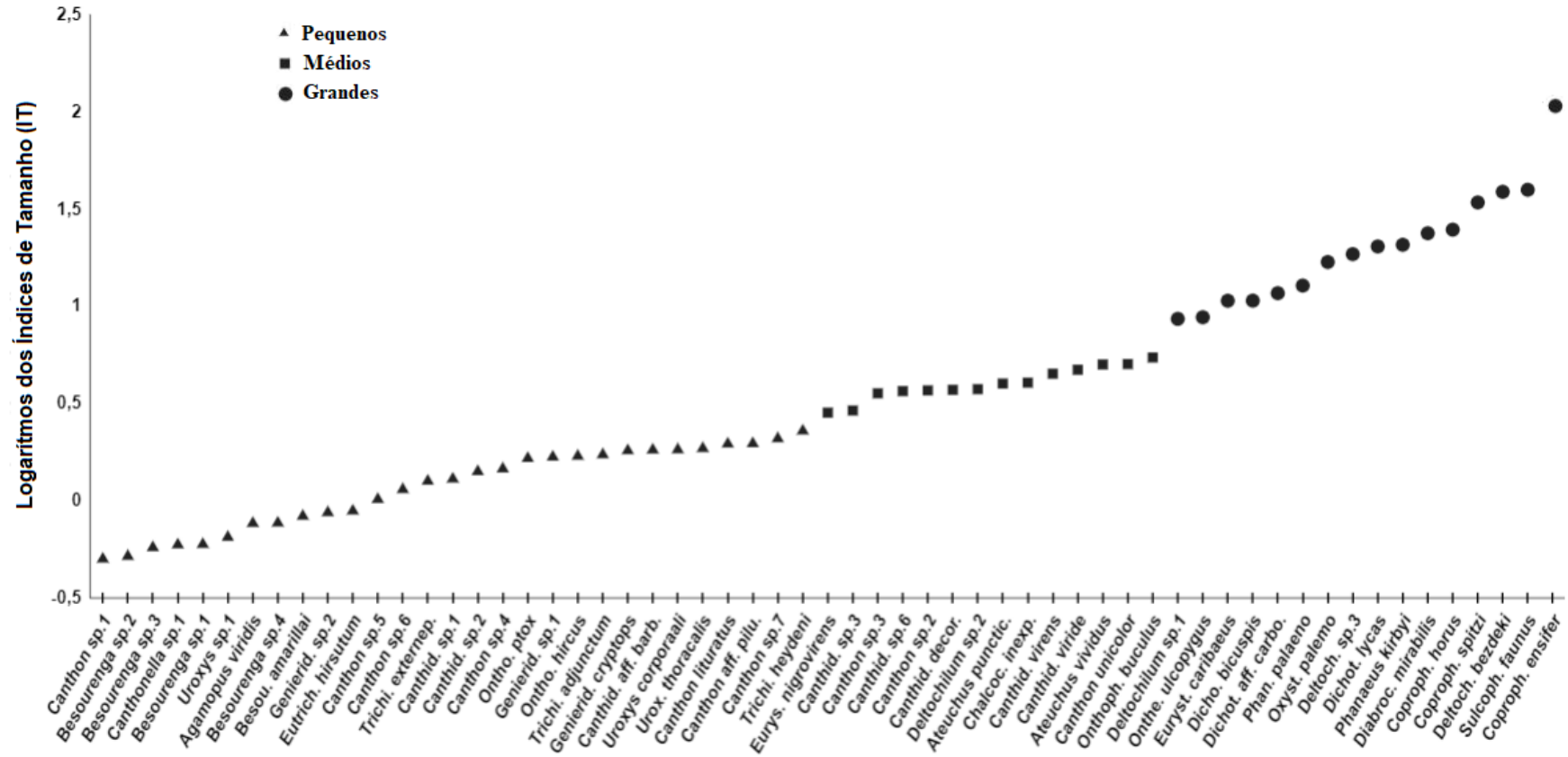
VANDER-WALL, S. B.; LONGLAND, W. S. Diplochory: are two seed dispersers better than one? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 19, n. 3, p. 155-161, 2004. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.12.004>.

VIEIRA-ALENCAR, J. P. S.; BOLOCHIO, B. E.; CARMIGNOTTO, A. P.; SAWAYA, R. J.; SILVEIRA, L. F.; VALDUJO, P. H.; NOGUEIRA, C. C.; NORI, J. How habitat loss and fragmentation are reducing conservation opportunities for vertebrates in the most threatened savanna of the World. **Perspectives in Ecology and Conservation**, 2023. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2023.02.004>.

WENNY, D. G. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. **Ecological Monographs**, v. 70, n. 2, p. 331-351, 2000. <http://dx.doi.org/10.2307/2657180>.

## Anexos

**Anexo 1.** Distribuição de logaritmos do índice de tamanho (IT) e categorização de tamanhos (pequenos, médios e grandes) das 61 espécies de rola-bostas coletadas no Parque Nacional de Brasília – PNB durante a estação chuvosa entre os meses de Novembro de 2020 a Janeiro de 2021.  $\text{Log}_{10}$  (IT), onde  $\text{IT} = \text{média de massa (mg)} \times \text{média de largura do pronoto (mm)}$  de cada espécie.



**Anexo 2.** Espécies de besouros rola-bostas e suas características taxonômicas e funcionais. Espécimes coletados com *pitfalls* iscados com fezes humanas no Parque Nacional de Brasília durante a estação chuvosa de novembro de 2020 a janeiro de 2021.

Espécie	GF	Tamanho	Abundância	Massa	Largura	IT	Log IT	Biomassa	Biomassa %
<i>Agamopus viridis</i> (Boucomont, 1928)	Tele	P	4	1,80	2,35	0,7660	-0,1158	7,20	0,0015
<i>Ateuchus puncticollis</i> (Harold, 1867)	Para	M	6	15,40	3,84	4,0104	0,6032	92,40	0,0197
<i>Ateuchus vividus</i> (Germar, 1824)	Para	M	1	20,35	4,05	5,0278	0,7014	20,35	0,0043
<i>Besourenga amarillai</i> (Aguilar-Julio, 2001)	Endo	P	11	1,30	1,56	0,8333	-0,0792	14,30	0,0031
<i>Besourenga</i> sp. 1	Endo	P	608	0,80	1,34	0,5970	-0,2240	486,40	0,1038
<i>Besourenga</i> sp. 2	Endo	P	128	0,64	1,24	0,5181	-0,2856	81,92	0,0175
<i>Besourenga</i> sp. 3	Endo	P	2	0,75	1,31	0,5747	-0,2405	1,50	0,0003
<i>Besourenga</i> sp. 4	Endo	P	1	1,20	1,56	0,7692	-0,1139	1,20	0,0003
<i>Canthidium</i> aff. <i>barbacenicum</i> (Borre, 1886)	Para	P	257	5,74	3,14	1,8261	0,2615	1474,54	0,3146
<i>Canthidium decoratum</i> (Perty, 1830)	Para	M	54	16,90	4,54	3,7225	0,5708	912,60	0,1947
<i>Canthidium</i> sp. 1	Para	P	48	3,48	2,69	1,2950	0,1123	166,92	0,0356
<i>Canthidium</i> sp. 2	Para	P	8	4,74	3,35	1,4145	0,1506	37,94	0,0081
<i>Canthidium</i> sp. 3	Para	M	3	15,28	5,25	2,9139	0,4645	45,85	0,0098
<i>Canthidium</i> sp. 4	Para	*	1	*	*	*	*	*	*
<i>Canthidium</i> sp. 5	Para	*	1	*	*	*	*	*	*
<i>Canthidium</i> sp. 6	Para	M	1	15,00	4,09	3,6675	0,5644	15,00	0,0032
<i>Canthidium viride</i> (Lucas, 1859)	Para	M	52	24,99	5,29	4,7222	0,6741	1299,35	0,2772

Continuação Anexo 2.

Espécie	GF	Tamanho	Abundância	Massa	Largura	IT	Log IT	Biomassa	Biomassa %
---------	----	---------	------------	-------	---------	----	--------	----------	------------

<i>Canthon aff. piluriforme</i> (Blanchard, 1845)	Tele	P	1	6,50	3,30	1,9697	0,2944	6,50	0,0014
<i>Canthon lituratus</i> (Germar, 1813)	Tele	P	6	5,80	2,96	1,9621	0,2927	34,80	0,0074
<i>Canthon</i> sp. 1	Tele	P	1	1,40	2,79	0,5018	-0,2995	1,40	0,0003
<i>Canthon</i> sp. 2	Tele	M	3	15,62	4,22	3,6977	0,5679	46,85	0,0100
<i>Canthon</i> sp. 3	Tele	M	2	17,40	4,87	3,5729	0,5530	34,80	0,0074
<i>Canthon</i> sp. 4	Tele	P	2	5,13	3,51	1,4601	0,1644	10,25	0,0022
<i>Canthon</i> sp. 5	Tele	P	1	3,50	3,44	1,0174	0,0075	3,50	0,0007
<i>Canthon</i> sp. 6	Tele	P	1	2,80	2,45	1,1429	0,0580	2,80	0,0006
<i>Canthon</i> sp. 7	Tele	P	2	7,22	3,46	2,0878	0,3197	14,43	0,0031
<i>Canthon unicolor</i> (Blanchard, 1845)	Tele	M	22	31,81	6,30	5,0524	0,7035	699,71	0,1493
<i>Canthon virens</i> (Mannerheim, 1829)	Tele	M	1	21,90	4,86	4,5062	0,6538	21,90	0,0047
<i>Canthonella</i> sp. 1	-	P	43	1,08	1,81	0,5941	-0,2261	46,31	0,0099
<i>Chalcocopris inexpectatus</i> (Rossini e Vaz-de-Mello, 2015)	Para	M	3	20,93	5,17	4,0529	0,6078	62,80	0,0134
<i>Coprophanaeus ensifer</i> (Germar, 1824)	Para	G	13	2840,66	26,20	108,4266	2,0351	36928,52	7,8782
<i>Coprophanaeus horus</i> (Waterhouse, 1891)	Para	G	2	274,30	11,05	24,8235	1,3949	548,60	0,1170
<i>Coprophanaeus spitzzi</i> (Pessôa, 1934)	Para	G	187	472,62	13,80	34,2547	1,5347	88379,94	18,8546
<i>Deltochilum bezdeki</i> (González-Alvarado e Vaz-de-Mello, 2014)	Tele	G	9	552,14	14,21	38,8633	1,5895	4969,25	1,0601

Continuação Anexo 2.

Espécie	GF	Tamanho	Abundância	Massa	Largura	IT	Log IT	Biomassa	Biomassa %
<i>Deltochilum</i> sp. 1	Tele	G	67	53,54	6,20	8,6288	0,9359	3586,85	0,7652
<i>Deltochilum</i> sp. 2	Tele	M	1	21,20	5,65	3,7522	0,5743	21,20	0,0045



<i>Deltochilum</i> sp. 3	Tele	G	1	122,60	6,60	18,5758	1,2689	122,60	0,0262
<i>Diabroctis mirabilis</i> (Harold, 1877)	Para	G	117	291,71	12,26	23,7886	1,3764	34129,78	7,2811
<i>Dichotomius</i> aff. <i>carbonarius</i> (Mannerheim, 1829)	Para	G	5	97,78	8,36	11,6966	1,0681	488,92	0,1043
<i>Dichotomius bicuspis</i> (Germar, 1824)	Para	G	20	92,20	8,61	10,7085	1,0297	1844,00	0,3934
<i>Dichotomius lycas</i> (Felsche, 1901)	Para	G	2	216,05	10,62	20,3389	1,3083	432,10	0,0922
<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst, 1789)	Endo	G	16	72,60	6,79	10,6922	1,0291	1161,60	0,2478
<i>Eurysternus nigrovirens</i> (Génier, 2009)	Endo	M	17	7,65	2,69	2,8411	0,4535	130,10	0,0278
<i>Eutrichillum hirsutum</i> (Boucomont, 1928)	Endo	P	11	1,59	1,79	0,8870	-0,0521	17,50	0,0037
<i>Genieridium cryptops</i> (Arrow, 1913)	Endo	P	276	3,88	2,14	1,8122	0,2582	1069,50	0,2282
<i>Genieridium</i> sp. 1	Endo	P	115	3,40	2,03	1,6798	0,2253	391,57	0,0835
<i>Genieridium</i> sp. 2	Endo	P	10	1,48	1,70	0,8699	-0,0605	14,75	0,0031
<i>Ontherus ulcopygus</i> (Génier, 1996)	Para	G	6	59,09	6,72	8,7954	0,9443	354,52	0,0756
<i>Onthophagus buculus</i> (Mannerheim, 1829)	Para	M	122	21,27	3,89	5,4603	0,7372	2594,33	0,5535
<i>Onthophagus hircus</i> (Billberg, 1815)	Para	P	1	4,70	2,77	1,6968	0,2296	4,70	0,0010
<i>Onthophagus ptox</i> (Erichson, 1847)	Para	P	2	5,08	3,07	1,6531	0,2183	10,15	0,0022
<i>Oxysternon palemo</i> (Castelnau, 1840)	Para	G	1477	180,84	10,69	16,9118	1,2282	267096,99	56,9813
<i>Phanaeus kirbyi</i> (Vigors, 1825)	Para	G	16	258,16	12,44	20,7490	1,3170	4130,53	0,8812

Continuação Anexo 2.

Espécie	GF	Tamanho	Abundância	Massa	Largura	IT	Log IT	Biomassa	Biomassa %
<i>Phanaeus palaeno</i> (Blanchard, 1845)	Para	G	14	112,79	8,81	12,7979	1,1071	1579,04	0,3369
<i>Sulcophanaeus faunus</i> (Fabricius, 1775)	Para	G	8	827,61	20,79	39,8007	1,5999	6620,85	1,4125
<i>Trichillum adjunctum</i> (Martínez, 1969)	Endo	P	832	3,88	2,25	1,7264	0,2371	3226,08	0,6882
<i>Trichillum externepunctatum</i> (Borre, 1880)	Endo	P	30	2,47	1,96	1,2626	0,1013	74,10	0,0158

<i>Trichillum heydeni</i> (Harold, 1868)	Endo	P	44	6,09	2,66	2,2883	0,3595	268,17	0,0572
<i>Uroxys corporaali</i> (Balthasar, 1940)	-	P	201	5,00	2,73	1,8315	0,2628	1005,00	0,2144
<i>Uroxys</i> sp. 1	-	P	623	1,13	1,74	0,6494	-0,1875	702,43	0,1499
<i>Uroxys thoracalis</i> (Balthasar, 1940)	-	P	253	4,74	2,55	1,8590	0,2693	1197,96	0,2556

Abreviações: GF, Guilda funcional; Massa, Massa corporal média (mg); Largura, largura máxima do pronoto; IT, Índice de tamanho; Log IT,  $\text{Log}_{10}$  (IT); Biomassa (%), biomassa proporcional ao total da comunidade; Endo, endocoprídeo; Para, paracoprídeo; Tele, telecoprídeo; P, pequeno; M, médio; G, grande.

Símbolos: - Guilda funcional desconhecida; \* Espécime não medido.

**Anexo 3.** Dados estatísticos coletados a partir das análises de GLMMs e ANOVAS entre as abundâncias dos rola-bostas e as variáveis de dispersão.

Modelos	X <sup>2</sup>	Graus de liberdade	Valor de p	R <sup>2</sup> m	R <sup>2</sup> c
Abundância total ~ H1 sementes mímicas pequenas	6,0510	1	0,0139	0,0758	0,1624
Paracoprídeos Grandes ~ H1 sementes mímicas pequenas	10,7810	1	0,0010	0,1137	0,1626
Paracoprídeos Total ~ H1 sementes mímicas pequenas	11,7150	1	0,0006	0,1224	0,1708
Telecoprídeos Médios ~ H1 sementes mímicas grandes	7,9320	1	0,0049	0,0696	0,0696
Telecoprídeos Médios ~ H1 Total	5,1813	1	0,0228	0,0489	0,0846
Paracoprídeos Grandes ~ V2 sementes mímicas grandes	4,1918	1	0,0406	0,0509	0,1855
Paracoprídeos Total + Telecoprídeos Total ~ H2 Total	6,6810	2	0,0354	0,0663	0,1296

H1: Dispersão horizontal acima do solo; V2: Dispersão vertical abaixo do solo; H2: Dispersão horizontal abaixo do solo.