



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**ASPECTOS ECOLÓGICOS DA SEGREGAÇÃO ESPACIAL E TEMPORAL EM
BESOUROS ROLA-BOSTAS (COLEOPTERA: SCARABAEINAE) NO CERRADO
DO BRASIL CENTRAL**

Pedro Henrique de Oliveira Ribeiro

Brasília – DF
Janeiro – 2022



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**ASPECTOS ECOLÓGICOS DA SEGREGAÇÃO ESPACIAL E TEMPORAL EM
BESOUROS ROLA-BOSTAS (COLEOPTERA: SCARABAEINAE) NO CERRADO
DO BRASIL CENTRAL**

Pedro Henrique de Oliveira Ribeiro

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em
Ecologia da Universidade de
Brasília, como requisito parcial
para obtenção do título de
Mestre em Ecologia

Orientadora: Profa. Dra. Marina
Regina Frizzas

Brasília – DF
Janeiro – 2022

**ASPECTOS ECOLÓGICOS DA SEGREGAÇÃO ESPACIAL E TEMPORAL EM
BESOUROS ROLA-BOSTAS (COLEOPTERA: SCARABAEINAE) NO CERRADO
DO BRASIL CENTRAL**

Pedro Henrique de Oliveira Ribeiro

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em
Ecologia da Universidade de
Brasília, como requisito parcial
para obtenção do título de
Mestre em Ecologia

Orientadora: Profa. Dra. Marina
Regina Frizzas

Data de defesa: 28/01/2022

Banca examinadora

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

Departamento de Zoologia/UnB

Profa. Dra. Rosana Tidon (Titular)

Departamento de Genética e Morfologia/UnB

Prof. Dr. Renato Portela Salomão (Titular)

Departamento de Ecologia/INPA

Profa. Dra. Ludmilla Moura de Souza Aguiar (Suplente)

Departamento de Zoologia/UnB

Brasília – DF

Janeiro – 2022

Este trabalho é fruto de um milagre.

PREFÁCIO

Caro leitor, esta produção científica não foi concebida em condições normais. O ano de 2020 (início do meu mestrado) foi caracterizado pela intensa crise sanitária e econômica a nível global, devido à pandemia do Coronavírus (COVID-19). Entre os principais problemas recorrentes neste período, o isolamento social teve um impacto negativo na produção acadêmica de um modo geral, onde projetos e laboratórios que dependem do esforço conjunto para levantamento de dados, tiveram que adotar medidas alternativas para as coletas de dados. Sob estas circunstâncias e com a falta de estagiários e transportes para as atividades de campo e de laboratório, tive de contar diversas vezes com familiares e amigos para me auxiliarem em cada uma das etapas. Além disso, a construção do conhecimento através das aulas foi bastante prejudicada por meio das plataformas online e ferramentas importantes para a formação de um arcabouço teórico e análises de dados não tiveram a efetividade que em condições normais. Com isso, a minha saúde mental e a de diversas pessoas ao meu redor (especialmente outros alunos) foi drasticamente afetada devido à nova realidade, portanto para mim, este mestrado não foi nada menos que fruto de um milagre!

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por esta oportunidade e por ter colocado pessoas tão queridas, importantes e necessárias para esta jornada. Entre estas pessoas, à minha família teve uma participação especial, portanto agradeço ao meu pai Raimundo Cavalcante e meu irmão Arthur Luís por me ajudarem ativamente na abertura das trilhas das áreas de coleta e à minha mãe por me ajudar na triagem, organização e limpeza de toda a coleta, apoio e orações.

Gostaria de agradecer especialmente à minha orientadora, Profa. Dra. Marina Regina Frizzas que em meio a condições tão caóticas e desanimadoras, me acolheu, ajudou e me orientou como uma mãe. Assim, também agradeço ao Prof. Dr. Pedro Togni pela paciência, zelo nos ensinamentos metodológicos e suporte teórico para as análises dos meus dados. Ainda sobre o papel do corpo docente, gostaria de agradecer aos professores Murilo Dias, Mercedes Bustamante, Miguel Marini, Julia Klaczko e Luciana Iannuzzi por disciplinas tão enriquecedoras que mesmo em uma situação tão desafiadora, não deixaram de me dar prazer e satisfação em aprender sobre ecologia.

Devido às dificuldades para o auxílio em campo, agradeço carinhosamente a meus amigos Ananda Souza Lima, Marcus Vinícius Nogueira, Taynah Roquete, Luiz Lira Junior que se dispuseram a participar da maior parte dos meus campos com seus próprios carros e estiveram presentes na maior parte das coletas. A vocês que posso chamar de amigos de verdade, eu tenho uma dívida imensurável, pois estiveram comigo e me alegraram em tempos adversos sem qualquer resistência. Igualmente, agradeço a Júlia Laumann, Marcelo, Mateus Sanches, Cibelle Henriques, Júlia de Gois por também me ajudarem em minhas atividades em campo. Agradeço à Luana e à Vitória Vilarinho pelo suporte laboratorial. Agradeço ainda a Adriana Andrade Motta e ao Dr. Fernando Zagury Vaz-de-Mello (UFMT) pela ajuda na identificação das espécies coletadas.

Agradeço à Universidade de Brasília, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia pela infraestrutura disponibilizada para este estudo e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo fornecimento de minha bolsa. Este estudo foi financiado pelo EDITAL PPG ECL / PROEX N° 01/2020 do Programa de Excelência Acadêmica do Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (PROEX / CAPES) e apoiado pelo Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília (PPGECL / UnB). Agradeço também à administração do Parque Nacional de Brasília (PNB) e da FAL (Fazenda Água Limpa) pelo subsídio durante as atividades em campo.

RESUMO

As diferentes estratégias de remoção de recurso (i.e., guildas funcionais) de rola-bostas representam uma estratégia para diminuir as pressões competitivas e otimizar a utilização do recurso que é efêmero. O objetivo deste estudo foi entender como ocorre a segregação espacial (áreas abertas e fechadas) e temporal (períodos de atividade diurno, noturno e crepuscular) das comunidades de besouros rola-bostas no bioma Cerrado no Brasil. Foram coletados rola-bostas durante o dia, crepúsculo e à noite em duas fitofisionomias, uma representativa de áreas abertas (cerrado *sensu stricto*) e outra de áreas fechadas (mata de galeria) em duas unidades de conservação do Cerrado Brasileiro. Modelos estatísticos foram utilizados para entender como a segregação explica a riqueza, as abundâncias totais e a abundância de cada guilda. Foram coletados um total de 2.253 indivíduos e 58 espécies, sendo 44 de áreas abertas e 22 de áreas fechadas. Nossas hipóteses foram corroboradas, ou seja, no Cerrado, a maior abundância ocorre em fitofisionomias fechadas e no período noturno e, a maior riqueza ocorre em fitofisionomias abertas; as comunidades de rola-bostas são distintas entre os períodos de atividade e entre as fitofisionomias; e as guildas funcionais apresentam preferências por habitat e/ou período de atividade, de acordo com as suas características ecológicas. Portanto, verificamos que tanto o período de atividade como o tipo de habitat são importantes para caracterizar as comunidades de rola-bostas que exibem diferentes padrões de espécies dominantes e guildas funcionais ao longo do dia. Assim, propomos que para determinar a composição de espécies de comunidades de rola-bostas, deve-se levar em consideração não somente o tipo de habitat, mas também os diferentes períodos de atividade.

Palavras-chave: Competição, Horário de atividade, Guildas funcionais, Scarabaeidae, Fitofisionomias de Cerrado.

ABSTRACT

In dung beetles, spatial and temporal segregation is determined by the niche and evolutionary history of the species and is mediated by competition. Different functional dung beetle guilds use this segregation to reduce competitive pressure and optimize ephemeral resource usage. We sought to understand the spatial (open and closed areas) and temporal (diurnal, nocturnal, and twilight periods of activity) segregation of dung beetle communities in the Brazilian Cerrado. We collected dung beetles during the daytime, twilight, and nighttime in two phytophysiognomies, one representative of open areas and the other of closed areas in two protected areas of the Brazilian Cerrado. Used statistical models to understand how segregation explains richness, total abundance, and abundance of each guild. We collected a total of 2,253 individuals and 58 species; 44 from open areas and 22 from closed ones. Our hypotheses were confirmed, that is, in the Cerrado, the highest abundance occurs in closed phytophysiognomies and at night, and the greatest richness occurs in open phytophysiognomies. Dung beetle communities are distinct among activity periods and among phytophysiognomies, and their functional guilds exhibit preferences for habitat and/or activity periods, according to their ecological characteristics. Therefore, we found that both activity period and habitat type are important for characterizing dung beetle communities that exhibit different patterns of dominant species and functional guilds throughout the day. Thus, we propose that to determine the species composition of dung beetle communities, one should consider not only the habitat type but also the different periods of activity.

Keywords: Competition, Diel activity, Functional guilds, Scarabaeidae, Cerrado
Phytophysiognomies

SUMÁRIO

PREFÁCIO	5
AGRADECIMENTOS	6
RESUMO	8
ABSTRACT	9
INTRODUÇÃO	11
MATERIAL E MÉTODOS	16
1) ÁREA DE ESTUDO	16
2) COLETA DE DADOS	17
3) ANÁLISE DE DADOS	19
RESULTADOS	22
1) CARACTERIZAÇÃO, DIVERSIDADE E COMPOSIÇÃO DAS COMUNIDADES	22
2) FATORES QUE AFETAM A RIQUEZA, ABUNDÂNCIA DAS ESPÉCIES E GRUPOS FUNCIONAIS	28
DISCUSSÃO	30
CONSIDERAÇÕES FINAIS	36
REFERÊNCIAS	37

INTRODUÇÃO

A partição de nicho temporal e espacial são estratégias comuns para reduzir a competição entre espécies estreitamente relacionadas (Albrecht e Gotelli 2001; Anten e Hirose 2008;). Em comunidades em que os recursos são efêmeros ou escassos, pressões competitivas tornam os efeitos de dominância de espécies mais fortes, tendem a excluir ou limitar espécies mais raras e supostamente que apresentam menor capacidade competitiva (Atkinso e Shorrocks 1981). Estes processos estão relacionados à alta aptidão das espécies dominantes em utilizar ou colonizar o recurso (Hanski e Cambefort 1991). Assim, mudanças no uso do habitat e do recurso alimentar, juntamente com a especialização no uso de nichos permitem a coexistência de um maior número de espécies (Cardinale 2011).

Compreender os mecanismos de coexistência é particularmente interessante para os insetos, os quais segregam tanto espacialmente quanto temporalmente (Mann et al. 1980). Esta segregação está associada principalmente às condições microclimáticas impostas pelo ambiente (Ottesen 1990; Basset et al. 2001); disponibilidade de recursos (Zoller et al. 2020); e a diminuição de pressões competitivas (Krell-Westerwalbesloh et al. 2004; Feer e Pincebourde 2005; Amézquita e Favila 2011). Entre os insetos, aqueles que utilizam recursos efêmeros e de distribuição aleatória no ambiente (e.g. fezes e carcaças) podem servir como um excelente modelo para a compreensão de dinâmicas de distribuição espaço-temporal nos ecossistemas. Neste cenário estão os rola-bostas (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), que utilizam de estratégias comportamentais, juntamente com a segregação espacial e temporal para diminuir a competição interespecífica que é voraz na fonte de recurso (Heinrich e Bartholomew 1979; Hanski e Cambefort 1991; Davis 1999).

Devido às diferentes estratégias de manipulação e alocação de recursos, os rola-bostas são divididos em quatro guildas funcionais, sendo os paracoprídeos aqueles que enterram o

recurso próximo à fonte; os telecoprídeos, aqueles que rolam o recurso para longe da fonte; os endocoprídeos, aqueles que se estabelecem diretamente na fonte de recurso; e os cleptoparasitas, aqueles que utilizam recursos já alocados por outros besouros (Bornemissza 1969; Hanski e Cambefort 1991). Rola-bostas de diferentes guildas funcionais coexistem em um mesmo habitat baseado em uma hierarquia competitiva associada a velocidade de alocação do recurso alimentar, onde os telecoprídeos e paracoprídeos são competidores superiores aos endocoprídeos (Doubt 1990). O processo de alocação de recursos dos telecoprídeos e paracoprídeos tem alto custo energético (Bartholomew e Heinrich 1978; Nervo et al. 2021). Já os endocoprídeos com nidificação de baixo custo energético, por não alocarem o recurso, são sensíveis à competição de outros animais, sendo considerados competidores inferiores (Alarcón et al. 2009). Assim, dependendo das características das espécies, fatores ambientais podem influenciar a competição entre as guildas funcionais, tanto otimizando, quanto dificultando a alocação de recursos (Krell et al. 2003).

Fatores microclimáticos, como temperatura e umidade, têm um forte impacto na distribuição dos rola-bostas, podendo afetar sua distribuição espacial e temporal (Schowalter 2016). Diferentes habitats podem constituir microclimas distintos (Geiger e Bouyoucos 1951), influenciando a distribuição de rola-bostas (Nichols et al. 2007; Gardner et al. 2008; Almeida e Louzada 2009; Neves et al. 2010). Devido à cobertura vegetal, ambientes fechados reduzem substancialmente a radiação solar no solo, preservando mais a umidade e diminuindo a temperatura ambiente quando comparados a ambientes abertos (Oliver e Morecroft 2014). Devido à influência dos fatores ambientais e da competição por recurso, os rola-bostas de diferentes guildas de alocação de recurso (daqui em diante, chamado de ‘guildas funcionais’) utilizam habitats ou condições ambientais que diminuam os altos custos energéticos associados à alocação do recurso ou que melhor respondam as suas limitações de nicho (Krell-Westerwalbesloh et al. 2004). Em telecoprídeos, a formação de esferas e o rolamento do

recurso é energeticamente oneroso, sendo vantajoso para o macho o aquecimento do corpo antes do rolamento (Heinrich e Bartholomew 1979). Já para os paracoprídeos, a atividade muscular da escavação e o volume corporal induzem o superaquecimento, limitando a atividade e o tamanho das espécies (Nervo et al. 2021), sendo que as espécies grandes normalmente estão limitadas a horários de atividade crepusculares ou noturnos (Medina e Lopez 2014). Dessa forma, existe maior dominância de telecoprídeos em ambientes abertos durante o dia e paracoprídeos durante a noite em habitats fechados (Krell et al. 2003).

Os fatores ambientais como temperatura e umidade variam drasticamente ao longo do dia em um mesmo habitat, principalmente em regiões tropicais, porém de maneiras diferentes, devido às características físicas do ambiente (Suggitt et al. 2011). Em rola-bostas, a atividade de forrageamento é mediada por variáveis ambientais, principalmente por temperatura ambiente, incidência luminosa e umidade relativa do ar (Walter 1985). Estes fatores abióticos restringem e selecionam espécies de acordo com seu nicho e tolerância, caracterizando comunidades distintas ao longo do dia (Medina e Lopez 2014). A partir do princípio da exclusão competitiva, é possível que mudanças no horário de atividade através do particionamento de nicho tenham ocorrido diversas vezes durante a história evolutiva dos Scarabaeidae (Hanski e Cambefort 1991; Scholtz et al. 2009). Estudos pioneiros para a região paleotropical mostram que há uma predominância de espécies noturnas em formações abertas e de espécies diurnas em formações florestais (Walter 1985; Davis 1999). Diferentemente, para a região neotropical, em ambientes fechados há maior abundância e predominância de espécies noturnas e crepusculares, enquanto que em ambientes abertos, de espécies diurnas (Halffter e Mathews 1966).

Os rola-bostas têm maior ocorrência na região paleotropical e neotropical (Davis 2002), onde se concentram as maiores biodiversidades e consequentemente a maioria dos estudos ecológicos (Doubt 1990; Hanski e Cambefort 1991). Contudo, são necessários mais estudos

referentes aos aspectos ecológicos de comunidades nestas regiões, especialmente na neotropical, a fim de compreender sua composição e conservação, dado o crescente impacto em sua entomofauna decorrente da intensa perda de habitat (Fenoglio et al. 2020). Na região tropical Americana, o Cerrado consiste em um ecossistema do tipo savana classificado como um *hotspot* de biodiversidade (Klink e Machado 2005). O Cerrado tem sofrido com a fragmentação de áreas nativas devido às atividades agropecuárias (Bastos Lima e Persson 2020) e à crise sociopolítica que se intensifica sobre suas medidas de conservação (Dutra-Silva 2020). Portanto, este trabalho visa demonstrar como os processos de competição interferem na composição das comunidades de rola-bostas no Cerrado e contribuir com informações da história natural para o manejo das espécies e contribuir para o conhecimento dos padrões de biodiversidade em ecossistemas conservados e suas dinâmicas espaço-temporais.

Dessa forma, com base em pressões competitivas e em fatores ambientais, este estudo teve como objetivo entender como ocorre a segregação espacial (áreas abertas e fechadas) e temporal diária (i.e., períodos de atividade) das comunidades de besouros rola-bostas. Foram escolhidas duas fitofisionomias de Cerrado, com variação nos níveis de densidade arbórea (cerrado *sensu stricto* e mata de galeria) e diferentes períodos de atividade dos rola-bostas (diurnos, crepusculares e noturnos) para análise da riqueza, abundância e guildas funcionais. Foram testadas as seguintes hipóteses: A) Como observado nos padrões para a região neotropical, esperamos que no Cerrado, a maior abundância ocorra em fitofisionomias fechadas e no período noturno e, a maior riqueza em fitofisionomias abertas. B) Devido à competição interespecífica e às limitações de nicho das espécies, as comunidades de rola-bostas são distintas entre os períodos de atividade e as fitofisionomias. C) Devido às diferentes estratégias de alocação de recurso, as guildas funcionais apresentarão preferências por habitat e período de atividade, sendo que os telecoprídeos apresentarão preferência por fitofisionomias abertas,

sobretudo em períodos diurnos, e paracoprídeos e endocoprídeos em fitofisionomias fechadas, em horários noturnos e crepusculares.

MATERIAL E MÉTODOS

1) Área de estudo

O Cerrado brasileiro apresenta alta heterogeneidade e forte variação sazonal, com duas estações climáticas bem definidas, um período seco (abril a setembro) e outro chuvoso (outubro a março) (Silva et al. 2008). É caracterizado por seu mosaico de vegetação, abrangendo formações florestais, savânicas e campestres influenciadas pelo tipo de solo, altitude e declividade (Eiten 1972), contendo uma distribuição também heterogênea e diversa de rola-bostas associados a suas fitofisionomias (Silva et al. 2020). Entre as principais fitofisionomias do Cerrado, o cerrado *sensu stricto* é uma formação savânica que corresponde aproximadamente a 70% do bioma (Felfili e Silva Júnior 2005). Esta fitofisionomia é dominada por gramíneas, que, juntamente com arbustos e árvores lenhosas, cobrem de 10 a 60% do solo. Além do cerrado *sensu stricto*, a mata de galeria é uma formação florestal representativa no bioma (que corresponde a aproximadamente 5% da cobertura do Cerrado), ocorrendo ao longo dos cursos d'água, com a altura do dossel variando entre 20 e 30 metros e cobertura arbórea de 70 a 95% (Ribeiro e Walter 1998). A sazonalidade climática no Cerrado influencia a vegetação (Becerra et al. 2009) e reflete em sazonalidade na diversidade de insetos (Silva et al. 2011; Oliveira et al. 2021).

Este estudo foi realizado em duas unidades de proteção integral, Parque Nacional de Brasília (PNB) com 42.000 ha e Fazenda Água Limpa (FAL-UnB) com 4.500 ha, localizadas em Brasília, Distrito Federal (DF), Brasil (Fig. 1). Estas áreas possuem vegetação característica e representativa do Cerrado, além de diversidade considerável de mamíferos (e.g., *Puma concolor*, *Tapirus terrestres*, *Sapajus xanthosternos*) (ICMBio 2016) e rola-bostas (Cunha e Frizzas 2020).

2) Coleta de dados

As coletas ocorreram em duas unidades de conservação representativas do bioma Cerrado durante o período de novembro/2020 a janeiro/2021, meses característicos da estação chuvosa no Cerrado e considerado também o melhor período para a coleta do grupo (Siqueira Neves et al. 2010; Frizzas et al. 2020). No total foram realizadas 13 coletas alternadas entre as duas áreas com intervalos de aproximadamente três dias entre elas. Em cada unidade de conservação foram selecionadas uma área de mata de galeria e uma de cerrado *sensu stricto*, representando formações florestais e savânicas, respectivamente (Fig. 1). Estas fitofisionomias foram escolhidas com o intuito de amostrar áreas representativas do bioma com variação nos níveis de densidade arbórea, ou seja, áreas com vegetação mais fechada (mata de galeria) e áreas com vegetação mais aberta (cerrado *sensu stricto*). Para a coleta dos besouros foram utilizadas armadilhas do tipo *pitfall* feitas com um recipiente plástico de 780 ml com 11 cm de diâmetro e 11 cm de profundidade, enterrados no nível do solo e contendo em seu interior solução com água, sal e detergente como fluido de preservação (Larsen e Forsyth 2005). Cada armadilha foi iscada com 30 g de fezes humana acondicionadas em um recipiente menor pendurado sobre o *pitfall*, protegido da chuva e dessecação por um disco impermeável (Fig. 1). Para cada fitofisionomia de cada unidade de conservação, foram instalados 12 *pitfalls* espaçados 100 m entre si (Silva e Hernández 2015) (Fig. 1). As armadilhas foram instaladas pela manhã entre 8:00 e 8:30 horas e monitoradas duas vezes ao longo do dia (uma coleta no intervalo de 17:00 – 17:30 h e outra de 18:30 – 19:00 h) e uma terceira coleta pela manhã do dia seguinte (8:00 – 8:30 h), totalizando 24 h de coleta. As armadilhas foram esvaziadas ao final de cada período de atividade seguindo as definições de Tocco et al. (2019), sendo: i) período diurno entre o nascer e o pôr do sol, ou seja, quando o centro geométrico do disco solar é $\geq 0^\circ$ acima do horizonte; ii) período noturno quando o centro geométrico do disco solar estiver

mais de 18° abaixo do horizonte; e iii) período crepuscular quando o centro geométrico do disco solar estiver entre 0° e 18° abaixo do horizonte. Por meio de um termo-higrômetro digital e um luxímetro, foram obtidos dados de temperatura, umidade relativa do ar e incidência luminosa nas áreas de coleta em dias aleatórios.

Os espécimes coletados foram identificados até o menor nível taxonômico possível usando chaves dicotômicas (Vaz-de-Mello et al. 2011; Tissiani et al. 2017), comparação com material depositado na Coleção Entomológica do Departamento de Zoologia (DZUB) e auxílio de especialista do grupo (Dr. Fernando Zagury Vaz-de-Mello, Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, Brasil). Os besouros foram armazenados em mantas e vouchers depositados na Coleção DZUB. Os dados obtidos foram a riqueza e abundância dos rola-bostas para cada fitofisionomia e período de atividade. Cada espécie de rola-bosta foi classificada em guildas funcionais (paracoprídeos, telecoprídeos ou endocoprídeos) baseado em dados obtidos na literatura. Devido à falta de informações sobre as espécies cleptoparasíticas neotropicais, incluímos esta guilda junto aos endocoprídeos (Alarcón et al. 2009). Com base no número de indivíduos coletado em cada período de atividade, as espécies foram classificadas em diurnas, crepusculares e noturnas (Hernández 2002). A fim de identificar a influência do período de atividade no tamanho dos paracoprídeos de áreas abertas, foi calculado o tamanho de 10 indivíduos aleatórios como a média de duas medidas na largura máxima do pronoto utilizando um paquímetro digital para as medições.

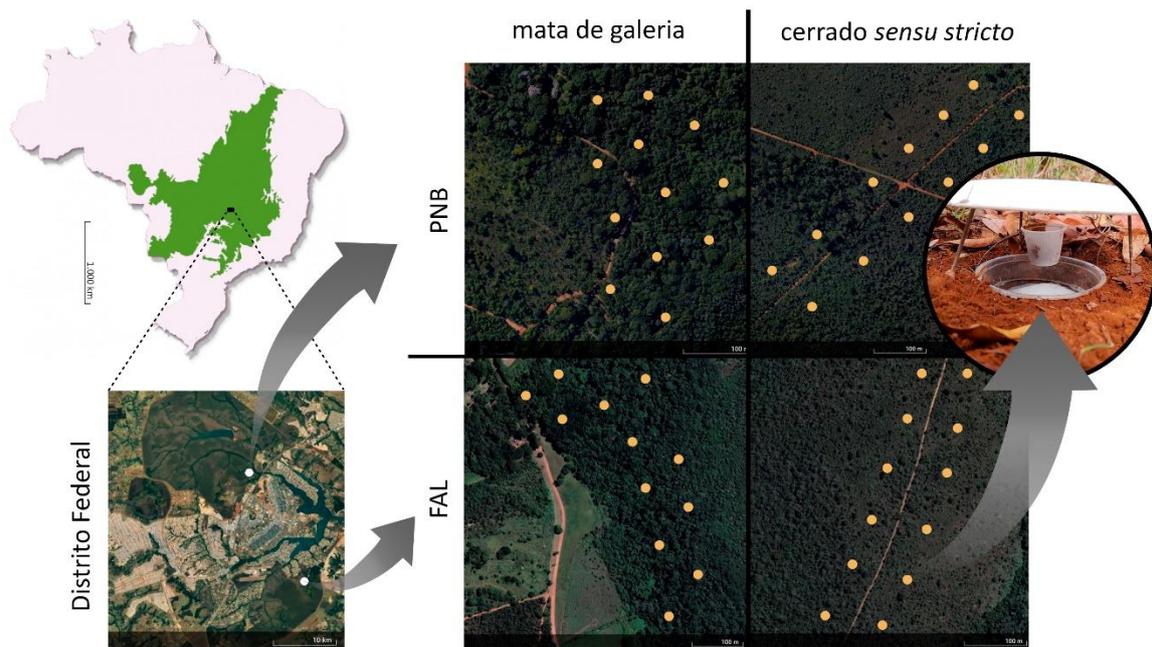


Fig. 1 Visão geral das áreas de coleta dos rola-bostas com *pitfalls* iscadas com fezes humana em duas fitofisionomias (*cerrado sensu stricto* e *mata de galeria*) e em duas unidades de conservação do Distrito Federal, DF, Brasil (Fazenda Água Limpa - FAL e Parque Nacional de Brasília - PNB). Cada ponto laranja representa uma armadilha (12 *pitfalls* em cada fitofisionomia).

3) Análise de dados

Para estimar a riqueza de espécies coletadas nas duas fitofisionomias foi ajustada uma curva de rarefação por indivíduos, utilizando o estimador Chao-1 (Chao et al. 2014). Para comparar a estrutura das comunidades nas diferentes fitofisionomias ao longo dos períodos de atividade (diurno, crepuscular e noturno), foram ajustadas curvas de distribuição de abundância das espécies. Os dados foram transformados em log para equilibrar as diferenças na abundância das espécies (Magurran e Henderson 2003). Para avaliar diferenças na temperatura ambiente, incidência luminosa e umidade entre as fitofisionomias, utilizou-se uma ANOVA. Os índices

de dominância de Berger-Parker e o índice de equitabilidade de Pielou (J) foram utilizados para caracterização da estrutura das comunidades. Para verificar possíveis diferenças na estrutura das comunidades nas fitofisionomias e nos diferentes períodos de atividade, os dados foram submetidos a uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA), seguida de uma Análise de Variância Permutacional (PERMANOVA) para verificar as diferenças entre os grupos. Em ambas as análises foi utilizado o índice de Bray-Curtis considerando a abundância das espécies nas amostras. Para avaliar as principais espécies que contribuem para as diferenças na composição das comunidades entre as fitofisionomias em cada período de atividade, utilizamos uma análise de similaridade (SIMPER) também com o índice de Bray-Curtis (Beals 1984). Os dados de abundância das espécies por período foram transformados, retirando a raiz quadrada, evitando a discrepância entre espécies abundantes e raras (He e Gaston 2000). O índice indicador de espécies (IndVal) (Dufrene e Legendre 1997) foi utilizado para determinar possíveis espécies indicadoras de cada período de atividade em cada fitofisionomia, através do pacote Labdsv (Roberts 2016).

Para analisar como o período de atividade e o tipo de habitat afetam a riqueza de espécies, a abundância dos indivíduos e a abundância de cada guilda funcional, foram ajustados modelos lineares mistos generalizados (GLMMs), utilizando o método de máxima verossimilhança (Crawley 2005; Zuur et al. 2009). Nessas análises, o período de atividade (diurno, crepuscular e noturno), os tipos de habitat (cerrado *sensu stricto* e mata de galeria) e as interações entre esses fatores foram utilizados como variáveis independentes e a riqueza e abundância das espécies e a abundância de cada guilda funcional como variáveis dependentes. O local e a data de coleta foram incluídos no modelo como variáveis aleatórias. A significância dos modelos foi acessada com uma Análise de Deviance (ANODEV) utilizando o teste-F. As diferenças entre os níveis das variáveis foram acessadas por análises de contraste de modelos. A adequação dos modelos foi analisada pela inspeção dos resíduos do modelo ajustado. Para

avaliar a diferença de tamanho dos paracoprídeos de áreas abertas entre diferentes períodos de atividade, foi ajustado um novo GLMM, porém utilizando o tamanho médio das espécies ocorrentes em cada unidade amostral como variável dependente e o período de atividade na fitofisionomia cerrado *sensu stricto* como variáveis independentes. Todas as análises foram realizadas no *software* R 3.3.2 (R Core Team 2019).

RESULTADOS

1) Caracterização, diversidade e composição das comunidades

No total foram coletados 2.253 indivíduos, 26 gêneros e 58 espécies de Scarabaeinae (Tabela 1). A mata de galeria apresentou maior abundância de rola-bostas ($N = 102,9 \pm 21,4$ indivíduos) comparado ao cerrado *sensu stricto* ($N = 70,3 \pm 10,7$) enquanto o cerrado *sensu stricto* apresentou maior riqueza ($S = 44$ espécies) que a mata de galeria ($S = 22$). As curvas de acumulação de espécies atingiram a assíntota indicando que o esforço amostral foi suficiente para as fitofisionomias amostradas (Fig. 2).

Tabela 1. Número de indivíduos por espécie de rola-bostas coletados com *pitfall* iscados com fezes humana em três períodos de atividade (diurno, crepuscular e noturno) e em duas fitofisionomias de Cerrado (cerrado *sensu stricto* e mata de galeria) em duas unidades de conservação em Brasília, Distrito Federal, Brasil no período de novembro/2020 a janeiro/2021 e suas respectivas guildas funcionais (E = Endocoprídeo; P = Paracoprídeo; T = Telecoprídeo).

Espécie	Guilda funcional	cerrado <i>sensu stricto</i>				mata de galeria			
		dia	crepúsculo	noite	total	dia	crepúsculo	noite	total
<i>Ataenius</i> sp.1	E	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Ateuchus</i> aff. <i>vividus</i>	P	-	-	1	1	-	-	1	1
<i>Ateuchus volxemi</i> (Preudhomme de Borre, 1886)	P	-	-	-	-	-	1	2	3
<i>Besourenge amarillai</i> (Aguilar-Julio, 2001)	E	-	-	1	1	-	-	-	-
<i>Canthidium</i> aff. <i>barbacenicum</i>	P	5	1	1	7	-	-	-	-
<i>Canthidium kelleri</i> (Martínez et al., 1964)	P	-	-	1	1	-	-	-	-
<i>Canthidium</i> sp.1	P	2	-	-	2	-	-	-	-
<i>Canthidium</i> sp.2	P	-	-	12	12	-	-	-	-
<i>Canthidium</i> sp.3	P	-	-	-	-	-	3	1	4
<i>Canthidium</i> sp.4	P	2	-	-	2	-	-	-	-
<i>Canthidium decoratum</i> (Perty, 1830)	P	3	-	-	3	-	-	-	-
<i>Canthidium viride</i> (Lucas, 1859)	P	1	-	-	1	-	-	-	-
<i>Canthon</i> aff. <i>piluliformis</i>	T	2	-	-	2	-	-	-	-

<i>Canthon conformis</i> (Harold, 1868)	T	2	-	-	2	-	-	-	-
<i>Canthon histrio</i> (Lepel & Serv. 1828)	T	56	-	-	56	-	-	-	-
<i>Canthon lituratus</i> (Germar, 1813)	T	2	-	-	2	-	-	-	-
<i>Canthon</i> sp.1	T	1	-	-	1	-	-	-	-
<i>Canthon</i> sp.2	T	-	-	1	1	-	-	-	-
<i>Canthon virens</i> (Mannerheim, 1829)	T	1	-	-	1	-	-	-	-
<i>Canthonella</i> sp.	T	-	-	27	27	-	-	-	-
<i>Chalcocopris inexpectatus</i> Rossini & Vaz-de-Mello, 2015.	P	-	-	1	1	-	-	-	-
<i>Coilodes</i> sp.1	-	-	-	-	-	27	-	2	29
<i>Coprophanaeus cyanescens</i> (d'Olsoufieff, 1924)	P	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Coprophanaeus dardanus</i> (MacLeay, 1819)	P	-	-	-	-	-	19	8	27
<i>Coprophanaeus ensifer</i> (Germar, 1824)	P	-	7	-	7	-	-	-	-
<i>Coprophanaeus spitzii</i> (Pessôa, 1934)	P	-	17	1	18	-	-	-	-
<i>Deltochilum bezdeki</i> González-Alvarado & Vaz-de-Mello, 2014	T	-	-	2	2	-	-	-	-
<i>Deltochilum</i> sp.1	T	9	-	38	47	-	-	-	-
<i>Deltochilum</i> sp.2	T	-	-	3	3	-	-	7	7
<i>Deltochilum</i> sp.3	T	-	-	-	-	-	-	17	17
<i>Deltochilum</i> sp.4	T	1	-	-	1	-	-	-	-
<i>Diabroctis mirabilis</i> (Harold, 1877)	P	10	-	-	10	-	-	-	-
<i>Dichotomius</i> aff. <i>bicuspis</i>	P	2	-	2	4	2	1	5	8
<i>Dichotomius angeloi</i> Nunes, Carvalho & Vaz-de-Mello, 2016	P	-	-	-	-	10	11	105	126
<i>Dichotomius carbonarius</i> (Mannerheim, 1829)	P	-	3	13	16	10	16	564	590
<i>Dichotomius lycas</i> (Felsche, 1901)	P	-	-	2	2	-	-	-	-
<i>Dichotomius nisus</i> (Olivier, 1789)	P	-	-	1	1	-	-	1	1
<i>Dichotomius reichei</i> (Germar, 1824)	P	1	2	6	9	8	4	27	39
<i>Dichotomius zikani</i> (Luederwaldt, 1922)	P	-	-	-	-	2	-	53	55
<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst, 1789)	E	2	26	3	31	5	228	16	249
<i>Eurysternus nigrovirens</i> Génier, 2009	E	53	-	-	53	1	-	-	1
<i>Genieridium cryptops</i> (Arrow, 1913)	E	-	-	3	3	-	-	-	-
<i>Gonaphodioides</i> sp.	E	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Labarrus pseudolividus</i> (Balthasar, 1941)	E	-	-	1	1	-	-	-	-
<i>Ontherus ulcopygus</i> Génier, 1996	P	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Onthophagus</i> aff. <i>buculus</i>	P	14	-	-	14	-	-	-	-
<i>Onthophagus hircus</i> Billberg 1815.	P	1	-	-	1	-	-	-	-
<i>Onthophagus ptox</i> Erichson, 1847	P	1	-	-	1	-	-	-	-
<i>Onthophagus</i> sp.	P	-	-	-	-	34	74	8	116
<i>Oxysternon palemo</i> Castelnau, 1840	P	491	-	-	491	-	-	-	-

<i>Phanaeus splendidulus</i> (Fabricius, 1781)	P	-	-	-	-	59	-	-	59
<i>Sulcophanaeus faunus</i> (Fabricius, 1775)	P	-	-	2	2	-	-	1	1
<i>Trichillum adjunctum</i> Martínez, 1969.	E	-	2	28	30	-	-	-	-
<i>Trichillum externepunctatum</i> Borre, 1880	E	-	-	1	1	-	-	-	-
<i>Uroxys</i> aff. <i>corporaali</i>	P	-	-	7	7	-	-	-	-
<i>Uroxys</i> aff. <i>thoracalis</i>	P	4	1	25	30	-	-	-	-
<i>Uroxys</i> sp.	P	-	-	7	7	-	-	-	-
Total	-	666	59	190	915	158	360	820	1338

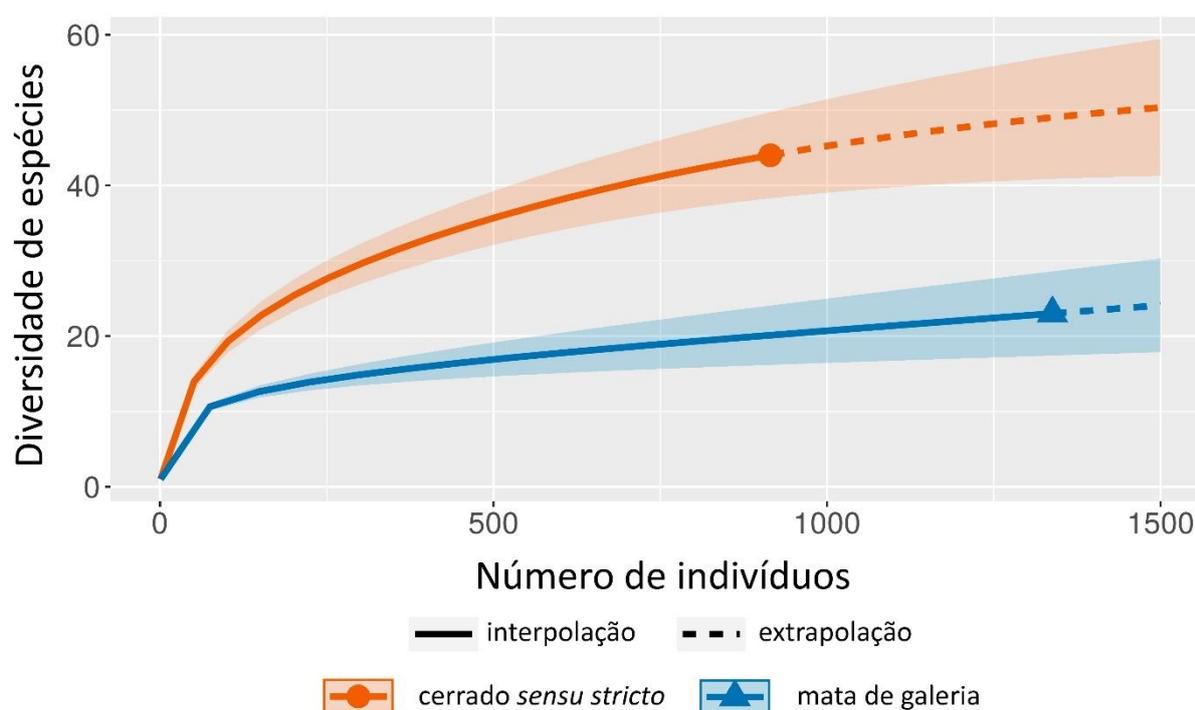


Fig. 2 Curva de rarefação com intervalo de 95% de confiança em duas fitofisionomias de Cerrado (cerrado *sensu stricto* e mata de galeria).

O período de atividade noturno apresentou a maior abundância e riqueza de rola-bostas ($N = 77,5 \pm 19,5$ e $S = 35$), seguido pelo período diurno ($N = 63,4 \pm 8$ e 30 espécies) e crepuscular ($N = 32,2 \pm 7,1$ e 17 espécies) (Tabela 1). Na fitofisionomia mata de galeria a maior abundância ocorreu no período noturno ($N = 63 \pm 19,3$), seguido do crepúsculo ($N = 27,6 \pm 7,5$) e diurno ($N = 12,1 \pm 1,9$). Já no cerrado *sensu stricto* a maior abundância ocorreu no período diurno ($N = 51,3 \pm 7,6$), seguido do noturno ($N = 14,4 \pm 4,8$) e crepúsculo ($N = 4,5 \pm$

1,6). As variáveis ambientais diferiram entre as fitofisionomias durante o dia, tendo a mata de galeria maior umidade relativa do ar ($F = 12,47$; $df = 15$; $p = 0,005$) e as menores temperaturas ($F = 7,65$; $df = 15$; $p = 0,010$), enquanto o cerrado apresentou maior incidência luminosa ($F = 14,68$; $df = 15$; $p = 0,001$).

Foram encontradas seis comunidades distintas, uma para cada período de atividade por fitofisionomia ($F = 10,76$; $p = 0,0001$) (Fig. 3). Segundo Bray-Curtis, a dissimilaridade média geral entre as comunidades foi de 93,27%. Quanto as características das comunidades, o período diurno no cerrado *sensu stricto* e os períodos noturno e crepuscular na mata de galeria apresentaram baixos índices de equitabilidade (cerrado dia $J' = 0,3$; mata crepúsculo $J' = 0,4$ e mata noite $J' = 0,4$), reforçando a alta dominância de algumas espécies. Os demais períodos de ambas as fitofisionomias apresentaram equitabilidades próximas a 0,7 (Fig. 4). As espécies mais abundantes foram *Dichotomius carbonarius* ($N = 606$), *Oxysternom palemo* ($N = 491$) e *Eurysternus caribaeus* ($N = 280$), que juntas representaram 61,1% do total coletado e explicam 35,7% da dissimilaridade entre as diferentes comunidades encontradas por alta amostragem, especificidade ao período e habitat, ou por ocorrência nos diferentes períodos e habitats com diferentes abundâncias, respectivamente.

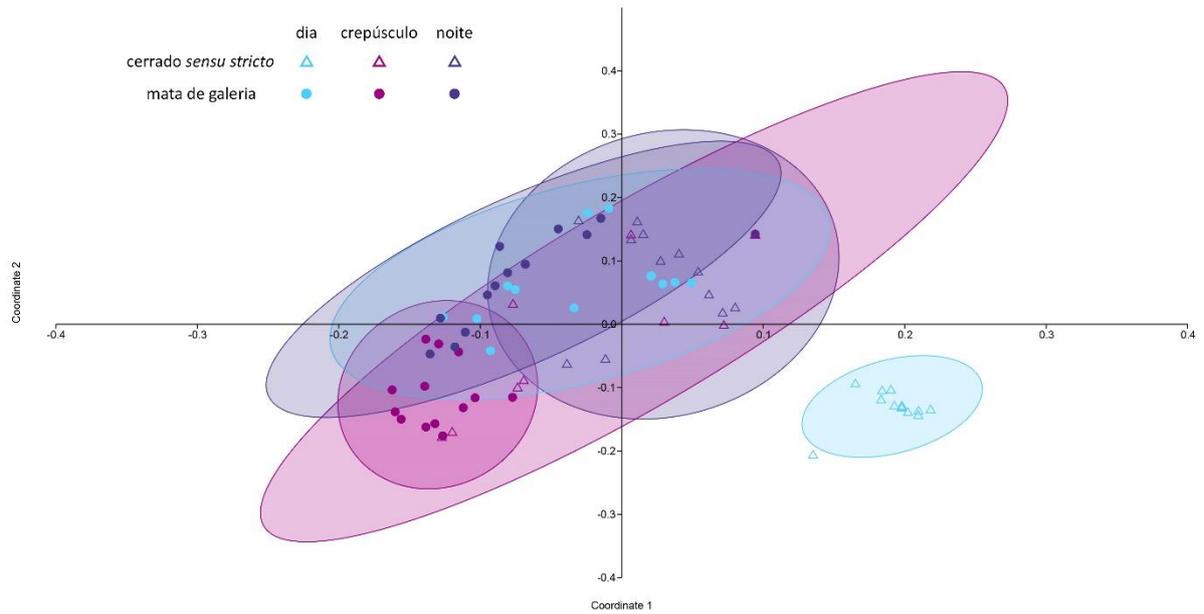


Fig. 3 Análise de Coordenadas Principais (PCoA) das comunidades de rola-bostas em três períodos de atividade (diurno, crepuscular e noturno) e em duas fitofisionomias de Cerrado (mata de galeria e cerrado *sensu stricto*), estimada pelo índice de Bray-Curtis, com o intervalo de 95% de confiança. (△) cerrado *sensu stricto*; (●) mata de galeria; azul claro: dia; roxo: crepúsculo; azul escuro: noite.

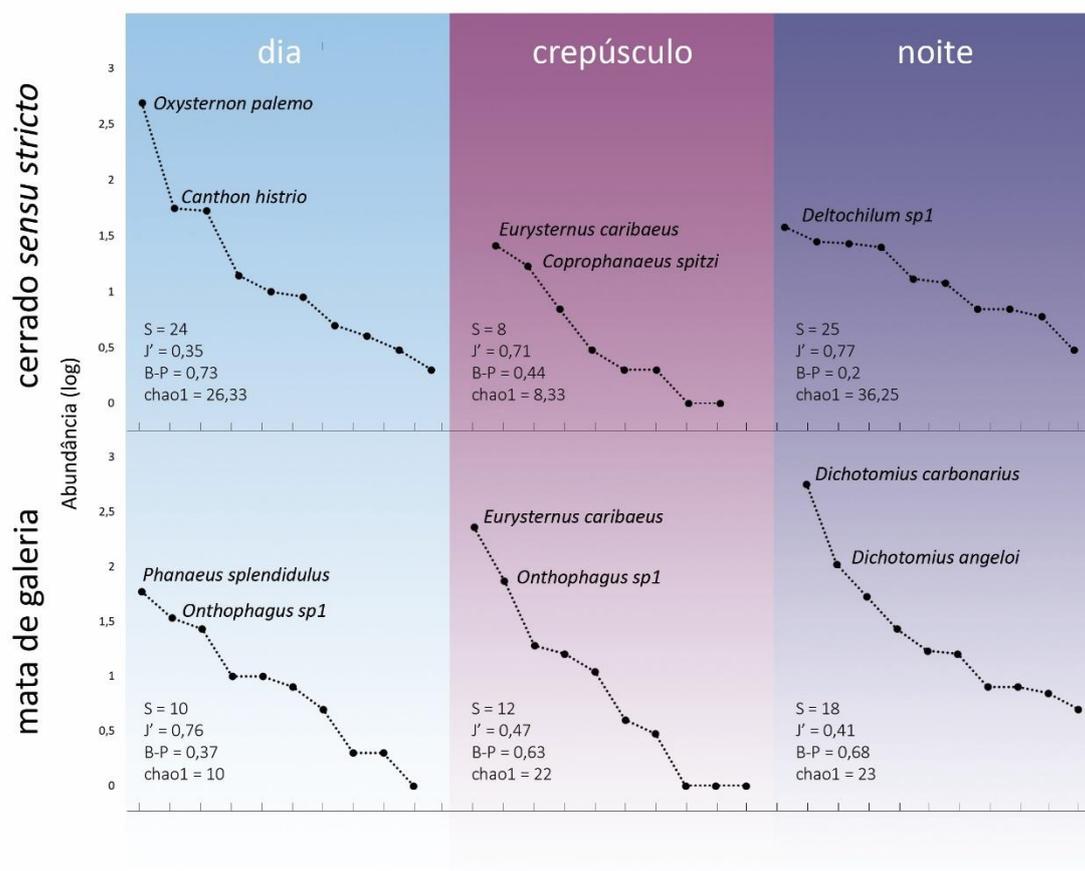


Fig. 4 Ranque de abundância das espécies de rola-bostas em três períodos de atividade (diurno, crepuscular e noturno) e em duas fitofisionomias de Cerrado (cerrado *sensu stricto* e mata de galeria). S = riqueza; J' = índice de equitabilidade; B-P = índice de dominância de Berger-Parker; chao1 = estimador de riqueza.

Através do IndVal, em cada período de atividade de cada fitofisionomia, uma espécie se destacou como indicadora da comunidade. Para o cerrado *sensu stricto* destacaram-se as espécies *O. palemo* (paracoprídeo e indicadora do período diurno), *Coproghanaeus ensifer* (paracoprídeo e crepuscular) e *Deltochilum sp.1* (telecoprídeo e noturno). Já para a mata de galeria destacaram-se *Phanaeus splendidulus* (paracoprídeo e indicadora do período diurno), *E. caribaeus* (endocoprídeo e crepuscular) e *D. carbonarius* (paracoprídeo e noturno) (Fig. 5). O gênero *Canthon* apresentou exclusividade para o cerrado *sensu stricto*, predominantemente

durante o dia e as espécies *P. splendidulus* e *Coprophanaeus dardanus* foram amostradas apenas na mata de galeria. Este é o primeiro registro de *Ateuchus volxemi* para o bioma Cerrado.

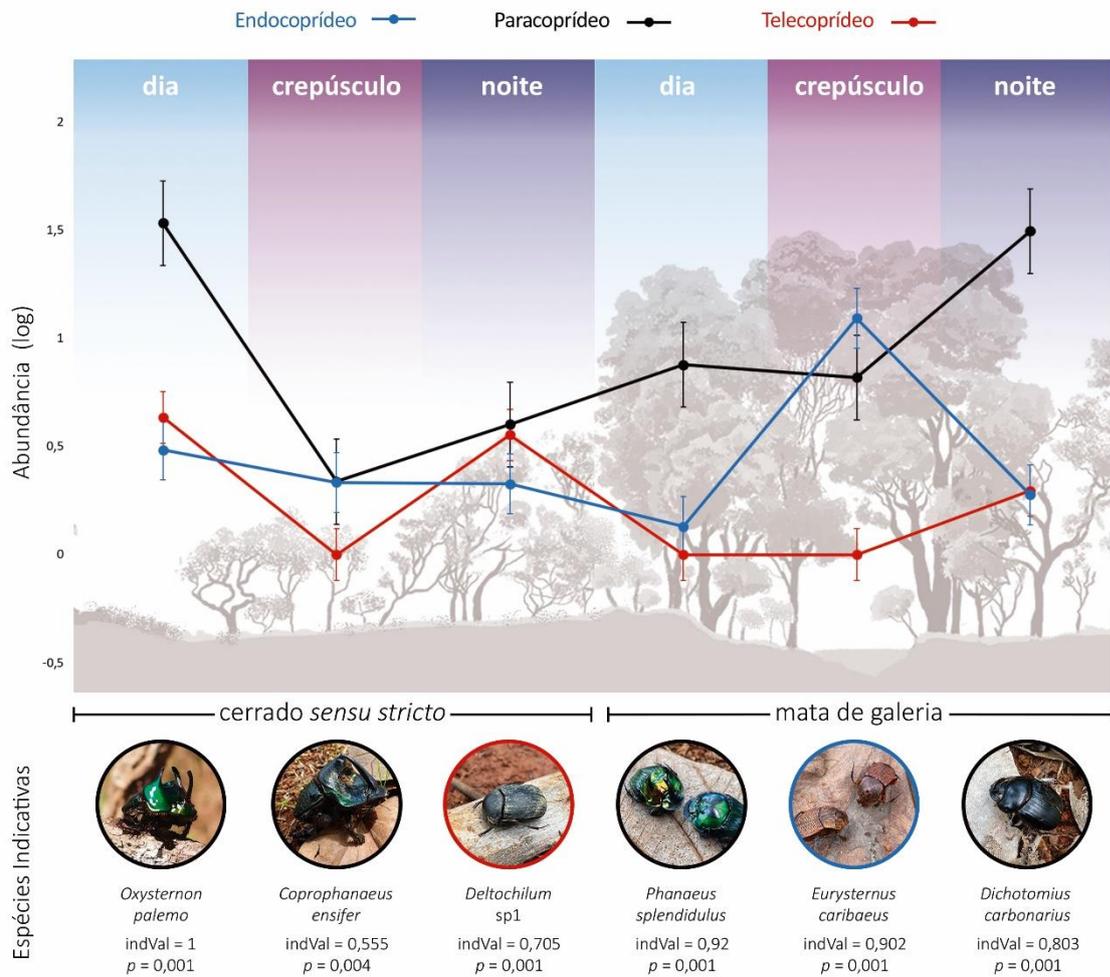


Fig. 5 Abundância em log das três guildas funcionais de rola-bostas (endocoprídeos, paracoprídeos e telecoprídeos), durante três períodos de atividade (diurno, crepuscular e noturno), em duas fitofisionomias de Cerrado (mata de galeria e cerrado *sensu stricto*). Espécies indicadoras de cada período de atividade por fitofisionomia obtidas pelo IndVal.

2) Fatores que afetam a riqueza, abundância das espécies e grupos funcionais

Tanto a fitofisionomia ($F = 7,22$; $df = 1$; $p = 0,009$) quanto o período de atividade ($F = 7,9$; $df = 2$; $p = 0,0009$), bem como a interação destes fatores ($F = 20,04$; $df = 2$; $p < 0,0001$)

foram importantes para explicar os padrões de abundância de rola-bostas encontrados no Cerrado. As comunidades na mata de galeria tendem a aumentar a abundância durante o período crepuscular e noturno, e diminuir durante o dia. Diferentemente, para o cerrado *sensu stricto*, a abundância de rola-bostas aumenta no período diurno e diminui no crepúsculo e a noite. O período de atividade ($F = 8,92$; $df = 2$; $p = 0,0004$) e a sua interação com a fitofisionomia explicaram a riqueza de espécies de rola-bostas ($F = 8,08$; $df = 2$; $p = 0,0008$), assim, na mata de galeria, a riqueza de rola-bostas tende a aumentar no período noturno e diminuir no período diurno. Já no cerrado a riqueza aumenta no período diurno e diminui no noturno.

Para a abundância de endocoprídeos foi afetada pelo período de atividade ($F = 10,68$; $df = 2$; $p < 0,001$) e pela sua interação com a fitofisionomia ($F = 15,85$; $df = 2$; $p < 0,001$). Se observou uma maior abundância de espécies endocoprídeas no crepúsculo, sobretudo na mata de galeria. Já para os telecoprídeos, a fitofisionomia ($F = 17,35$; $df = 1$; $p = 0,0001$), o período de atividade ($F = 12,7$; $df = 2$; $p < 0,0001$), e a interação entre estes fatores ($F = 6,66$; $df = 2$; $p = 0,002$) explicaram a sua abundância. Enquanto no cerrado as ocorrências de telecoprídeos ficaram concentradas nos períodos diurno e noturno, na mata de galeria ocorreram apenas no período noturno. Para os paracoprídeos, tanto o período de atividade ($F = 12,99$; $df = 2$; $p < 0,001$), quanto a fitofisionomia ($F = 5,26$; $df = 1$; $p = 0,020$) e a sua interação com o período de atividade ($F = 19,6$; $df = 2$; $p < 0,001$) explicaram a sua abundância, sendo que ocorreram abundantemente tanto no cerrado *sensu stricto* de dia, quanto na mata de galeria de noite (Fig. 5). Dentre os paracoprídeos, espécies crepusculares apresentaram tamanhos médios maiores que espécies diurnas e noturnas ($F = 5,86$; $df = 2$; $p = 0,0042$).

DISCUSSÃO

Os resultados indicaram que no Cerrado as maiores abundâncias de rola-bostas ocorrem na mata de galeria (áreas mais fechadas) durante os períodos noturno e crepuscular e o maior número de espécies ocorre no cerrado *sensu stricto* (áreas mais abertas). Devido a segregação espacial e temporal existem comunidades distintas de rola-bostas com espécies e guildas que dominam os habitats ao longo do dia de acordo com seus *trents* competitivos.

Sob perspectiva do habitat, fatores locais como a heterogeneidade ambiental contribuem fortemente na formação das assembleias de rola-bostas no Cerrado (Cunha e Frizzas 2020). Neste aspecto, a cobertura vegetal atua como filtro ambiental, limitando as atividades ou proporcionando condições microclimáticas para a presença ou ausência de determinadas espécies (Costa et al. 2013), a depender das suas limitações de nicho e história evolutiva (Davis 1999). No nosso estudo, enquanto a mata de galeria apresenta maior abundância que no cerrado *sensu stricto*, com predominância de espécies noturnas e crepusculares, o cerrado *sensu stricto* apresenta maior riqueza, com a predominância de espécies diurnas, sendo um padrão encontrado para o neotrópico (Halfpter e Mathews 1966), que é encontrado também nos biomas Amazônia (Escobar e Chacón de Ulloa 2000), Mata Atlântica (Iannuzzi et al. 2016) e Caatinga (Medina e Lopez 2014). No neotrópico, os besouros paracoprídeos são os mais abundantes e diversos, apresentam preferências por habitats fechados e muitas espécies são crepusculares e noturnas (Halfpter e Ezcurra 1992; Louzada e Lopes 1997; Scheffler 2005; Hernández e Vaz-de-Mello 2009).

O padrão encontrado neste trabalho também pode estar associado à disponibilidade de recurso fresco e as características do habitat. Enquanto em savanas paleotropicalis a maioria do recurso é encontrado em áreas abertas durante o dia, devido à abundância de volumosas massas fecais de grandes herbívoros diurnos, para a região neotropical, com exceção dos primatas, a

maioria dos mamíferos provedores de recursos para os rola-bostas forrageiam majoritariamente no período noturno (Srbek-Araujo e Chiarello 2005; Cáceres 2011; Campos et al. 2013). Matas de galeria apresentam elevada diversidade de mamíferos no Cerrado, atuando como corredores de dispersão de espécies da Mata Atlântica e Floresta Amazônica (Johnson et al. 1999) fato que não ocorre em outras fitofisionomias do Cerrado (Redford e Fonseca 1986). Tendo em vista que recursos como fezes de mamíferos e carniça de vertebrados são sensíveis ao dessecação (Hanski e Cambefort 1991) e à rápida perda de nutrientes (Herrick e Lal 1996), habitats fechados como as matas de galeria diminuem a incidência solar, mantêm temperaturas mais amenas e preservam a umidade local, permitindo que o recurso permaneça fresco e disponível para os rola-bostas por mais tempo. No entanto, vale destacar que fitofisionomias fechadas correspondem a apenas 5% da paisagem no Cerrado (Ribeiro e Walter 1998), o que explicaria o maior número de espécies de rola-bostas em áreas abertas.

Mostramos que as comunidades de rola-bostas do bioma Cerrado segregam tanto espacialmente pelo tipo de habitat, quanto temporalmente pelo período de atividade, formando comunidades distintas. Esta segregação é provavelmente uma resposta à intensa competição pelo recurso que é efêmero (Feer e Pincebourde 2005) e mediada por características funcionais e limitações de nicho de cada espécie (Walter 1985). As condições ambientais como temperatura e umidade do ar são cruciais para a atividade dos rola-bostas (Nath e Sing 1994; Heath et al. 2001). Portanto, os particionamentos de nicho gerados por diferenças microclimáticas entre as fitofisionomias e os períodos de atividade permitem uma menor sobreposição de espécies sobre o recurso, sendo a variação espacial a maior contribuinte para a dissimilaridade entre as comunidades. Assim, é provável que por utilizarem o recurso de forma similar, espécies intimamente relacionadas (mesmo gênero ou tribo) possam apresentar variações em seus horários de atividade como resposta a diminuição das pressões competitivas (Fincher et al. 1971; Walter 1985; Caveney et al. 1995; Davis 1999).

Em ambas as fitofisionomias, observamos um padrão claro de dominância de espécies à medida em que se alteram os períodos de atividade. As espécies dominantes são as que mais contribuem para a dissimilaridade entre os horários de atividade e entre as fitofisionomias, por exclusividade ou por apresentarem diferentes abundâncias e uma ampla distribuição. Por exemplo, *E. caribaeus* e algumas espécies de *Dichotomius* como *D. carbonarius*, apesar de demonstrarem preferência pela mata de galeria e por períodos crepusculares e noturnos, ocorreram em ambos os habitats e em diferentes períodos de atividade. *Dichotomius carbonarius*, assim como outras espécies do gênero, possui atividade diurna e crepuscular dentro da mata de galeria podendo esta atividade ser mediada pela presença de umidade na superfície do solo (Dinghi 2013). Além disso, é uma espécie generalista e aparenta ser dominante e muito abundante tanto em fragmentos de Cerrado (Borges Júnior et al. 2011; Frizzas et al. 2020) quanto em áreas nativas (Silva et al. 2021), podendo utilizar da segregação temporal e espacial para diminuir a competição intraespecífica. *Eurysternus caribaeus* apresenta ampla distribuição em áreas abertas e fechadas de Mata Atlântica e Cerrado, são endocoprídeos, ativos em períodos de seca, não dependendo necessariamente da qualidade do solo ou de alta umidade do recurso para a formação do ninho (Génier 2009), o que explicaria a maior tolerância da espécie a todos os períodos de atividade em ambas as fitofisionomias. Em um outro extremo, *O. palemo* aparenta ser uma espécie restrita a áreas abertas e ao período diurno, caracterizada por sua ampla distribuição nessas áreas em todo o bioma (Edmonds e Zidek 2004) e assim como outros Phanaeini, possui rápida realocação do recurso quando comparado a outras espécies (Peck e Forsyth 1982).

Devido às características competitivas, fisiológicas e comportamentais das guildas funcionais em rola-bostas, tanto o período de atividade quanto o tipo de habitat influenciam suas distribuições no tempo e nos ambientes (Krell et al. 2003). Os endocoprídeos se reproduzem diretamente na fonte de recurso e estão mais propensos a interferência direta da

competição com paracoprídeos e telecoprídeos, portanto, se reproduzir em recursos ou sob condições menos atrativas para as demais guildas, podem ser estratégias para atenuar a competição (Holter e Scholtz 2007). Assim, para o endocoprídeo *E. caribaeus*, o pico de atividade ocorre no crepúsculo, onde há a menor atividade de paracoprídeos e telecoprídeos, enquanto *E. nigrovirens* que é uma espécie diurna e de cerrado *sensu stricto*, aparenta utilizar recursos mais desidratados, que têm menor atratividade para outras guildas (Carvalho e Linhares 2001). Em endocoprídeos menores, como os gêneros *Trichillium* e *Genieridium*, há a simplificação de suas estratégias reprodutivas, permitindo a nidificação em recursos mais desidratados, ou a sua atuação como cleptoparasitas de paracoprídeos, como observado para *Genieridium cryptops* (Alarcón et al. 2009) e *T. externepunctatum* (Martínez 1959). Assim, além das variáveis abióticas a abundância de endocoprídeos pode ser também influenciada pela abundância de outras guildas.

Os telecoprídeos apresentaram preferência por habitats abertos e pelo período diurno, onde das 12 espécies encontradas, oito foram exclusivamente diurnas e dez de cerrado *sensu stricto*. O aumento da temperatura torácica em telecoprídeos é essencial para a formação das esferas de fezes e rolamento do recurso (Heinrich e Bartholomew 1979) e, diferentemente dos paracoprídeos, em combates agonísticos, a temperatura é mais importante do que a massa ou o tamanho corporal para o resultado das disputas (Heinrich e Bartholomew 1979). Como as temperaturas das áreas abertas e fechadas diferem no decorrer do dia, espécies diurnas de telecoprídeos como o gênero *Canthon* podem utilizar a incidência luminosa e as altas temperaturas do cerrado *sensu stricto* para competir por recurso, sendo um padrão encontrado em outros estudos (Feer e Pincebourde 2005; Hernández 2002). Diferentemente, os telecoprídeos noturnos se restringem aos gêneros *Canthonella* e *Deltochilum*, este último apresentando hábitos copronecrófagos noturnos e crepusculares em diversas espécies (Silva et al. 2018).

Os paracoprídeos como guilda competidora mais forte para a região neotropical, não apresentaram preferências pelo tipo de habitat, tendo espécies dominantes e bem adaptadas tanto para o cerrado *sensu stricto* (*O. palemo*) quanto para a mata de galeria (*D. carbonarius*). O superaquecimento é um fator limitante para os paracoprídeos durante o dia devido à alta taxa de aquecimento e a baixa dissipação do calor em espécies grandes durante a escavação de túneis (Nervo et al. 2021). Assim, para áreas abertas, enquanto espécies relativamente menores de paracoprídeos resistem às altas temperaturas do dia, as grandes espécies dos gêneros *Coprophanaeus* e *Dichothomius* (Tabela 1) são restritos aos períodos crepusculares (Lira e Frizzas 2021) e noturnos (Hernández 2002), respectivamente.

A variação da distribuição dos habitats na paisagem, a heterogeneidade ambiental, a disponibilidade do recurso e as características microclimáticas mediam a segregação espacial, que do ponto de vista evolutivo pode ser explicada pela competição entre as espécies. No entanto, ao considerar os períodos de atividade para cada fitofisionomia, as comunidades de rola-bostas se estruturam por efeitos de dominância das espécies ou grupos funcionais que exploram melhor o recurso por possuírem vantagens competitivas. Portanto reforçamos que os padrões de dominância descritos para rola-bostas na literatura devem levar em consideração não somente a simpatria entre as espécies, mas também os períodos de atividade em que ocorrem, tendo em vista que muitas espécies podem não coocorrer em uma mesma escala temporal.

Concluimos que as pressões competitivas, juntamente com fatores ecológicos estruturam as comunidades de rola-bostas no tempo e no espaço. Nossos resultados confirmaram as nossas hipóteses, ou seja, no Cerrado, a maior abundância ocorre em fitofisionomias fechadas e no período noturno e, a maior riqueza ocorre em fitofisionomias abertas; as comunidades de rola-bostas são distintas entre os períodos de atividade e entre as fitofisionomias; e as guildas funcionais apresentam preferências por habitat e/ou período de

atividade, de acordo com as suas características ecológicas. Enquanto na segregação espacial há um efeito evolutivo da competição, na segregação temporal há o efeito de dominância de espécies que se modificam no decorrer do dia.

Entender a distribuição temporal e espacial das espécies é crucial para o seu manejo e conservação, assim, são necessários mais estudos que avaliem os padrões de distribuição e de dominância em comunidades de rola-bostas. Complementarmente, análises dos fatores ambientais como temperatura e umidade que influenciam a atividade de rola-bostas, são importantes para que em uma perspectiva de mudanças climáticas, as principais espécies afetadas possam ser identificadas e os padrões de dominância futuros das comunidades sejam previstos.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados encontrados neste trabalho foram submetidos a revista *Biodiversity and Conservation*, dessa forma boa parte do texto apresentado segue as normas da revista.

Este estudo demonstrou como as comunidades de rola-bostas alteram sua composição não somente ao longo do gradiente heterogêneo de habitat, como também temporalmente ao longo do dia. Como a maior parte das espécies simpátricas utilizam janelas de voo distintas, processos ecológicos como competição direta e dominância de espécies devem ser reavaliados contemplando as espécies que ocorrem não só em um mesmo espaço, como também em um mesmo tempo. Assim, ao se avaliar a estrutura e a formação destas comunidades, é imprescindível que os pesquisadores levem em consideração o período de atividade das espécies, avaliando quais conjuntos podem, de fato, competir diretamente por recurso.

Tendo em vista que os habitats modificam seus fatores ambientais ao longo do dia e que os sistemas naturais têm passado por constantes alterações climáticas associadas ao período antropoceno, estudos que modelam o nicho térmico das espécies podem revelar quais comunidades de determinados períodos de atividade serão mais afetadas sob uma perspectiva de aumento da temperatura. No entanto, vale ressaltar que caracterizar as comunidades de rola-bostas ao longo dos períodos de atividade pode ser um desafio, tendo em vista as limitações metodológicas de coleta. Assim, em uma perspectiva de um gradiente contínuo, trabalhos que utilizem coletas em intervalos menores, podem revelar padrões específicos de cada espécie ou até mesmo caracterizar períodos como no nascer do sol onde algumas espécies já foram identificadas voando.

REFERÊNCIAS

- Alarcón DL, Halffter G, Vaz-de-Mello FZ (2009) Nesting behavior in *Trichillum* Harold, 1868 and related genera (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Ateuchini: Scatimina): A primitive process or a loss of nidification? *Coleopt Bull* 63(3):289-297. <https://www.jstor.org/stable/40389441>
- Albrecht M, Gotelli NJ (2001) Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia* 126(1):134-141. <https://doi.org/10.1007/s004420000494>
- Almeida SSP, Louzada JNC (2009) Estrutura da comunidade de Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) em fitofisionomias do Cerrado e sua importância para a conservação. *Neotrop Entomol* 38:32-43. [10.1590/S1519-566X2009000100003](https://doi.org/10.1590/S1519-566X2009000100003)
- Amézquita S, Favila ME (2011) Carrion removal rates and diel activity of necrophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a fragmented tropical rain forest. *Environ Entomol* 40:239-246. <https://doi.org/10.1603/EN10203>
- Anten NPR, Hirose T (2008) Interspecific differences in above-ground growth patterns result in spatial and temporal partitioning of light among species in a tall-grass meadow. *J Ecol* 87(4):583-597. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00365.x>
- Atkinson WD, Shorrocks, Bryan (1981) Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *The Journal of Animal Ecology* 50:461-471. <https://doi.org/4067>
- Bartholomew GA, Heinrich B (1978) Endothermy in African dung beetles during flight, ball making, and ball rolling. *J Exp Biol* 73(1):65-83
- Basset Y, Aberlenc HP, Barrios H, Curletti G, Bérenger JM, Vesco JP, Causse P, Haug A, Hennion AS, Lesobre L, Marques F, O'Meara R (2001) Stratification and diel activity of arthropods in a lowland rainforest in Gabon. *Biol J Linn Soc* 72:585-607. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2001.tb01340.x>

- Bastos Lima MG, Persson UM (2020) Commodity-centric landscape governance as a double-edged sword: The case of soy and the Cerrado Working Group in Brazil. *Front For Glob Change* 12. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00027>
- Beals EW (1984) Bray-Curtis ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data. *Adv Ecol Res* 14:1-55. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60168-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60168-3)
- Becerra JAB, Shimabukuro YE, Alvalá RCS (2009) Relação do padrão sazonal da vegetação com precipitação na região de Cerrado da Amazônia legal, usando índices espectrais de vegetação. *Rev Bras Meteorol* 24(2):125-134. <https://doi.org/10.1590/S0102-77862009000200002>
- Borges-Júnior NF, Machado GA, Battirola LD (2011) Scarabaeidae (Coleoptera) coprófagos em fragmentos de vegetação nativa (Cerrado) no perímetro urbano de Catalão, Goiás (Brasil). *Acta Biol Par* 40:73-85
- Bornemissza, G. F. (1969) A new type of brood care observed in the dung beetle *Oniticellus cinctus* (Scarabaeidae). *Pedobiologia*, 9:223-225.
- Cáceres NC (2011) Biological characteristics influence mammal road kill in an Atlantic Forest–Cerrado interface in south-western Brazil. *Italian J Zool* 78:379-389. <https://doi.org/10.1080/11250003.2011.566226>
- Campos FS, Lage ARB, Ribeiro PHP (2013) Diversity of medium and large sized mammals in a Cerrado fragment of central Brazil. *Journal of Threatened Taxa* 5:4994-5001. <https://doi.org/10.11609/JoTT.o3342.4994-5001>
- Cardinale BJ (2011) Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature* 472:86-89. <https://doi.org/10.1038/nature09904>
- Carvalho LML, Linhares AX (2001) Seasonality of insect succession and pig carcass decomposition in a natural forest area in southeastern Brazil. *J Forensic Sci* 46:604-608. [10.1520/JFS15011J](https://doi.org/10.1520/JFS15011J)

- Caveney S, Scholtz CH, McIntyre P (1995) Patterns of daily flight activity in onitine dung beetles (Scarabaeinae: Onitini). *Oecologia* 103: 444-452. <https://doi.org/10.1007/BF00328682>
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol Monogr* 84:45-67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Costa FC, Pessoa KKT, Liberal CN, Filgueiras BKC, Salomão RP, Iannuzzi L (2013) What is the importance of open habitat in a predominantly closed forest area to the dung beetle (Coleoptera, Scarabaeinae) assemblage? *Rev Bras Entomol* 57:329-334. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262013000300012>
- Crawley MJ (2005) *An introduction using R*. Wiley, UK
- Cunha WL, Frizzas MR (2020) Spatial structure of the diversity of dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) in savanna formations of Central Brazil. *Biodivers Conserv* 29:4137-4154. <https://doi.org/10.1007/s10531-020-02068-5>
- Davis AJ (1999) Species packing in tropical forests: diel flight activity of rainforest dung-feeding beetles (Coleoptera: Aphodiidae, Scarabaeidae, Hybosoridae) in Borneo. *Raffles B Zool* 47:473-486
- Davis ALV (2002) Dung beetle diversity in South Africa: influential factors, conservation status, data inadequacies and survey design. *African Entomol* 10:53-65. <https://hdl.handle.net/10520/EJC31894>
- Dinghi PA (2013) Leaf-litter brood chambers in *Dichotomius (Luederwaldtinia) carbonarius* (Mannerheim, 1829) (Coleoptera: Scarabaeidae): a novel behavior for dung beetles. *Coleopt Bull* 67:388-396. <https://doi.org/10.1649/0010-065X-67.3.388>
- Doube BM (1990) A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. *Ecol Entomol* 15:371-383. [10.1111/j.1365-2311.1990.tb00820.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1990.tb00820.x)

- Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol Monogr* 67:345-366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAI]2.0.CO;2)
- Dutra-Silva S (2020) Challenging the environmental history of the Cerrado: science, biodiversity and politics on the Brazilian agricultural frontier. *Historia Ambiental Latinoamericana Y Caribeña (HALAC) Revista De La Solcha* 10: 82-116. <https://doi.org/10.32991/2237-2717.2020v10i1.p82-116>
- Edmonds WD, Zidek J (2004) Revision of the Neotropical dung beetle genus *Oxysternon* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Phanaeini). *Folia Heyrovskyana* 11:1-58
- Eiten G (1972) The cerrado vegetation of Brazil. *Bot Rev* 38:201-341
- Escobar FS, Chácon de Ulloa P (2000) Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño-Colombia. *Rev Biol Trop* 48:961-975. http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442000000400020&lng=en&nrm=iso
- Feer F, Pincebourde S (2005) Diel flight activity and ecological segregation within an assemblage of tropical forest dung and carrion beetles. *J Trop Ecol* 21:21-30. <https://doi.org/10.1017/S0266467404002056>
- Felfili JM, Silva-Júnior MC (2005) Diversidade alfa e beta no cerrado sensu stricto, Distrito Federal, Goiás, Minas Gerais e Bahia. In: Scariot A, Sousa-Silva JC, Felfili JM (eds) *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, pp 141-154
- Fenoglio MS, Rossetti MR, Videla M (2020) Negative effects of urbanization on terrestrial arthropod communities: A meta-analysis. *Global Ecol Biogeogr* 29:1412-1429. <https://doi.org/10.1111/geb.13107>

- Fincher GT, Davis R, Stewart TB (1971) Flight activity of coprophagous beetles on a swine pasture. *Ann Entomol Soc Am* 64:855-860
- Frizzas MR, Batista JLFL, Rocha MVC, Oliveira CM (2020) Diversity of Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) in an urban fragment of Cerrado in Central Brazil. *Eur J Entomol* 117:273–281. [10.14411/eje.2020.031](https://doi.org/10.14411/eje.2020.031)
- Gardner TA, Hernández MIM, Barlow J, Peres CA (2008) Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles. *J Appl Ecol* 45:883-893. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01454.x>
- Geiger R, Bouyoucos GJ (1951) The climate near the ground. *Am J Phys* 19:192
- Génier F (2009) Le genre *Eurysternus* Dalman, 1824 (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Oniticellini): Révision taxonomique et clés de détermination illustrées. Sofia: Pensoft. [10.13140/RG.2.1.1627.9129](https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1627.9129)
- Halfpeter G, Ezcurra E (1992) La diversidad biológica de Iberoamérica. Instituto de Ecología
- Halfpeter G, Matthews EG (1966) The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomologica Mexicana* 12-14. <https://doi.org/10.1002/mmnz.19690450211>
- Hanski I, Cambefort Y (1991) Competition in dung beetles. In: Hanski I, Cambefort Y (eds) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, pp 305-329. <https://doi.org/10.1515/9781400862092.305>
- He F, Gaston KJ (2000) Estimating species abundance from occurrence. *Am Nat* 156:553-559
- Heath JJ, Williams RN, Phelan PL (2001) High light intensity: a critical factor in the wind-tunnel flight of two scarabs, the rose chafer and Japanese beetle. *J Chem Ecol* 27:419-429. [10.1023/a:1010320102288](https://doi.org/10.1023/a:1010320102288)

- Heinrich B, Bartholomew GA (1979) The ecology of the African dung beetle. *Sci Am* 241:146-157
- Hernández MIM, Vaz-de-Mello FZ (2009) Seasonal and spatial species richness variation of dung beetle (Coleoptera, Scarabaeidae s. str.) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Rev Bras Entomol* 53:607-613. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262009000400010>
- Hernández MIM (2002) The night and day of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in the Serra do Japi, Brazil: elytra colour related to daily activity. *Rev Bras Entomol* 46:597-600. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262002000400015>
- Herrick JE, Lal R (1996) Dung decomposition and pedoturbation in a seasonally dry tropical pasture. *Biol Fert Soils* 23:177-181. 10.1007/BF00336060
- Holter P, Scholtz CH (2007) What do dung beetles eat? *Ecol Entomol* 32:690-697. [10.1111/j.1365-2311.2007.00915.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2007.00915.x)
- Iannuzzi L, Salomão RP, Costa FC, Liberal CN (2016) Environmental patterns and daily activity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in the Atlantic Rainforest of Brazil. *Entomotropica* 31:196-207
- ICMBio INSTITUTO CHICO MENDES DE CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE (2016) Plano de manejo do Parque Nacional de Brasília. <http://www.icmbio.org.br/portal/imagens/stories/ingsunidadeconservação/PARNA%20Brasilia.pdf>. Accessed 21 November 2021
- Johnson MA, Saraiva PM, Coelho D (1999) The role of gallery forest in the distribution of Cerrado mammals. *Rev Bras Biol* 59:421-427. <https://doi.org/10.1590/S0034-71081999000300006>
- Klink CA, Machado RB (2005) A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade* 1(1):147-155

- Krell FT, Krell-Westerwalbesloh S, Weiß I, Eggleton P, Linsenmair KE (2003) Spatial separation of Afrotropical dung beetle guilds: a trade-off between competitive superiority and energetic constraints (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography* 26:210-222. [10.1034/j.1600-0587.2003.03278.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2003.03278.x)
- Krell-Westerwalbesloh S, Krell FT, Linsenmair EK (2004) Diel separation of Afrotropical dung beetle guilds—avoiding competition and neglecting resources (Coleoptera: Scarabaeoidea). *J Nat Hist* 38:2225-2249. <https://doi.org/10.1080/00222930310001618921>
- Larsen TH, Forsyth A (2005) Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. *Biotropica* 37:322-325. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00042.x>
- Lira LA, Frizzas MR (2021) Behavioral aspects of *Coprophanæus ensifer* (Germar) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) associated with pig carcasses in central Brazil. *Neotrop Entomol.* [10.1007/s13744-021-00922-x](https://doi.org/10.1007/s13744-021-00922-x)
- Louzada JNC, Lopes FS (1997) A comunidade de Scarabaeidae copro-necrofagos (Coleoptera) de um fragmento de Mata Atlântica. *Rev Bras Entomol* 41:117-121
- Magurran AE, Henderson PA (2003) Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature* 422:714-716. <https://doi.org/10.1038/nature01547>
- Mann DH, Edwards JS, Gara RI (1980) Diel activity patterns in snowfield foraging invertebrates on Mount Rainier, Washington. *Arctic Alpine Res* 12: 359-368. <https://doi.org/10.1080/00040851.1980.12004194>
- Martínez A (1959) Catálogo de los Scarabaeidae Argentinos (Coleoptera). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 5:1-126
- Medina AM, Lopes PP (2014) Resource utilization and temporal segregation of Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) community in a Caatinga fragment. *Neotrop Entomol* 43(2):127-133. <https://doi.org/10.1007/s13744-014-0198-9>

- Nath P, Singh J (1994) Impact of weather factors on light-trap catches of scarabaeid beetles (Col., Scarabaeidae). *Giendg* 7:137-141
- Nervo B, Roggero A, Isaia M, Chamberlain D, Rolando A, Palestrini C (2021) Integrating thermal tolerance, water balance and morphology: An experimental study on dung beetles. *J Therm Biol* 101:103093. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2021.103093>
- Neves F, Oliveira VHF, Espírito-Santo MM, Vaz-de-Mello FZ, Louzada J, Sanchez-Azofeifa A, Fernandes GW (2010) Successional and seasonal changes in a community of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a Brazilian tropical dry forest. *Nat Conserv* 8:160-164. 10.4322/natcon.00802009. <https://doi.org/10.4322/natcon.00802009>
- Nichols E, Larsen T, Spector S, Davis AL, Escobar F, Favila M, Vulinec K (2007) Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. *Biol Conserv* 137:1-19. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.01.023>
- Oliveira CP, Oliveira CM, Specht A, Frizzas MR (2021) Seasonality and distribution of Coleoptera families (Arthropoda, Insecta) in the Cerrado of Central Brazil. *Rev Bras Entomol* 65(3):<https://doi.org/10.1590/1806-9665-RBENT-2021-0025>
- Oliver TH, Morecroft MD (2014) Interactions between climate change and land use change on biodiversity: attribution problems, risks, and opportunities. *WIREs Clim Change* 5:317-335. <https://doi.org/10.1002/wcc.271>
- Ottesen PS (1990) Diel activity patterns of Carabidae, Staphylinidae and Perimylopidae (Coleoptera) at South Georgia, sub-antarctic. *Polar Biology* 10:515-519. <https://doi.org/10.1007/BF00233700>
- Peck SB, Forsyth A (1982) Composition, structure, and competitive behaviour in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera; Scarabaeidae). *Can J Zool* 60:1624-1634. <https://doi.org/10.1139/z82-213>

- R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Redford KH, Fonseca GAB (1986) The role of gallery forests in the zoogeography of the cerrado's non-volant mammalian fauna. *Biotropica* 18:126-135. <https://doi.org/10.2307/2388755>
- Ribeiro JF, Walter BMT (1998) Fitofisionomias do bioma Cerrado. Embrapa Cerrados, Planaltina
- Roberts DW (2016) Package 'labdsv'. Ordination and Multivariate
- Scheffler PY (2005) Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. *J Trop Ecol* 21:9-19. <https://doi.org/10.1017/S0266467404001683>
- Scholtz CH, Davis ALV, Kryger U (2009) Evolutionary biology and conservation of dung beetles. Sofia-Moscow, Pensoft
- Schowalter TD (2016) Insect ecology: an ecosystem approach. Academic Press, United States of America
- Silva FAM, Assad ED, Evangelista BA (2008) Caracterização climática do bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds). Cerrado: Ecologia e Flora. Embrapa Cerrados e Embrapa Informação Tecnológica, Brasília pp. 69-88
- Silva FA, Vaz-de-Mello FZ, Barclay MV (2018) An updated key to the millipede-hunting subgenus *Aganhyboma* Kolbe, 1893 of the genus *Deltochilum* Eschscholtz, 1822 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), with description of a new species from Bolivia and Peru. *Insect Syst Evol* 49:231-240. <https://doi.org/10.1163/1876312X-00002173>
- Silva JL, Silva RJ, Fernandes IM, Sousa WO, Vaz-de-Mello, FZ (2020) Species composition and community structure of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae)

- compared among savanna and forest formations in the southwestern Brazilian Cerrado. *Zoologia* 37: 1-12. <https://doi.org/10.3897/zoologia.37.e58960>
- Silva NAP, Frizzas MR, Oliveira CM (2011) Seasonality in insect abundance in the Cerrado of Goiás State, Brazil. *Rev Bras Entomol* 55(1):79–87. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262011000100013>
- Silva PG, Hernández MIM (2015) Spatial patterns of movement of dung beetle species in a tropical forest suggest a new trap spacing for dung beetle biodiversity studies. *PloS One* 10:e0126112. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126112>
- Srbek-Araujo AC, Chiarello AG (2005) Is camera-trapping an efficient method for surveying mammals in Neotropical forests? A case study in south-eastern Brazil. *J Trop Ecol* 21:121-125. [10.1017/S0266467404001956](https://doi.org/10.1017/S0266467404001956)
- Suggitt AJ, Gillingham PK, Hill JK, Huntley B, Kunin WE, Roy DB, Thomas CD (2011) Habitat microclimates drive fine-scale variation in extreme temperatures. *Oikos* 120:1-8. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18270.x>
- Tissiani AS, Vaz-de-Mello FZ, Campelo-Júnior JH (2017) Dung beetles of Brazilian pastures and key to genera identification (Coleoptera: Scarabaeidae). *Pesq Agropec Bras* 52:401-418. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-204X2017000600004>
- Tocco C, Dacke M, Byrne M (2019) Eye and wing structure closely reflects the visual ecology of dung beetles. *J Comp Physiol A* 205:211-221. [10.1007/s00359-019-01324-6](https://doi.org/10.1007/s00359-019-01324-6)
- Vaz-de-Mello FZ, Edmonds WD, Ocampo FC, Schoolmeesters P (2011) A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa* 2854:1-73. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2854.1.1>
- Walter P (1985) Diurnal and nocturnal flight activity of scarabaeine coprophages in tropical Africa. *Geo Eco Trop* 9(1-2):67-87

Zoller L, Bennett JM, Knight TM (2020) Diel-scale temporal dynamics in the abundance and composition of pollinators in the Arctic summer. *Sci Rep* 10:1-9.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-78165-w>

Zuur AF, Ieno EN, Walker N, Saveliev AA, Smith GM (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York