

UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MINAS GERAIS
UNIDADE FRUTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO *STRICTO SENSU* EM CIÊNCIAS
AMBIENTAIS

VARIAÇÃO DOS TRAÇOS MORFOLÓGICOS DE BESOUROS
ROLA-BOSTA EM DIFERENTES SISTEMAS DE USO DA
TERRA

Ana Luíza Franco
Médica Veterinária

FRUTAL – MG
2022

ANA LUÍZA FRANCO

**VARIAÇÃO DOS TRAÇOS MORFOLÓGICOS DE BESOUROS
ROLA-BOSTA EM DIFERENTES SISTEMAS DE USO DA
TERRA**

Dissertação apresentada à Universidade do Estado de Minas Gerais, Unidade Frutal, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, para a obtenção do título de Mestre.

Orientadora
Dra. Vanesca Korasaki

Co-orientadora
Dra. Raquel Luiza de Carvalho

FRUTAL – MG

2022

Ficha Catalográfica da Obra

F825v	Franco, Ana Luíza Variação dos traços morfológicos de besouros rola-bosta em diferentes sistemas de uso da terra / Ana Luíza Franco - Frutal. - 2022. 77 f. : il., tab., mapas Dissertação (Mestrado) – Universidade do Estado de Minas Gerais - Unidade Frutal, 2022. Orientadora: Vanesca Korasaki. Co-Orientadora: Raquel Luiza de Carvalho. 1. Abordagem baseada em traços. 2. Mudança de habitat. 3. Scarabaeinae. 4. Variação intraespecífica. I. Korasaki, Vanesca. II. Carvalho, Raquel Luiza de. III. Universidade do Estado de Minas Gerais - Unidade Frutal. IV. Título. CDU 565.76
-------	--

Catálogo na fonte

Bibliotecária: Gesiane Patrícia de Souza CRB-6/1894



GOVERNO DO ESTADO DE MINAS GERAIS

ANA LUÍZA FRANCO

VARIAÇÃO DOS TRAÇOS MORFOLÓGICOS DE BESOUIROS ROLA-BOSTA EM DIFERENTES SISTEMAS DE USO DA TERRA

Dissertação apresentada à Universidade do Estado de Minas Gerais, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, área de concentração Multidisciplinar, Linha de Pesquisa Diagnóstico e Ecologia Ambiental, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 31 de agosto de 2022.

Prof. Dr. Julio Neil Cassa Louzada	UFLA
Prof. Dr. Ernesto de Oliveira Canedo Júnior	UEMG - Unidade Poços de Caldas
Prof. Dr. Filipe Machado França	Bristol University

https://www.sei.mg.gov.br/sei/controlador.php?acao=documento_imprimir_web&acao_origem=arvore_visualizar&id_documento=59501006&infra_sistema=100000100&infra_unidade_atual=110013850&infra_hash=f... 1/2

Profa. Dra. Vanesca Korasaki
Orientadora



Documento assinado eletronicamente por **Vanesca Korasaki, Coordenadora de Curso**, em 31/08/2022, às 16:05, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 47.222, de 26 de julho de 2017](#).



Documento assinado eletronicamente por **Filipe Machado França, Usuário Externo**, em 31/08/2022, às 16:32, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 47.222, de 26 de julho de 2017](#).



Documento assinado eletronicamente por **Ernesto De Oliveira Canedo Junior, Vice-Diretor(a)**, em 01/09/2022, às 12:13, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 47.222, de 26 de julho de 2017](#).



Documento assinado eletronicamente por **Julio Neil Cassa Louzada, Usuário Externo**, em 21/09/2022, às 18:08, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 47.222, de 26 de julho de 2017](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site http://sei.mg.gov.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **51934473** e o código CRC **E7A9B15D**.

Referência: Processo nº 2350.01.0005637/2021-08

SEI nº 51934473

À memória póstuma da minha querida avó materna Maria Norberto da Silva
por ser lembrança de afeto e alegria.

DEDICO

“[...]

Dou respeito às coisas desimportantes
e aos seres desimportantes.

Prezo insetos mais que aviões.

Prezo a velocidade

das tartarugas mais que a dos mísseis.

Tenho em mim um atraso de nascença.

Eu fui aparelhado

para gostar de passarinhos.

Tenho abundância de ser feliz por isso

Meu quintal é maior do que o mundo.

[...]”

Manoel de Barros

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, a Deus por toda força para continuar nos momentos difíceis.

À Profa. Dra. Vanesca Korasaki, muito obrigada pela oportunidade, por todos os ensinamentos sobre como conduzir um projeto, sobre ecologia e besouros, por ser um exemplo de pesquisadora dedicada e comprometida com a ciência.

À Dra. Raquel Luiza de Carvalho, pela gentileza de ter cedido os besouros rola-bosta para realização deste trabalho e conhecimento compartilhado, esse trabalho não poderia ser realizado sem a sua contribuição.

À Dra. Ellen e ao Dr. Francisco Mora Ardila da Universidad Nacional Autónoma de Mexico pelas excelentes contribuições ao meu trabalho, por terem aceitado essa parceria com muita gentileza.

Às professoras Dra. Taís Arthur Corrêa e Dra. Elisângela Aparecida Silva por terem me dado a oportunidade de conhecer novas áreas e participar de outros projetos contribuindo ainda mais para minha formação.

A todos professores do Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais da Universidade do Estado de Minas Gerais pela inspiração e ensinamentos.

Aos meus companheiros de laboratório Bruna, Larissa, Heytor, Pedro, Adriana, Giovanni, Adrianita e Gabriela pelos conhecimentos compartilhados e por ajudarem esse processo a ser mais leve e divertido.

Às minhas queridas GDarmys por todas calls e acolhimento, obrigada por sempre escutarem “a palavra dos rola bostas”, vocês foram fundamentais para trazer leveza e um pouco de humor, além de permitir que esse conhecimento não ficasse restrito à academia.

À minha amiga Brenda por sempre estar presente e me incentivar durante o período do mestrado.

À minha família que compreendeu os momentos de ausência. Em especial à minha prima Ana Cecília, irmã de alma, por todo apoio e carinho.

E, principalmente, aos meus pais, Lília e Luiz César, por todo amor, compreensão e confiança. Sou imensamente grata por tudo que fizeram por mim, sem vocês essa jornada não seria possível.

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

Muito obrigada!

RESUMO

O bioma Cerrado é, atualmente, um dos mais ameaçados pelas mudanças de uso da terra. Ao passo que as modificações humanas se intensificam é necessário entender o funcionamento desse ecossistema, a fim de mitigar os impactos negativos, promover o desenvolvimento sustentável e propor políticas públicas para conservação. Geralmente, as mudanças nos atributos da comunidade (por exemplo, riqueza, taxonômica e/ou funcional) são utilizadas para avaliar o grau de perturbação dos habitats. No entanto, mudanças intraespecíficas em traços morfológicos também podem fornecer informações importantes e complementares. Por isso, esse estudo investigou como as mudanças de uso da terra no Cerrado afetam os traços morfológicos de besouros rola-bosta. Para isso foram testadas as seguintes hipóteses: i) As mudanças intraespecíficas de traços morfológicos de besouros rola-bosta refletem às mudanças de uso da terra no bioma Cerrado; ii) à medida que aumenta a intervenção humana há aumento nas diferenças intraespecíficas desses traços morfológicos. Os besouros foram coletados em quatro sistemas de uso da terra: Cerrado, plantação de eucalipto, pastagem e plantação de soja, totalizando 32 áreas de coleta. Foram selecionadas 10 espécies com distribuição em todos os sistemas coletados. Foram realizadas 12 medidas lineares e, a partir delas, calculados 13 traços morfológicos. Com auxílio do pacote “mvabund” utilizando a função “manyglm” foram ajustados modelos lineares multivariados, um para cada espécie testada, e modelos lineares por variável. Adicionalmente, a função ANOVA foi utilizada para avaliar a significância do efeito do uso da terra, posteriormente foram feitos teste *post hoc* utilizando a correção de Bonferroni para ajustar os valores de P para o número de comparações pareadas realizadas. Foi constatado que há efeito significativo do uso da terra nos traços morfológicos avaliados. As espécies apresentaram diferenças nos traços morfológicos entre os usos da terra com exceção de *D. glaucus* e *O. ptox*. As espécies *C. refugens*, *D. bos*, *O. apendiculatus* e *O. hircus* foram as que apresentam maior número de diferenças significativas entre os traços morfológicos e os usos da terra. A comparação entre Cerrado e soja foi a que apresentou mais diferenças significativas. As espécies responderam de forma particular e independente, com padrões pouco evidentes. As espécies de besouros rola-bosta estudadas podem estar respondendo de forma distinta às assimetrias na disponibilidade de recursos, estrato arbóreo e intervenção humana. Isto indica a alta plasticidade fenotípica das espécies dos besouros rola-bosta em resposta a disponibilidade de recursos e mudanças ambientais. No entanto, essas diferenças intraespecíficas, mesmo que sutis, podem trazer mudanças no funcionamento dos ecossistemas, já que os traços morfológicos medidos podem estar relacionados com funções ecológicas.

Palavras-chave: Abordagem baseada em traços. Mudança de habitat. Scarabaeinae. Variação intraespecífica.

ABSTRACT

The Cerrado biome is currently one of the most threatened by land-use changes. As human interference intensifies, we need to understand the functioning of this ecosystem to mitigate their negative impacts, promote the sustainable development, and propose public policies for conservation. Generally, changes in community attributes (eg richness, taxonomic, and/or functional) are used to assess the degree of habitat disturbance. However, intraspecific changes in morphological traits can also provide important and complementary information. Therefore, this study investigated how land-use changes in the Cerrado affect the morphological traits of dung beetles. For this, the following hypotheses were tested: i) Intraspecific changes in dung beetle morphological traits reflect changes in land use in the Cerrado biome; and ii) as human intervention increases, there is an increase in intraspecific differences in these morphological traits. Beetles were collected in four land-use systems: Cerrado, *Eucalyptus* plantation, pasture, and soybean plantation, totaling 32 sampling areas. Ten species with distribution in all collected systems were selected. Twelve linear measurements were made and, from them, 13 morphological traits were calculated. We used the “mvabund” package and “manyglm” function to adjust multivariate linear models, one for each species tested, and linear models per variable. Additionally, the ANOVA function was used to assess the significance of the land use effect, and *post hoc* tests were performed using the Bonferroni correction to adjust the P values for the number of paired. It was found that there is a significant effect of land use on the morphological traits evaluated. The species showed differences in morphological traits between land uses except *D. glaucus* and *O. ptox*. The species *C. refugens*, *D. bos*, *O. appendiculatus*, and *O. hircus* showed the highest number of significant differences between morphological traits and land uses. The comparison between Cerrado and soybean is the one with the most significant differences. The species responded in a very particular and independent way, with little evident patterns. The dung beetle species studied may be responding differently to asymmetries in resource availability, tree strata, and human intervention. This indicates the high phenotypic plasticity of dung beetle species in response to resource availability and environmental changes. However, these intraspecific differences, even if subtle, can bring about changes in the functioning of ecosystems since the morphological traits measured can be related to ecological functions.

Keywords: Trait-based approach. Habitat change. Scarabaeinae. Intraspecific variation.

LISTA DE FIGURAS

- Figure 1 - The study region location and sampling points. The map shows the location of Minas Gerais state and the location of the study region. Beetles were sampled at 32 sites in 4 land use types; 1) Cerrado *sensu stricto* in black; 2) eucalyptus plantation in green; 3) pasture in orange; 4) soybean plantation in blue.....42
- Figure 2 - Morphological measures in *Canthidium refugens*. A. Dorsal view: 1 – body length; 2 – pronotum length; 3 – pronotum width; 4 – elytra length; 5 – elytra width. B. Ventral view: 6 – protibia length; 7 – protibia width; 8 – metatibia length; 9 – metatibia width; 10 – metatarsus length; 11 – abdomen length; 12 – abdomen width.44

LISTA DE TABELAS

Table 1 - Description of morphological traits calculated from morphological measurements and their ecological importance.	45
Table 2 - P values of the multivariate tests of the effect of land use on morphological traits by species. *P < 0.05; **P < 0.01; GLres – residual degrees of freedom.	48
Table 3 - P values of multivariate <i>post hoc</i> tests of the effect of land use on morphological traits by species. Bonferroni correction was used to adjust P values for the number of pairwise comparisons made. * P < 0.05; ** P < 0.01; CE – Cerrado <i>sensu stricto</i> ; EU – Eucalyptus plantation; PA – pasture; SO – soy bean plantation; Cref – <i>Canthidium</i> refugens; Cspt – <i>Coprophanaeus</i> spitzzi; Dbos – <i>Dichotomius</i> bos; Dgla – <i>Dichotomius</i> glaucus; Dnis – <i>Dichotomius</i> nisus; Gbid – <i>Genieridium</i> bidens; Oapp – <i>Ontherus</i> appendiculatus; Ohir – <i>Onthophagus</i> hircus; Opto – <i>Onthophagus</i> ptox; Opal – <i>Oxysternon</i> palaemo.	50
Table 4 - P values of the univariate tests of the effect of land use on the morphological traits. * P < 0.05; ** – P < 0.01; Cref – <i>Canthidium</i> refugens; Cspt – <i>Coprophanaeus</i> spitzzi; Dbos – <i>Dichotomius</i> bos; Dgla – <i>Dichotomius</i> glaucus; Dnis – <i>Dichotomius</i> nisus; Gbid – <i>Genieridium</i> bidens; Oapp – <i>Ontherus</i> appendiculatus; Ohir – <i>Onthophagus</i> hircus; Opto – <i>Onthophagus</i> ptox; Opal – <i>Oxysternon</i> palaemo; PronL/AbdL – pronotum length-abdomen length ratio; Proti_size – protibia size; Metati_size – metatibia size; Metatar_size – metatarsus size; Proti_rob – protibia robustness; Metati_rob – metatibia robustness; PronL/W – pronotum length-width ratio; ElyL/W – elytra length-width ratio; ProtiL/W – protibia length-width ratio; MetatiL/W – metatibia length-width ratio; AbdL/W – abdomen length-width ratio; MetatarL/ElyL – metatarsus length-elytra length ratio.	51

LISTA DE ABREVIATURAS

CE – Cerrado

EU – eucalipto

PA – pastagem

SO – soja

Cref – *Canthidium refugens*

Cspt – *Coprophanaeus spitzii*

Dbos – *Dichotomius bos*

Dgla – *Dichotomius glaucus*

Dnis – *Dichotomius nisus*

Gbid – *Genieridium bidens*

Oapp – *Ontherus appendiculatus*

Ohir – *Onthophagus hircus*

Opto – *Onthophagus ptox*

Opal – *Oxysternon palaemo*

PronL/AbdL – pronotum length-abdomen length ratio; razão entre comprimento do pronoto e comprimento do abdômen

Proti_size – protibia relative size; tamanho relativo da protíbia

Metati_size – metatibia relative size; tamanho relativo da metatíbia

Metatar_size – metatarsus relative size; tamanho relativo do metatarso

Proti_rob – protibia robustness; robustez da protíbia

Metati_rob – metatibia robustness; robustez da metatíbia

PronL/W – pronotum length-width ratio; razão entre comprimento e largura do pronoto

ElyL/W – elytra length-width ratio; razão entre comprimento e largura do élitro

ProtiL/W – protibia length-width ratio; razão entre comprimento e largura da protíbia

MetatiL/W – metatibia length-width ratio; razão entre comprimento e largura da metatíbia

AbdL/W – abdomen length-width ratio; razão entre comprimento e largura do abdômen

MetatarL/ElyL – metatarsus length-elytra length ratio; razão entre comprimento do metatarso e comprimento do élitro

SUMÁRIO

CAPÍTULO 1 - INTRODUÇÃO GERAL	14
CAPÍTULO 2 - REFERENCIAL TEÓRICO	16
2.1 Besouros rola-bosta (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae)	16
2.2 Funções ecológicas	18
2.3 Efeitos dos distúrbios nos besouros rola-bosta	20
2.4 Traços morfológicos e mudanças de uso da terra	23
REFERÊNCIAS	27
CAPÍTULO 3 - Dung beetle (Scarabaeidae: Scarabeinae) morphological traits show intraspecific variability in different land uses in the Cerrado biome	38
Introduction	39
Material and methods	40
Study area	40
Dung beetle sampling and species selection	42
Morphological traits	43
Data analysis	48
Results	48
Discussion	52
References	54
SUPPLEMENTARY MATERIAL	61

CAPÍTULO 1 - INTRODUÇÃO GERAL

A conversão de áreas naturais para uso humano transformou a superfície do planeta e causou um impacto extensivo nos ecossistemas (FOLEY et al., 2005). Esta conversão é agravada pela expansão do uso de áreas agrícolas e da urbanização sem nenhum critério para mitigar os impactos ambientais (HANSEN; DEFRIES; TURNER, 2012). O que leva ao declínio da biodiversidade, fragmentação de habitats, mudanças climáticas, introdução de espécies exóticas e superexploração de espécies nativas (DU; HUANG, 2017; ALIJANI; HOSSEINALI; BISWAS, 2020). Dessa forma, há um impacto direto na quantidade e qualidade dos serviços ecossistêmicos fornecidos, que são fundamentais para manutenção de diversas atividades essenciais, como a produção de alimentos, matéria-prima para indústrias e recursos genéticos para medicamentos (RODRÍGUEZ-ECHEVERRY et al., 2018; HASAN et al., 2020).

O avanço da fronteira agrícola é reconhecido como uma das maiores causas das mudanças de uso da terra, sobretudo após a “Revolução Verde” na década de 1960. Assim, possibilitou a produção em áreas antes vistas como inviáveis para agricultura, devido ao emprego de um pacote tecnológico destinado para modernizar a agricultura, baseado principalmente no uso de fertilizantes químicos e sementes melhoradas (MATSON; PARTON; SWIFT, 1997; EVENSON; GOLLIN, 2003). Esse movimento trouxe profundas mudanças econômicas, sociais e ambientais para os países em desenvolvimento. Do ponto de vista ambiental, várias áreas naturais foram substituídas por plantações agrícolas e pastagens destinadas para pecuária de corte e leite, além do consequente aumento da urbanização nesses locais (KLINK; MOREIRA, 2002).

Foi o caso do Cerrado no Brasil que originalmente ocupava cerca de 21% do território nacional (KLINK; MACHADO, 2005). A ocupação do Cerrado impulsionou o desmatamento para implantação das novas práticas modernas de agricultura e colocou o Brasil em posição de destaque no comércio internacional de *commodities* (PESSÔA, 2020). Ao passo que, devido ao avanço e ocupação da terra, as áreas naturais do Cerrado foram significativamente perdidas esse bioma é classificado como um *hotspot* de biodiversidade, ou seja, apresenta um alto nível de espécies endêmicas e perdeu mais 70% de sua área original (MYERS, 1988; MYERS et al., 2000; SANO et al., 2019). O Cerrado é uma savana tropical, caracterizada por mosaicos com diversas fitofisionomias, que vão desde campos e savanas até formações florestais e abrigam grande quantidade de espécies (OLIVEIRA-FILHO; RATTER, 2002). Além disso, esse bioma é fundamental para a

manutenção dos corpos hídricos da América do Sul, pois abriga cabeceiras e grande parte das bacias hidrográficas do continente como o Paraná-Paraguai, Araguaia-Tocantins e bacias do rio São Francisco, além de regiões de drenagem dos rios Xingu e Tapajós que são parte dos principais afluentes do Rio Amazonas (LATRUBESSE et al., 2019).

Todas as modificações vão desencadear uma série de eventos que estão interrelacionados como alterações no ciclo hídrico, na geomorfologia e temperatura causando impactos para as diversas formas de vida desse bioma. Os impactos dos distúrbios na biodiversidade no Cerrado ainda não estão totalmente elucidados, já que as savanas foram menos estudadas que as florestas tropicais úmidas, portanto pouco é conhecido sobre seu funcionamento, o que é necessário para preservar as áreas remanescentes e melhorar a forma com que as áreas modificadas são manejadas (HUNTLEY; WALKER, 2012). A produção de conhecimento científico nesse bioma é muito importante para a sociedade, pois pode ser utilizado para moldar as políticas públicas e a tomada de decisões. Portanto, é fundamental entender como as comunidades biológicas se comportam e como respondem às mudanças de uso da terra no Cerrado.

No estudo de dinâmica de comunidades, muitas vezes são avaliados como essas comunidades se modificam em escala temporal e espacial. Tendo em vista que é inviável estudar todas as comunidades que compõem um ecossistema, normalmente são utilizados uma espécie ou grupo de espécies como bioindicadores (HOLT; MILLER, 2011). Essas espécies devem representar o impacto de uma mudança ambiental em um habitat, comunidade ou ecossistema e fornecer respostas sobre a qualidade do ambiente investigado (PAOLETTI, 1999; CARIGNAN; VILLARD, 2002). Os artrópodes são frequentemente usados para esse fim, já que formam o maior grupo de espécies terrestres em riqueza e biomassa, além de serem importantes para o funcionamento dos ecossistemas (MCGEOCH, 1998; EGGLETON, 2020; WILSON; FOX, 2020).

A maioria dos estudos envolvendo bioindicadores foram realizados com atributos de comunidade verificando as respostas das comunidades biológicas por meio da riqueza e composição de espécies e abundância de indivíduos (e.g. SHAHABUDDIN, 2010; KORASAKI et al., 2013; MACEDO et al., 2020), mas nesse método há a presunção de que todas as espécies têm a mesma contribuição para o funcionamento dos ecossistemas, o que é contestável (DES ROCHES et al., 2017). Além disso, muitos debates sobre os impactos da perda de biodiversidade no funcionamento dos ecossistemas têm focado em níveis organizacionais mais altos, considerando o papel de espécies e organismos em vez de grupos de espécies. Assim, entender o papel funcional de organismos e

espécies é crucial para prever sua contribuição e importância ecológica para o funcionamento dos ecossistemas (e.g. CARVALHO et al., 2018). Os traços funcionais estão ligados com a capacidade de indivíduos sobreviverem e reproduzirem no ambiente em que se encontram (*fitness* ou aptidão) e podem ser de natureza morfológica, fisiológica ou comportamental (VIOLLE et al., 2007). Assim, abordagens que incluam informações sobre os traços funcionais são promissoras e ajudam a compreender os mecanismos entre as características dos indivíduos (traits) e suas funções ecológicas, complementando as avaliações tradicionais baseadas na taxonomia.

As respostas dadas por esses estudos podem contribuir para o desenvolvimento de políticas sustentáveis para a conversão do uso da terra, assim como colaborar para o entendimento da resiliência desses sistemas frente aos distúrbios. Isso está relacionado com os Objetivos de Desenvolvimento Sustentável da Organização das Nações Unidas (ODS – ONU), no qual, o objetivo 15 está de acordo com a promoção do uso sustentável dos ecossistemas terrestres, deter e reverter a degradação da terra e a perda da biodiversidade. Assim, essa dissertação objetiva compreender como as mudanças no uso da terra no Cerrado influenciam os traços morfológicos dos besouros rola-bosta.

CAPÍTULO 2 - REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Besouros rola-bosta (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae)

Os besouros escarabeíneos são também popularmente conhecidos como besouros do esterco ou besouros rola-bosta, são insetos da ordem Coleoptera que pertencem à família Scarabaeidae, subfamília Scarabaeinae. No mundo, são conhecidas aproximadamente 7.000 espécies e no Brasil, até o momento, já foram descritas 778 espécies, distribuídas em 65 gêneros, sendo que 62 espécies são endêmicas do Brasil (VAZ-DE-MELLO, 2022). Apesar de possuírem uma distribuição mundial, exceto no continente antártico, as regiões tropicais apresentam a maior diversidade de espécies, comparando com as zonas temperadas do globo (HALFFTER, 1991).

Os integrantes da subfamília Scarabaeinae são, em geral, coprófagos (HOLTER, 2016). Por isso, formam um grupo de interesse ecológico, pelo fato desses organismos explorarem um recurso global comum, efêmero e imprevisível que, apresenta diferentes padrões de distribuição e diversidade em diferentes escalas (HANSKI; CAMBEFORT, 1991). A maior parte do esterco é constituída por fibras vegetais, como ligninas e celulose, o aparelho bucal dos besouros impede que essas partículas maiores sejam ingeridas e isso maximiza a qualidade nutricional do material ingerido (HOLTER, 2000). Então, a

nutrição propriamente dita dos besouros é constituída por microrganismos e debris celulares do intestino presentes no esterco (HOLTER; SCHOLTZ, 2007). A maioria dos besouros rola-bosta coprófagos não apresentam preferência, se alimentam de fezes de vários animais, alguns apresentam certo nível de preferência por fezes de alguns animais e, um número consideravelmente reduzido de besouros rola-bosta pode ser considerado especialista em fezes de uma única espécie animal (HANSKI; CAMBERFORT, 1991; e.g. LARSEN; LOPERA; FORSYTH, 2006; RAINE; SLADE, 2019). Espécies especialistas podem, também, diminuir a competição e aumentar a diversidade dentro da comunidade (HALFFTER, 1991; e.g. LARSEN; LOPERA; FORSYTH, 2006).

Apesar dessa adaptação bem-sucedida para a coprofagia há relatos desses insetos se alimentando dos mais variados recursos como frutos e cogumelos em decomposição (ANDUAGA, 2000; MELLO, 2009), carcaças ou até mesmo apresentando comportamento de predação de outros invertebrados artrópodes (CANO, 1998; HALFFTER; HALFFTER, 2009; SILVA, 2011) ou não artrópodes (MARTÍN et al., 2021). O comportamento de forrageamento dos besouros rola-bosta consiste em realizar pequenos voos na tentativa de encontrar esterco fresco ou outro recurso utilizado, o padrão do voo é aleatório e é característico nas espécies que possuem maior tamanho corporal (> 10 mm) (HANSKI; CAMBERFORT, 1991). Outra forma é empoleirar-se nas folhas da vegetação rasteira com as antenas estendidas para identificarem o odor do recurso fresco, comportamento característico das espécies de menor tamanho corporal (LOUZADA, 1998; SALOMÃO; LIRA; COSTA, 2016; NORIEGA et al., 2020). Outra forma de localizar o recurso é por meio da foresia, em que os besouros são transportados por outras espécies (VAZ-DE-MELLO; LOUZADA, 1997; JACOBS et al., 2008).

O esterco também é utilizado para a nidificação. O processo envolve a construção de túneis e câmaras, por onde o recurso é transportado e armazenado formando ninhos com bolas de esterco abaixo do solo para oviposição e desenvolvimento das larvas (HALFFTER; EDMONDS, 1982). Esse tipo de comportamento complexo e eficiente de nidificação não é comum nos insetos, ele possibilita a proteção das larvas, contra o ataque de predadores e outras adversidades, permitindo que um maior número de ovos chegue à fase adulta, aumentando o sucesso reprodutivo dos besouros rola-bosta (HANSKI; CAMBERFORT, 1991).

A forma como alocam o recurso para alimentação e nidificação permite classificá-los em três guildas distintas, com espécies bem definidas morfológica e taxonomicamente (HANSKI; CAMBERFORT, 1991). Os grupos são conhecidos como: (i)

escavadores ou paracoprídeos, (ii) rola-dosta ou telecoprídeos e (iii) residentes ou endocoprídeos. Nos escavadores a alocação do recurso é realizada abaixo ou adjacente ao recurso principal de modo vertical, as porções do recurso são transportadas por meio de túneis e galerias e são alocadas em câmaras escavadas pelos besouros. Já os rola-dosta rola o recurso para longe da fonte inicial e após o enterram, algumas espécies têm comportamento subsocial, com machos e fêmeas cooperando (HALFFTER; MATTHEWS, 1966). A cooperação entre machos e fêmeas observada nos rola-dosta pode ser considerada um comportamento subsocial, aliado ao cuidado parental demonstrado por algumas espécies, que protegem e limpam seus ninhos (SIMMONS; RIDSDILL-SMITH, 2011). Por fim, o grupo dos residentes, que realizam todo seu desenvolvimento no interior do próprio recurso inicial sem realizar nenhum tipo de alocação (HANSKI; CAMBEFORT, 1991).

A comunidade de besouros rola-dosta é altamente sazonal, a maior atividade ocorre durante o período chuvoso, período em que é registrada a maior abundância e riqueza de espécies (PRICE, 2004). Além disso, na época das chuvas há uma maior abundância de mamíferos, aumentando a disponibilidade de recurso (HERNANDÉZ, 2005). Os besouros rola-dosta também podem ser classificados quanto ao período de atividade que pode ser noturno, diurno ou intermitente, e ainda há espécies com preferência no período crepuscular. Essas diferenças no período de atividade se devem a uma intensa competição interespecífica por recurso. Adaptações fisiológicas e nos olhos permitem esses comportamentos diferenciados, como a regulação da temperatura corporal e a visualização de obstáculos enquanto voam durante a noite (CAVENEY; SCHOLTZ; MCINTYRE, 1995; HOWDEN; HOWDEN; STOREY, 1991).

2.2 Funções ecológicas

A manipulação do esterco, proveniente do comportamento de alimentação e reprodução, pelos besouros rola-dosta resulta em diversas funções ecológicas (NICHOLS et al., 2008). Ao enterrar porções de esterco, os besouros contribuem para a reciclagem de nutrientes evitando, por exemplo, a perda de nitrogênio em forma de amônia volatilizada, com isso há uma melhoria na fertilidade do solo devido à maior disponibilidade de nitrogênio para as plantas (MENÉNDEZ et al., 2016; MALDONADO et al., 2019). Outro benefício é a bioturbação, que contribui para a aeração e porosidade do solo, melhorando as características físicas, permitindo a melhor infiltração da água e circulação do ar (BROWN et al., 2010; FARIAS; HERNANDEZ, 2017; BADENHORST

et al., 2018). Os escavadores possuem um papel fundamental nessa função de bioturbação, pois os túneis escavados por eles para a formação dos ninhos, levam grandes porções do solo para a superfície (HANSKI; CAMBEFORT, 1991). A profundidade dos túneis e quantidade de solo removido está diretamente relacionada com o tamanho do corpo do besouro (EDWARDS; ASCHENBORN, 1987).

Nesse processo, ainda pode ocorrer a dispersão secundária de sementes (e.g. ANDRESEN, 2001). Não é interessante para os besouros a permanência da semente nos ninhos, já que elas não serão consumidas pelas larvas, portanto, muitas vezes a semente é retirada (NICHOLS et al., 2008). A quantidade de sementes dispersadas está relacionada a diversos elementos como o tamanho do besouro e quantidade de fezes, da mesma forma, o sucesso de germinação da semente é multifatorial e, está relacionado com as interações de predação, patógenos e a profundidade que a semente foi enterrada (ANDRESEN; LEVEY, 2004; BRAGA et al., 2013; GRIFFITHS et al., 2016).

Os besouros rola-bosta ainda são responsáveis pela polinização de algumas plantas como algumas espécies das famílias Araceae e Lowiaceae, que produzem odores característicos atraindo algumas espécies de besouros, essas relações não são comuns e foram resultados de coevolução entre as espécies envolvidas (SAKAI; INOUE, 1999; GIBERNAU; MACQUART, PRZETAK, 2004). Quando há o envolvimento de besouros rola-bosta em relações de predação eles podem atuar como reguladores tróficos, como no caso das rainhas de formigas do gênero *Atta* que são predadas pelos besouros durante o voo nupcial (FORTI et al., 2012).

Os besouros rola-bosta desempenham um papel fundamental na pecuária, pois auxiliam no equilíbrio do ambiente e promovem inúmeros benefícios como aumentar a área de pastejo quando enterram o esterco, pois os bovinos evitam pastar ao redor do esterco acumulado na pastagem (ANDERSON; MERRITT; LOOMIS, 1984). Além disso, os besouros rola-bosta possuem um papel fundamental no controle biológico em importantes pragas da pecuária como moscas hematófagas e helmintos gastrointestinais (BRAGA et al., 2012; SANDS; WALL, 2017).

A *Haematobia irritans* (Linnaeus, 1758), conhecida popularmente como mosca-dos-chifres, é uma praga importante em diversos países (BARROS, 2001) cuja infestação leva a uma diminuição da produção de leite e redução no ganho de peso diário na produção de bovinos (BIANCHIN et al., 2004). Além disso, a infestação pela mosca-dos-chifres está diretamente relacionada com a redução do bem-estar animal e com a transmissão de algumas doenças como vetor mecânico (e.g. BYFORD; CRAIG;

CROSBY, 1992; WOOLEY et al., 2018). As perdas foram estimadas em 2.558,32 milhões de dólares por ano no Brasil, gerando significativos prejuízos econômicos para a bovinocultura de leite e de corte (GRISI et al., 2014). As moscas competem por recurso com os besouros rola-bosta, pois elas também utilizam o esterco fresco de mamíferos para depositar seus ovos e desenvolvimento de suas larvas, então o movimento de enterrar o esterco pelos besouros acaba suprimindo as populações dessas moscas (BRAGA et al., 2012).

Além disso, quando o esterco é enterrado pelos besouros rola-bosta pode inviabilizar o desenvolvimento de helmintos gastrointestinais acarretando mais um benefício para a pecuária (SANDS; WALL, 2017). As infestações por helmintos gastrointestinais impactam negativamente a produção de carne e leite pelos bovinos (CHARLIER; SANDERS; VERCROY, 2009) e são responsáveis pelas perdas econômicas mais significativas relacionadas ao parasitismo na bovinocultura. Estima-se essa perda em aproximadamente 7.107,97 milhões de dólares por ano (GRISI et al., 2014).

Algumas das funções ecológicas dos besouros rola-bosta podem ser consideradas serviços ecossistêmicos, isso significa que parte dessas funções são consideradas bens e serviços que beneficiam os seres humanos (DE GROOT; WILSON; BOUMANS, 2012). Estima-se que apenas no Reino Unido a indústria pecuária economize 367 milhões de libras por ano pelos serviços prestados por besouros rola-bosta (BEYNON; WAINWRIGHT; CHRISTIE, 2015). Os serviços ecossistêmicos dependem da estrutura da comunidade de besouros, sendo que a riqueza, a abundância e a biomassa podem influenciar os resultados obtidos (BEYNON et al., 2012; MANNING et al., 2016).

2.3 Efeitos dos distúrbios nos besouros rola-bosta

Os distúrbios podem ser eventos naturais e/ou de origem humana nos ecossistemas e ajudam a modular a estrutura das comunidades biológicas ao longo do tempo, e geralmente são causados por fatores físicos, químicos e biológicos (e.g. ROCKSTRÖM et al., 2009). Entretanto, os distúrbios que têm origem na ação humana ocorrem rapidamente com amplas proporções que podem gerar consequências drásticas e inesperadas para o funcionamento dos ecossistemas e para a estrutura das comunidades (STEFFEN et al., 2018).

A conversão de habitats naturais para atividades humanas como agricultura, mineração, urbanização levam à perda de habitat e fragmentação (HANSEN; DEFRIES;

TURNER, 2012). Esses distúrbios transformam a paisagem, causam diminuição do habitat natural. Isso resulta em um empobrecimento dos fragmentos menores e das bordas devido às alterações da estrutura original, ainda há o aumento da incidência de radiação solar, que altera o microclima (LUMARET; KADIRI; BERTRAND, 1992; FILGUEIRAS; IANNUZZI; LEAL, 2011). Além disso, o distanciamento entre os fragmentos pode levar ao isolamento de populações, o que limita a dispersão, funções ecológicas e fluxo de genes (QUINN; HARRISON, 1988). Isso favorece a seleção de organismos que se adaptam às novas condições, na maioria das vezes, espécies funcionalmente similares, resultando na homogeneização biótica que descaracteriza os atributos funcionais da comunidade inferindo em alterações ou perda de serviços ecossistêmicos (OLDEN; ROONEY, 2006).

Assim, os distúrbios antrópicos causam modificação nas diversas comunidades de rola-bosta, diminuindo suas funções e serviços ecológicos (FUZESSY et al., 2021). Essas modificações nas comunidades resultam na diminuição da riqueza, abundância, biomassa, além disso, recentemente, notou-se modificações na diversidade funcional, pois devido aos distúrbios são gerados filtros ambientais que selecionam espécies menos especializadas, menores e menos móveis (SIMONS; WEISSER; GOSSNER, 2015; BEIROZ et al. 2018).

As mudanças microclimáticas são consideradas fatores chave no empobrecimento e perda de espécies pela menor tolerância fisiológica (DUFFY et al., 2015). A modificação da estrutura da vegetação possibilita a maior incidência de radiação solar, aumento da temperatura e diminuição da umidade limitando a capacidade de dispersão e colonização das espécies (LARSEN, 2012). A diferença entre a temperatura corporal e a temperatura do ambiente e massa corporal explicam a habilidade de rola-bosta de explorar habitats abertos. Em um estudo comparando floresta nativa, agroflorestal e pastagens os autores verificaram que espécies pequenas e diurnas têm uma menor diferença entre a temperatura corporal e do ambiente e são capazes de explorar áreas abertas desflorestadas, como as pastagens (GÓMEZ; VERDÚ; ZURITA, 2020). As espécies noturnas geralmente apresentam alta diferença entre a temperatura corporal e do ambiente em todos os habitats, em habitats abertos seus hábitos são noturnos e em ambientes com maior cobertura de dossel seu período de atividade pode variar já que não possui relação com incidência direta do sol (GÓMEZ; VERDÚ; ZURITA, 2020).

Indivíduos adaptados a habitats específicos dificilmente conseguirão estender suas atividades para ambientes alterados ou mesmo áreas naturais abertas (SPECTOR;

AYZAMA, 2003). Os distúrbios em função de atividades antrópicas em áreas originalmente de restingas, por exemplo, levaram a uma troca de espécies dominantes e perda de besouros endêmicos. Nesse caso, nem a riqueza e a abundância foram bons indicadores dos distúrbios, as áreas que sofreram distúrbios foram colonizadas por espécies generalistas como o *Dichotomius nesus* (Olivier, 1789) substituindo as espécies endêmicas e adaptadas ao ambiente de restinga como o *Dichotomius schiffleri* (Vaz-de-Mello, Gavino & Louzada, 2001) (VIEIRA; LOUZADA; SPECTOR, 2008).

Em outros casos, os efeitos causados pelos distúrbios podem ser mais sutis e podem ser observados a nível de indivíduos “doentes” que precedem alterações na dinâmica das populações e comunidades (COOKE et al., 2013). Assim, com o aumento da urbanização foram observados efeitos negativos, como diminuição da massa corporal e do teor de lipídeos, na condição fisiológica de besouros da espécie *Dichotomius guaribensis* (Valois, Vaz-de-Mello e Silva, 2017), espécie endêmica da mata atlântica, esses resultados podem sugerir uma menor provisão de serviços ecossistêmicos (SALOMÃO et al., 2020).

Os padrões de respostas das comunidades aos distúrbios podem variar em diferentes fitofisionomias. De modo geral, a intensificação do uso da terra diminui a riqueza, abundância e biomassa de espécies, esse padrão é regularmente observado quando as florestas tropicais são substituídas por usos da terra mais simplificados, como agricultura e pastagens (SHAHABUDDIN, 2010; BRAGA et al., 2012; KORASAKI et al., 2013). Os ecossistemas tropicais como o Cerrado são ambientes heterogêneos, isso possibilita a existência de uma pluralidade de nichos ecológicos e riqueza de espécies que reflete em uma comunidade de besouros rola-bosta altamente diversa (ALMEIDA; LOUZADA, 2009).

A perda de besouros de maior tamanho corporal é preocupante, pois são os mais eficientes para remover o esterco (KORASAKI et al., 2013; NERVO et al., 2014). Como resultado, observa-se uma compensação com o aumento da abundância de espécies de menor tamanho corporal. As espécies de menores podem ser eficientes em sistemas com uma menor intensificação de modificação e que preservam uma certa complexidade como florestas secundárias e agroflorestas. Em sistemas mais simplificados como as pastagens pode ocasionar em perda de função e há um prejuízo no funcionamento do ecossistema (BRAGA et al., 2012). Visto que, quanto maior a diversidade funcional maior a possibilidade de maximizar os serviços ecossistêmicos fornecidos por estes insetos (MANNING et al., 2016).

As comunidades de besouros rola-bosta quase sempre apresentarão mudanças devido aos distúrbios antrópicos, mas essas comunidades vão responder de maneira diferente dependendo do ambiente original que foi modificado, isso quer dizer que as mudanças nas comunidades de besouros das florestas primárias não terão a mesma resposta que as comunidades de besouros encontrados nas savanas. Ambientes de savana tropical, como o Cerrado, são naturalmente formados por mosaicos de diversas fitofisionomias produzindo uma paisagem estruturalmente complexa (OLIVEIRA-FILHO; RATTER, 2002). Esse fato influencia na diversidade de besouros rola-bosta, pois todas as fitofisionomias possuem espécies próprias que interagem entre os habitats e são importantes para conservação (ALMEIDA; LOUZADA, 2009).

Há pouco conhecimento sobre como os distúrbios afetam as comunidades do Cerrado. Entretanto, em uma avaliação o Cerrado *sensu stricto* apresentou maior riqueza e menor abundância de espécies quando comparado à mata ciliares e pastagens (CORREA et al., 2019). Isso pode ser explicado por muitas espécies serem tolerantes às altas temperaturas, exposição ao sol e solos compactados (KRELL et al., 2013). Nas áreas de Cerrado que foram convertidas em pastagens, a modificação da estrutura da vegetação e da fonte de recursos parece exercer efeitos negativos na comunidade de besouros rola-bosta, a simplificação da cobertura vegetal e a grande disponibilidade de uma única fonte de recursos, como o esterco bovino, pode acarretar perdas de espécies de besouro nativos do Cerrado (MACEDO et al., 2020). Além disso, besouros das áreas preservadas ao redor servem como reservatórios, pois utilizam a pastagem como área transicional devido à alta disponibilidade de recurso. Por isso é importante preservar as áreas naturais ao redor de ambientes modificados que se beneficiam das funções ecológicas desses insetos.

2.4 Traços morfológicos e mudanças de uso da terra

Entender como as mudanças de uso da terra afetam a biodiversidade é fundamental. As métricas taxonômicas são as mais utilizadas no estudo de besouros rola-bosta, mas é necessária uma análise mais refinada identificando se a alteração da comunidade é precedida por uma resposta específica das espécies aos distúrbios (e. g. SALOMÃO et al., 2020). Como as características dos indivíduos de uma mesma espécie variam em relação aos distúrbios do ambiente em que se encontram, permite um entendimento mais acurado desses processos (CIANCIARUSO et al., 2009). Assim, os traços funcionais são características morfológicas, comportamentais ou fisiológicas medidas a nível de indivíduo que impactam indiretamente o fitness por meio dos seus

efeitos no crescimento, reprodução e sobrevivência (VIOLLE et al., 2007). Então, avaliar traços funcionais ao longo de um gradiente é uma forma de compreender o funcionamento das comunidades e como elas interagem com o ambiente (MORETTI; LEGG, 2009).

Os traços funcionais são capazes de prever funções das espécies, características da comunidade, interações entre níveis tróficos e complementar as métricas taxonômicas constantemente utilizadas para monitorar a biodiversidade (VIOLLE et al., 2007). Além disso esses traços podem ser classificados como traços de resposta, ou seja, determinam a resposta das espécies às mudanças ambientais ou a uma interação com outro organismo do mesmo nível trófico ou outro; ou traços de efeito que refletem o efeito das espécies numa função ecossistêmica ou interação com outro nível trófico ou ambos. Medidas morfológicas são usadas diretamente como traços funcionais, porque a morfologia reflete tipicamente a interação de um organismo com o ambiente e suas funções ecológicas (BERTOSSA, 2011). Apesar de essa ser uma análise sólida para plantas (e.g. DIÁZ et al., 2007), ultimamente surgiram métodos e análises realizados com artrópodes (VANDEWALLE et al., 2007; SIMONS; WEISSER; GOSSNER, 2015).

Com relação aos traços morfológicos um dos mais comuns é o tamanho do corpo, que pode ser entendido como medidas de comprimento, largura e volume do corpo, além da biomassa (MORETTI et al., 2016). Todas essas medidas podem ser consideradas preditoras de processos ecológicos, além de serem fortemente correlacionados com as taxas metabólicas dos indivíduos e com características comportamentais (BERTOSSA, 2011). Os traços morfológicos de besouros rola-bosta podem prever traços comportamentais associados com comportamento de nidificação pelo tamanho e robustez da metatíbia, dispersão e período de atividade comparando o tamanho dos olhos; por isso o uso de traços morfológicos pode ajudar elucidar comportamentos difíceis de serem observados ou que não são registrados (RAINE et al., 2018).

Em estudos com artrópodes foi identificado que as mudanças no habitat moldam os traços morfológicos. Já em relação a mudança de uso da terra, foi identificado em cupins que traços morfológicos como tamanho do corpo, tamanho da perna e traços da mandíbula são menores em plantações de seringueiras que em florestas primárias relacionado com a diminuição da disponibilidade de recurso no ambiente alterado (LIU et al., 2019). Em um estudo com formigas avaliando o comprimento do fêmur e o tamanho do corpo foi diferente entre os usos da terra (remanescente nativo, pastagem nativa após plantio de trigo) e a riqueza de espécies acompanhou esse padrão (YATES; ANDREW, 2010). Em um estudo realizado com abelhas encontrou que abelhas de áreas urbanas

possuem menor tamanho corporal quando comparada às abelhas da zona rural (EGGENBERGER et al., 2019). Observaram, também, que na população urbana houve uma variação em um traço relacionado com aquisição de recurso, o comprimento da língua. Isso indica que os diferentes tipos de flores da cidade provocaram isso, enquanto as abelhas da zona rural têm acesso a uma menor variedade de flores não apresentaram essa diferenciação.

Traços funcionais de besouros rola-bosta afetam sua contribuição para o funcionamento de ecossistemas (SLADE et al., 2007). Recentemente verificaram a variabilidade intraespecífica de besouros neotropicais de diferentes comunidades de besouros em uma floresta tropical (GRIFFITHS et al., 2016). As diferenças intraespecíficas de traços morfológicos parecem aumentar com a modificação humana (RAINE et al., 2018). Em um estudo realizado nos ecossistemas carstícos do Vietnã, o comprimento do corpo e da biomassa de besouros respondem às mudanças de uso da terra. Além disso outros traços morfológicos como a razão entre comprimento e largura do élitro, a razão entre comprimento e largura da asa posterior e tamanho do metatarso em um gradiente de intensificação do uso da terra podem indicar como esses distúrbios estão filtrando características nos besouros rola-bosta (BUI et al., 2020).

Perrin e colaboradores (2021) verificaram que traços morfológicos foram selecionados em diferentes intensidades de pastejo. O distúrbio da pecuária em áreas com alta densidade de gado e intensivamente pastejada selecionou principalmente espécies de besouros residentes de menor tamanho corporal. Já a baixa intensidade de distúrbio e disponibilidade de recurso em manchas menos pastejadas selecionaram para uma gama restrita de estratégia de uso de recursos que melhoram a eficiência de forrageamento. Em manchas com pastejo moderado, e disponibilidade de recurso e distúrbio intermediários podem ter criado uma ampla gama de nichos potenciais, permitindo a coexistência de indivíduos com diferentes requerimentos ecológicos. Isso pode aumentar o espaço ocupado por traços morfológicos por uma comunidade de besouros rola-bosta e, portanto, resulta em maior riqueza de traços em manchas moderadamente pastejadas (PERRIN et al., 2021).

A biomassa é um dos traços funcionais mais importantes para definir as funções ecossistêmicas de besouros rola-bosta já que indivíduos maiores tendem a enterrar mais esterco (NERVO et al., 2014). Em outro estudo avaliando traços morfológicos e fisiológicos de besouros rola-bosta verificou-se que o comprimento do corpo, da biomassa, da massa de lipídeos diferiu em um gradiente de urbanização (SALOMÃO et

al., 2020). Esse estudo concluiu que os besouros são mais sensíveis urbanização do que ao tamanho de fragmento. E, possivelmente, que indivíduos com menor massa lipídica, ou seja, menos “saúdáveis” diminuiriam a provisão de seus serviços ecossistêmicos.

As implicações para essas variações morfológicas em besouros rola-bosta podem refletir em problemas na reprodução, dispersão, velocidade de remoção do esterco. A modificação de traços funcionais específicos em razão da conversão dos habitats naturais em sistemas mais manejados afeta a taxa de remoção do esterco, prejudicando a provisão de serviços ecossistêmicas fornecidos pelos besouros rola-bosta (BRAGA et al., 2012; MANNING et al., 2016). Além do impacto ecológico, as perdas econômicas podem ser expressivas para os agroecossistemas que são beneficiados com a remoção do esterco (BEYNON; WAINWRIGHT; CHRISTIE, 2015; HUERTA; ARELLANO; CRUZ, 2018).

REFERÊNCIAS

- ALIJANI, Z.; HOSSEINALI, F.; BISWAS, A. Spatio-temporal evolution of agricultural land use change drivers: A case study from Chalous region, Iran. **Journal of environmental management**, v. 262, p. 110326, 2020.
- 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.
- ANDERSON, J. R.; MERRITT, R. W.; LOOMIS, E. C. The insect-free cattle dropping and its relationship to increased dung fouling of rangeland pastures. **Journal of Economic Entomology**, v. 77, n. 1, p. 133-141, 1984.
- 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.
- 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.
- ANDUAGA, S. Escarabajos coprofagos (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados a hongos en la Sierra Madre Occidental, Durango, Mexico: con una compilacion de las especies micetofagas. **Acta Zoológica Mexicana**, México, v. 80, p. 119-130, 2000
- BADENHORST, J.; DABROWSKI, J.; SCHOLTZ, C. H.; TRUTER, W. F. Dung beetle activity improves herbaceous plant growth and soil properties on confinements simulating reclaimed mined land in South Africa. **Applied Soil Ecology**, v. 132, p. 53-59, 2018
- BARROS, A. T. M. Dynamics of *Haematobia irritans irritans* (Diptera: Muscidae) infestation on Nelore cattle in the Pantanal, Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 96, n. 4, p. 445-450, 2001.
- BEIROZ, W.; SAYER, E.; SLADE, E. M.; AUDINO, L.; BRAGA, R. F.; LOUZADA, J.; BARLOW, J. Spatial and temporal shifts in functional and taxonomic diversity of dung beetles in a human-modified tropical forest landscape. **Ecological Indicators**, v. 95, p. 518-526, 2018.
- BERTOSSA, R. C. Morphology and behavior: functional links in development and evolution. 2011.
- BEYNON, S. A. et al. Species-rich dung beetle communities buffer ecosystem services in perturbed agro-ecosystems. **Journal of Applied Ecology**, v. 49, n. 6, p. 1365-1372, 2012.

- BEYNON, S. A.; WAINWRIGHT, W. A.; CHRISTIE, M. The application of an ecosystem services framework to estimate the economic value of dung beetles to the UK cattle industry. **Ecological Entomology**, v. 40, p. 124-135, 2015.
- BIANCHIN, I.; KOLLER, W. W.; ALVES, R. G. O.; DETMANN, E. Efeito da mosca-dos-chifres, *Haematobia irritans* (L.) (Diptera: Muscidae), no ganho de peso de bovinos Nelore. **Ciência Rural**, v. 34, p. 885-890, 2004.
- 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** 8(2): e57786, 2013.
- BRAGA, R. F.; KORASAKI, V.; AUDINO, L. D.; LOUZADA, J. Are dung beetles driving dung-fly abundance in traditional agricultural áreas in the Amazon? **Ecosystems**, v. 16; p. 1173-1181, 2012.
- BROWN, J.; SCHOLTZ, C. H.; JANEAU, J. L.; GRELLIER, S.; PODWOJEWSKI, P. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) can improve soil hydrological properties. **Applied Soil Ecology**, v. 46, n. 1, p. 9-16, 2010.
- BUI, V. B.; ZIEGLER, T.; BONKOWSKI, M. Morphological traits reflect dung beetle response to land use changes in tropical karst ecosystems of Vietnam. **Ecological Indicators**, v. 108, p. 105697, 2020.
- BYFORD, R. L.; CRAIG, M. E.; CROSBY, B. L. A review of ectoparasites and their effect on cattle production. **Journal of Animal Science**, v. 70, n. 2, p. 597-602, 1992.
- CANO, E.B. *Deltochilum valgum* acropyge Bates (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): habitats and distribution. The Coleopterists Bulletin, Washington, v. 52, n. 2, p. 174-178, June. 1998.
- CARIGNAN, V.; VILLARD, M. A. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: a review. **Environmental monitoring and assessment**, v. 78, n. 1, p. 45-61, 2002.
- CARVALHO, R. L.; FRAZÃO, F.; FERREIRA-CHÂLINE, R. S.; LOUZADA, J.; CORDEIRO, L.; FRANÇA, F. Dung burial by roller dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae): An individual and specific-level study. **International Journal of Tropical Insect Science**, v. 38, n. 4, p. 373-380, 2018.
- sands
- CAVENEY, S.; SCHOLTZ, C. H.; MCINTYRE, P. Patterns of daily flight activity in onitine dung beetles (Scarabaeinae: Onitini). **Oecologia**, v. 103, n. 4, p. 444-452, 1995.

CHARLIER, J.; SANDERS, M.; VERCRUYSSSE, J. The direct costs of infections with gastrointestinal nematodes and liver fluke in the Flemish dairy population. **Vlaams Diergeneeskundig Tijdschrift**, v. 78, n. 4, p. 196-200, 2009.

CIANCIARUSO, M. V.; BATALHA, M. A.; GASTON, K. J.; PETCHEY, O. L. Including intraspecific variability in functional diversity. **Ecology**, v. 90, n. 1, p. 81-89, 2009.

COOKE, S. J.; SACK, L.; FRANKLIN, C. E.; FARRELL, A. P.; BEARDALL, J.; WIKELSKI, M.; CHOWN, S. L. et al. What is conservation physiology? Perspectives on an increasingly integrated and essential science. **Conservation Physiology**, v. 1, n. 1, 2013.

CORREA, C. M. A.; BRAGA, R. F.; PUKER, A. KORASAKI, V. Patterns of taxonomic and functional diversity of dung beetles in a human-modified variegated landscape in Brazilian Cerrado. **Journal of Insect Conservation**, v. 23, n. 1, p. 89-99, 2019.

DE GROOT, R. S.; WILSON, M. A.; BOUMANS, R. M. J. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. **Ecological Economics**, v. 41, n. 3, p. 393-408, 2002.

DES ROCHES, S.; POST, D. M.; TURLEY, N. E.; BAILEY, J. K.; HENDRY, A. P.; KINNISON, M. T.; SCHWEITZER, J. A.; PALKOVACS, E. P. The ecological importance of intraspecific variation. **Nature ecology & evolution**, v. 2, n. 1, p. 57-64, 2018.

DÍAZ, S.; LAVOREL, S.; BELLO, F.; QUÉTIER, F.; GRIGULIS, K.; ROBSON, M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 52, p. 20684-20689, 2007.

DU, X.; HUANG, Z. Ecological and environmental effects of land use change in rapid urbanization: The case of hangzhou, China. **Ecological Indicators**, v. 81, p. 243-251, 2017.

DUFFY, G. A.; COETZEE, B. W. T.; JANION-SCHEEPERS, C.; CHOWN, S. L. Microclimate-based macrophysiology: implications for insects in a warming world. **Current Opinion in Insect Science**, v. 11, p. 84-89, 2015.

EDWARDS, P. B.; ASCHENBORN, H. H. Patterns of nesting and dung burial in Onitis dung beetles: implications for pasture productivity and fly control. **Journal of Applied Ecology**, p. 837-851, 1987.

EGGENBERGER, H.; FREY, D.; PELLISSIER, L.; GHAZOUL, J.; FONTANA, S.; MORETTI, M. Urban bumblebees are smaller and more phenotypically diverse than their rural counterparts. **Journal of Animal Ecology**, v. 88, n. 10, p. 1522-1533, 2019.

EGGLETON, P. The State of the World's Insects. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 45, p. 61-82, 2020.

EVENSON, R. E.; GOLLIN, D. Assessing the impact of the Green Revolution, 1960 to 2000. **Science**, v. 300, n. 5620, p. 758-762, 2003.

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

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

FOLEY, J. A.; DEFRIES, R.; ASNER, G. P.; BARFORD, C.; BONAN, G.; CARPENTER, S. R.; CHAPIN, F. S.; COE, M. T.; DAILY, G. C.; GIBBS, H. K.; HELKOWSKI, J. H.; HOLLOWAY, T.; HOWARD, E. A.; KUCHARIK, C. J.; MONFREDA, C.; PATZ, J. A.; PRENTICE, I. C.; RAMANKUTTY, N.; SNYDER, P. K. Global consequences of land use. **Science**, v. 309, n. 5734, p. 570-574, 2005.

FORTI, L. C.; RINALDI, I. M. P.; CAMARGO, R. S.; FUJIHARA, R. T.; Predatory Behavior of *Canthon virens* (Coleoptera: Scarabaeidae): A Predator of Leafcutter Ants. *Psyche: A Journal of Entomology*, v. 2012, 2012.

FRANÇA, F.; BARLOW, J.; ARAÚJO, B.; LOUZADA, J. Does selective logging stress tropical forest invertebrates? Using fat stores to examine sublethal responses in dung beetles. **Ecology and evolution**, v. 6, n. 23, p. 8526-8533, 2016.

FUZESSY, L. F.; BENÍTEZ-LÓPEZ, A.; SLADE, E. M.; BUFALO, F. S.; MAGRO-DE-SOUZA, G. C.; PEREIRA, L. A.; CULOT, L. Identifying the anthropogenic drivers of declines in tropical dung beetle communities and functions. **Biological Conservation**, v. 256, p. 109063, 2021.

GIBERNAU, M.; MACQUART, D.; PRZETAK, G. Pollination in the genus *Arum*—a review. **Aroideana**, v. 27, p. 148-166, 2004.

GÓMEZ, V. C. G.; VERDÚ, J. R.; ZURITA, G. A. Thermal niche helps to explain the ability of dung beetles to exploit disturbed habitats. **Scientific reports**, v. 10, n. 1, p. 1-14, 2020.

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.

GRIFFITHS, H. M.; LOUZADA, J.; BARDGETT, R. D.; BARLOW, J. Assessing the importance of intraspecific variability in dung beetle functional traits. **PloS one**, v. 11, n. 3, p. e0145598, 2016.

GRISI, Laerte et al. Reassessment of the potential economic impact of cattle parasites in Brazil. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v. 23, p. 150-156, 2014.

HALFFTER, G. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). **Biogeographia–The Journal of Integrative Biogeography**, v. 15, n. 1, 1991.

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.; HALFFTER, V. Why and where coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) eat seeds, fruits or vegetable detritus. **Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa**, v. 45, n. nd, 2009.

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

HANSEN, A. J.; DEFRIES, R. S.; TURNER, W. Land use change and biodiversity. In: **Land change science**. Springer, Dordrecht, 2012. p. 277-299.

HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. *Dung Beetle Ecology*. Princeton, New Jersey, 1991, 481p.

HASAN, S. S.; ZHEN, L.; MIAH, M. G.; AHAMED, T.; SAMI, A. Impact of land use change on ecosystem services: A review. **Environmental Development**, v. 34, p. 100527, 2020.

HERNÁNDEZ, M. I. M. 2005. Artrópodes: besouros Scarabaeidae (Coleoptera) do Curimataú, Paraíba, pp. 369-380. In ARAÚJO, F. S.; RODAL, M. J. N.; BARBOSA, M. R. V. (eds.). **Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga para suporte a estratégias regionais de conservação**. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.

HOLT, E. A.; MILLER, S. W. Bioindicators: using organisms to measure. **Nature**, v. 3, p. 8-13, 2011.

HOLTER, P. Herbivore dung as food for dung beetles: elementary coprology for entomologists. **Ecological entomology**, v. 41, n. 4, p. 367-377, 2016.

HOLTER, P. Particle feeding in Aphodius dung beetles (Scarabaeidae): old hypotheses and new experimental evidence. **Functional Ecology**, p. 631-637, 2000.

HOLTER, P.; SCHOLTZ, C. H. What do dung beetles eat?. **Ecological Entomology**, v. 32, p. 690-697, 2007.

HOWDEN, H. F.; HOWDEN, A. T.; STOREY, R. I. Nocturnal perching of Scarabaeine dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in an Australian tropical rain forest. **Biotropica**, p. 51-57, 1991.

HUNTLEY, B. J.; WALKER, B. H. (Ed.). **Ecology of tropical savannas**. Springer Science & Business Media, 2012.

JACOBS, J.; NOLE, I.; PALMINTERI, S.; RATCLIFFE, B. First come, first serve: “sit and wait” behaviour in dung beetles at the source of primate dung. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 37, n. 6, p. 641-645, Nov./Dec. 2008

KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. Conservation of the Brazilian Cerrado. **Conservation biology**, v. 19, n. 3, p. 707-713, 2005.

KLINK, C.A.; MOREIRA, A.G. Past and current human occupation, and land use. In: OLIVEIRA, P.S.; MARQUIS, R.J. (Ed.). **The Cerrados of Brazil**. Nova Iorque: Columbia University Press, 2002. p.69-88.

KRELL, F.T.; KRELL-WESTERWALBESLOH, S.; WEIß, I.; EGGLETON, P.; LIENHART, K. E. Spatial separation of Afrotropical dung beetle guilds: a trade-off between competitive superiority and energetic constraints (Coleoptera: Scarabaeidae). **Ecography**, v. 26, n. 2, p. 210-222, 2003.

KORASAKI, V.; BRAGA, R. F.; ZANETTI, R.; MOREIRA, F. M. S.; VAZ-DE-MELLO, F. Z.; LOUZADA, J. Conservation value of alternative land-use systems for dung beetles in Amazon: valuing traditional farming practices. **Biodiversity and conservation**, v. 22, n. 6-7, p. 1485-1499, 2013.

LARSEN, T. H. Upslope range shifts of Andean dung beetles in response to deforestation: compounding and confounding effects of microclimatic change. **Biotropica**, v. 44, n. 1, p. 82-89, 2012.

LARSEN, T. H.; LOPERA, A.; FORSYTH, A. Extreme trophic and habitat specialization by Peruvian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). **The Coleopterists Bulletin**, v. 60, n. 4, p. 315-324, 2006.

LATRUBESSE, E. M.; ARIMA, E.; FERREIRA, M. F.; NOGUEIRA, S. H.; WITTMANN, F.; DIAS, M. S.; DAGOSTA, F. C. P; BAYER, M. Fostering water resource governance and conservation in the Brazilian Cerrado biome. **Conservation Science and Practice**, v. 1, n. 9, p. e77, 2019.

LIU, S.; LIN, X.; BEHM, J. E.; YUAN, H.; STIBLIK, P.; SOBOTNÍK, J.; GAN, J.; XIA, S.; YANG, X. Comparative responses of termite functional and taxonomic diversity to land-use change. **Ecological Entomology**, v. 44, n. 6, p. 762-770, 2019.

LOUZADA, J. N. C. Considerations on the perching behaviour of tropical dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, São Paulo, v. 41, n. 2-4, p. 125-128, 1998.

LUMARET, J. P.; KADIRI, N.; BERTRAND, M. Changes in resources: consequences for the dynamics of dung beetle communities. **Journal of Applied Ecology**, p. 349-356, 1992.

MACEDO, R.; AUDINO, L. D.; KORASAKI, V.; LOUZADA, J. Conversion of Cerrado savannas into exotic pastures: the relative importance of vegetation and food resources for dung beetle assemblages. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 288, p. 106709, 2020.

MALDONADO, M. B.; ARANIBAR, J. N.; SERRANO, A. M.; CHACOFF, N. P.; VÁZQUEZ, D. P. Dung beetles and nutrient cycling in a dryland environment. **Catena**, v. 179, p. 66-73, 2019.

MATSON, P. A.; PARTON, W. J.; POWER, A. G.; SWIFT, M. J. Agricultural intensification and ecosystem properties. **Science**, v. 277, n. 5325, p. 504-509, 1997.

MANNING, P. Functionally rich dung beetle assemblages are required to provide multiple ecosystem services. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 218, p. 87-94, 2016.

MARTÍN, C. M.; GUANUCO, A. D. V.; CORTEZ, V.; VERDÚ, J. R. First observation on the predation of a non-arthropod species by a dung beetle species: The case of *Canthon chalybaeus* and the snail *Bulimulus apodemetes*. **Plos one**, v. 16, n. 10, p. e0258396, 2021.

MCGEOCH, M. A. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. **Biological reviews**, v. 73, n. 2, p. 181-201, 1998.

MELLO, D. L. B. **Dispersão, fenologia e conservação de *Annona crassiflora* Mart. (Annonaceae)**. 2009. 65p. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

MENÉNDEZ, R.; WEBB, P.; ORWIN, K. H. Complementarity of dung beetle species with different functional behaviours influence dung–soil carbon cycling. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 92, p. 142-148, 2016.

MORETTI, M.; LEGG, C. Combining plant and animal traits to assess community functional responses to disturbance. **Ecography**, v. 32, n. 2, p. 299-309, 2009.

MYERS, N. Threatened biotas: "hot spots" in tropical forests. **Environmentalist**, v. 8, n. 3, p. 187-208, 1988.

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

NERVO, B.; TOCCO, C.; CAPRIO, E.; PALESTRINI, C.; ROLANDO, A. The effects of body mass on dung removal efficiency in dung beetles. **PloS one**, v. 9, n. 9, p. e107699, 2014.

NICHOLS, E.; SPECTOR, S.; LOUZADA, J.; LARSEN, T.; AMEZQUITA, S.; FAVILA, M. E. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. **Biological conservation**, v. 141, n. 6, p. 1461-1474, 2008.

NORIEGA, J. A.; MARCH-SALAS, M.; PERTIERRA, L. R.; VULINEC, K. Spatial partitioning of perching on plants by tropical dung beetles depends on body size and leaf characteristics: a sit-and-wait strategy for food location. **Ecological Entomology**, v. 45, n. 5, p. 1108-1120, 2020.

OLDEN, J. D.; ROONEY, T. P. On defining and quantifying biotic homogenization. **Global Ecology and Biogeography**, v. 15, n. 2, p. 113-120, 2006.

OLIVEIRA-FILHO, T.; RATTER, J. A. Vegetation physiognomies and woody flora of the savana biome. In: OLIVEIRA, P.S.; MARQUIS, R.J. (Ed.). *The Cerrados of Brazil*. Nova Iorque: Columbia University Press, 2002. p.91-120.

PAOLETTI, M. G. Using bioindicators based on biodiversity to assess landscape sustainability. In: **Invertebrate biodiversity as bioindicators of sustainable landscapes**. Elsevier, 1999. p. 1-18.

PERRIN, W.; FONTANA, S.; COQ, S.; BERLIOZ.; JAY-ROBERT, P.; MORETTI, M. The Influence of Fine-Scale Grazing Heterogeneity on Dung Beetle Assemblages: What Trait Analysis Teaches Us. **Environmental Entomology**, 2021.

PESSÔA, V. L. S. O paradoxo da Revolução Verde no Cerrado. **Élisée, Revista de Geografia da UEG**, v. 9, n. 2, p. 1-20, 2020.

PRICE, D. L. Species diversity and seasonal abundance of scarabaeoid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae and Trogidae) attracted to cow dung in central New Jersey. **Entomologica Americana**, v. 112, n. 4, p. 334-347, 2004.

QUINN, J. F.; HARRISON, S. P. Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. **Oecologia**, v. 75, n. 1, p. 132-140, 1988.

RAINE, E. H.; GRAY, C. L.; MANN, D. J.; SLADE, E. M. Tropical dung beetle morphological traits predict functional traits and show intraspecific differences across land uses. **Ecology and Evolution**, v. 8, n. 17, p. 8686-8696, 2018.

RAINE, E. H.; SLADE, E. M. Dung beetle–mammal associations: methods, research trends and future directions. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 286, n. 1897, p. 20182002, 2019.

ROCKSTRÖM, J.; STEFFEN, W.; NOONE, K.; PERSSON, A.; III, F. S. C.; LAMBIN, E. F.; LENTON, T. M.; SCHEFFER, M.; FOLKE, C.; SCHELLNHUBER, H. J.; NYKVIST, B.; WIT, C. A.; HUGHES, T.; VAN DER LEEUW, S.; RODHE, H.; SÖRLIN, S.; SNYDER, P. K.; COSTANZA, R.; SVEDIN, U.; FALKENMARK, M.; KARLBERG, L.; CORELL, R. W.; FABRY, V. J.; HANSEN, J.; WALKER, B.; LIVERMAN, D.; RICHARDSON, K.; CRUTZEN, P.; FOLEY, J. A. A safe operating space for humanity. **Nature**, v. 461, n. 7263, p. 472-475, 2009.

RODRÍGUEZ-ECHEVERRY, J.; ECHEVERRÍA, C.; OYARZÚN, C.; MORALES, L. Impact of land-use change on biodiversity and ecosystem services in the Chilean temperate forests. **Landscape ecology**, v. 33, n. 3, p. 439-453, 2018.

SAKAI, S.; INOUE, T. A new pollination system: dung-beetle pollination discovered in *Orchidantha inouei* (Lowiaceae, Zingiberales) in Sarawak, Malaysia. **American Journal of Botany**, v. 86,

SALOMÃO, R. P.; ALVARADO, F.; BAENA-DÍAZ, F.; FAVILA, M. E.; IANNUZZI, L.; LIBERAL, C. L.; SANTOS, B. A.; VILLEGAS-GUZMÁN, G. A.; GONZÁLEZ-TOKMAN, D. Negative effects of urbanisation on the physical condition of an endemic dung beetle from a neotropical hotspot. **Ecological Entomology**, v. 45, n. 4, p. 886-895, 2020.

SALOMÃO, R. P.; LIRA, A. F. D. A.; COSTA, F. C. Records of perching by dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in the Northeastern Atlantic Forest of Brazil. **The Coleopterists Bulletin**, v. 70, n. 4, p. 903-906, 2016.

SANDS, B.; WALL, R. Dung beetles reduce livestock gastrointestinal parasite availability on pasture. **Journal of Applied Ecology**, v. 54, n. 4, p. 1180-1189, 2017

SANO, E. E.; ROSA, R.; SCARAMUZZA, C. A. M.; ADAMI, M.; BOLFE, E. L.; COUTINHO, A. C.; ESQUERDO, J. C. D. M.; MAURANO, E. P.; NARVAES, I. S.; FILHO, F. J. B. O.; SILVA, E. B.; VICTORIA, D. C.; FERREIRA, L. G.; BRITO, J. L. S.; BAYMA, A. P.; OLIVEIRA, G. H.; BAYMA-SILVA, G. Land use dynamics in the Brazilian Cerrado in the period from 2002 to 2013. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 54, 2019.

SHAHABUDDIN, S. Diversity and community structure of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) across a habitat disturbance gradient in Lore Lindu National Park, Central Sulawesi. **Biodiversitas Journal of Biological Diversity**, v. 11, n. 1, 2010.

SILVA, F. A. B. A new species of the genus *Scybalocanthion* (Coleoptera: Scarabaeinae) from Southeast Brazil. **PloS oNe**, v. 6, n. 11, p. e27790, 2011.

SIMMONS, L. W.; RIDSDILL-SMITH, T. J. **Ecology and evolution of dung beetles**. John Wiley & Sons. 2011. 368 p.

SIMONS, N. K.; WEISSER, W. W.; GOSSNER, M. M. Multi-taxa approach shows consistent shifts in arthropod functional traits along grassland land-use intensity gradient. **Ecology**, v. 97, n. 3, p. 754-764, 2016.

SLADE, E. M.; MANN, D. J.; VILLANUEVA, J. F.; LEWIS, O. T. Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. **Journal of Animal Ecology**, v. 76, n. 6, p. 1094-1104, 2007.

SPECTOR, S.; AYZAMA, S. Rapid Turnover and Edge Effects in Dung Beetle Assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian Neotropical Forest-Savanna Ecotone1. **Biotropica**, v. 35, n. 3, p. 394-404, 2003.

STEFFEN, W.; ROCKSTRÖM, J.; RICHARDSON, K.; LENTON, T. M.; FOLKE, C.; LIVERMAN, D.; SUMMERHAYES, C. P.; BARNOSKY, A. D.; CORNELL, S. E.; CRUCIFIX, M.; DONGES, J. F.; FETZER, I.; LADE, S. J.; SCHEFFER, M.; WINKELMANN, R.; SCHELLNHUBER, H. J. Trajectories of the Earth System in the Anthropocene. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 115, n. 33, p. 8252-8259, 2018.

VANDEWALLE, M.; BELLO, F.; BERG, M. P.; BOLGER, T.; DOLÉDEC, S.; DUBS, F.; FELD, C. K.; HARRINGTON, R.; HARRISON, P. A.; LAVOREL, S.; SILVA, P. M.; MORETTI, M.; NIEMELÄ, J.; SANTOS, P.; SATTLER, T.; SOUSA, J. P.; SYKES, M. T.; VANBERGEN, A. J. WOODCOCK, B. A. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 10, p. 2921-2947, 2010.

VAZ-DE-MELLO, F. Z. Scarabaeinae in: Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil (CTFB). Programas das Nações Unidas para o Desenvolvimento (PNUD). 2021. Disponível em: <<http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/127498>>. Acesso em: 13 Jun. 2022.

VAZ-DE-MELLO, F. Z.; LOUZADA, J. N. C. Considerações sobre forrageio arbóreo por Scarabaeidae (Coleoptera, Scarabaeoidea) e dados sobre sua ocorrência em floresta tropical do Brasil. **Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)**, n. 72, p. 55-61, 1997.

VIEIRA, L.; LOUZADA, J. N. C.; SPECTOR, S. Effects of degradation and replacement of Southern Brazilian coastal sandy vegetation on the dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). **Biotropica**, v. 40, n. 6, p. 719-727, 2008.

VIOLLE, C.; NAVAS, M. L.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I.; GARNIER, E. Let the concept of trait be functional!. **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.

WILSON, R. J.; FOX, R. Insect responses to global change offer signposts for biodiversity and conservation. **Ecological Entomology**, v. 46, n. 4, p. 699-717, 2021.

WOOLLEY, C. E.; LACHANCE, S.; DEVRIES, T. J.; BERGERON, R. Behavioural and physiological responses to pest flies in pastured dairy cows treated with a natural repellent. **Applied Animal Behaviour Science**, v. 207, p. 1-7, 2018.

YATES, M.; ANDREW, N. R. Comparison of ant community composition across different land-use types: Assessing morphological traits with more common methods. **Australian Journal of Entomology**, v. 50, n. 2, p. 118-124, 2011.

CAPÍTULO 3 - Dung beetle (Scarabaeidae: Scarabeinae) morphological traits show intraspecific variability in different land uses in the Cerrado biome

*Formatado de acordo com o periódico “Journal of Insect Conservation”

Abstract

Changes in land use are one of the human disturbances that most impact biological communities, reducing the structural complexity of the vegetation and harming the provision of ecosystem services, especially in biodiversity *hotspots*. Dung beetles are frequently used to assess how land-use changes affect the ecosystem health. Most commonly, changes in community attributes (e.g., taxonomic and/or functional richness) are used to assess the degree of habitat disturbance. However, intraspecific changes in morphological traits can also yield important and complementary information. Thus, we evaluated if intraspecific differences in morphological characteristics of beetles reflect changes in land use in the Cerrado biome. The beetles were collected in the major land use systems of the Cerrado biome: cerrado *sensu stricto*, *Eucalyptus* plantation, pasture, and soybean crop. Thirteen morphological characters were calculated from linear measurements of morphological beetle structures. Most species responded to land-use changes, except *Dichotomius glaucus*. Dung beetle species may be responding differently to asymmetries in resource availability, tree strata, and human intervention, which leads to different opportunities for the species. This supports the high phenotypic plasticity of beetle species in response to resource availability and environmental changes. In conclusion, these intraspecific differences, even if subtle, can bring new insights about changes in the functioning of ecosystems, since some morphological traits measured are related to ecological functions performed by dung beetles.

Keywords Habitat change. Ecological function. Phenotypic plasticity. Loss of biodiversity.

Introduction

Land-use expansion was four times greater than estimated between 1960 and 2019, affecting about one-third of the global surface (WINKLER et al., 2021). These changes in land use covers the production of food, fibres, fuel and other goods, contributing to the development of societies. At the same time, land-use conversion leads to habitat loss and fragmentation, loss of biodiversity and associated ecosystem services, reducing the complexity of biological communities (TURNER et al., 2007; SATTLER et al., 2020). To assess the impacts of land-use change, some organisms are used as bioindicators for monitoring ecosystem health and their responses to disturbances (TEDER et al., 2007). Bioindicators can help us understanding the ecological effects of anthropogenic land-use changes and reveal relevant questions about their functioning to increase the predictive power of ecology (VANDEWALLE et al., 2010).

Dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) are a great group for this purpose, as they are sensitive to anthropic disturbances (NICHOLS et al., 2007; KORASAKI et al., 2013; MACEDO et al., 2020; LÓPEZ-BEDOYA et al., 2022). These beetles perform several ecological functions by using dung for feeding and nesting (NICHOLS et al., 2008). In doing so, they remove portions of feces and allocate this resource to the soil, resulting in numerous benefits such as improvements in soil physicochemical properties, nutrient cycling, biological control of parasites, such as hematophagous flies and gastrointestinal helminths, and secondary seed dispersal (BROWN et al., 2010; SANTOS-HEREDIA et al., 2011; BRAGA et al., 2012; BRAGA et al., 2013; GRIFFITHS et al., 2015; MENÉNDEZ et al., 2016; FARIAS; HERNANDÉS, 2017; SANDS; WALL, 2017; BADENHORST et al., 2018; MALDONADO et al., 2019).

Most studies using dung beetles as a focal group assess changes in community attributes (species richness, biomass, abundance, and composition), and less often changes in functional traits are assessed. Functional traits are characteristics evaluated at the level of individuals and linked to their fitness, which can be represented by the morphological, behavioural or physiological traits (VIOLLE et al., 2007). These traits complement the evaluations that use community metrics, generating more refined responses about how disturbances impact individuals. The trait intraspecific variability can influence significant ecological patterns such as community structure and ecosystem functioning, as well as the variation between species (BOLNICK et al., 2011; DES ROCHES et al., 2017). Few studies have already addressed the importance of

intraspecific variation in multiple ecological processes (e.g. HOWETH et al., 2013; WEIS; POST, 2013). Thus, combining the intraspecific variability of communities with the trait-based approach, it is possible to increase the predictive power of community ecology (VIOLLE et al., 2012). In this context, morphological traits can be used since they are easily accessible and inexpensive, in addition they could reflect ecological functions and how species interact with the environment (BERTOSSA, 2011).

There is more information about the effects of land-use change in tropical forest biomes, but less for tropical savannas like the Cerrado biome (CARVALHO et al., 2022 in press). This biome presents high modification pressure and different land uses that directly affect the dung beetles (CORREA et al., 2019; MACEDO et al., 2020). Over the last few years, due to the advance of the agricultural frontier, large tracts of the Cerrado biome have been substituted by agriculture and exotic pastures intended for livestock (KLINK; MACHADO, 2005; SANO et al., 2019). This biome is considered a biodiversity *hotspot* and lacks public policies for conservation and inspection, due to its high degree of anthropogenic interference, which threatens the preservation of numerous species essential for the provision of ecosystem services. That said, there is a need to evaluate how land conversion in the Cerrado biome impacts important species for the functioning of ecosystems.

Therefore, the aim of the study is to assess how land use changes influence the morphological traits of dung beetles in the cerrado *sensu stricto*, and in pastures, *Eucalyptus* and soybean plantations. These land uses have different vegetation cover, disturbance intensity and are economically important for the region. With this assessment, it will be possible to verify whether changes in land use leads to the intraspecific variability in morphological traits. To this end, the following hypotheses were tested i) intraspecific differences in morphological characteristics of beetles reflect changes in land use in the Cerrado biome; ii) differences in dung beetles morphological traits increase in environments with greater anthropic disturbances.

Material and methods

Study area

The sampling was conducted in the municipality of Uberlândia, located in the state of Minas Gerais, southeast Brazil. The municipality is inserted in the biome Cerrado. According to the classification from Köppen (KOTTEK et al., 2006; ALVARES et al., 2013), the climate of the region is Aw, characterized by dry winter (May to September)

and rainy summer (October to April). The annual average temperature is 22°C and precipitation is 1,600 mm (ROSA et al., 1991) and average altitude is 800 m.

The region is formed by a mosaic of different land use covers, including anthropic uses and remnants of native vegetation, i.e. savannah and forest (OLIVEIRA-FILHO; RATTER 2002). The agricultural sector is the most representative category of man-modified coverage in the biome Cerrado. Of the almost 88 million hectares occupied by agriculture in the biome, 53.64% are occupied by pastures, 26.10% by annual crops represented by soybeans, corn, and sugarcane, while forestry occupies 3.24% (MAPBIOMAS, 2020).

The land uses selected were 1) Cerrado *sensu stricto* (CE): native area with the predominant phytophysiology, which consists of savanna vegetation formed by a tree-shrub stratum and herbaceous-gramineous stratum (Oliveira-Filho and Ratter 2002); 2) Eucalyptus plantations (EU): perennial *Eucalyptus* spp culture. which maintain understory vegetation of 2 to 4 m high, the plantations were 6 to 8 years old and a height of approximately 20 m and cut every 7 or 10 years for wood production; 3) Pastures (PA): areas cultivated with exotic grass *Urochloa* spp. and with the presence of scattered trees (ca. 5 trees > 1m high per hectare). These areas are used primarily for livestock production with the use of parasiticides (about 3 to 14 times a year) (CARVALHO et al., 2020); 4) Soybean plantations (SO): annual crop characterized by no-tillage, i.e., sowing is performed in straw, without any soil manipulation before planting. At the time of sampling, soybean plants were in the vegetative phase and were approximately one month and 15 cm tall. The sampling was conducted in 32 areas, separated by at least 2 km, with eight replicates for each of the evaluated systems (Figure 1).

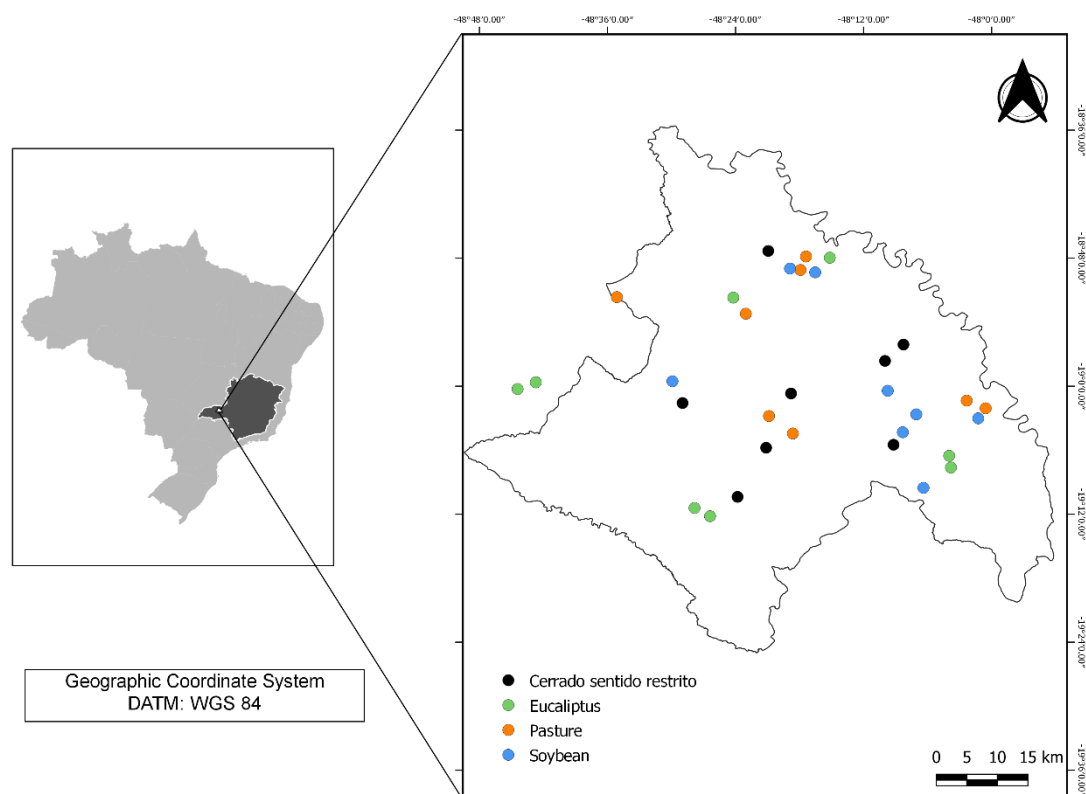


Fig. 1 The study region location and sampling points. The map shows the location of Minas Gerais state and the location of the study region. Beetles were sampled at 32 sites in four land use types; 1) Cerrado *sensu stricto* in black; 2) eucalyptus plantation in green; 3) pasture in orange; 4) soybean plantation in blue

Dung beetle sampling and species selection

Beetles were collected during November and December 2017 in the rainy season of the region, within one plot of 1 ha (100 m x 100 m) established in each area and located at least 75 m from any other adjacent land use. For the sampling of beetles, pitfall traps were used consisting of plastic pots (19 cm wide, 11 cm deep), which were buried at ground level and filled with 250 ml of saline and detergent solution, baited with 40 g of a mixture of pig and human dung in the ratio of 4:1 (MARSH et al., 2013). The baits were set in the center of the trap and the traps were covered with a 20 cm lid suspended above ground level to cover the trap of rain and direct sunlight. The traps remained in the field for 48 hours. Eight traps were installed in each plot, in the corners, and at the midpoint of the sides of each plot, totaling sampling effort of 256 traps.

Subsequently, the material was sent to laboratory to identify species at the lowest possible taxonomic level with the taxonomic key of Vaz-De-Mello et al. (2011) and with confirmation from the specialist Dr. Fernando Vaz-de-Mello. The voucher species were deposited in the zoological collections of the Universidade Federal de Uberlândia (UFU),

Universidade do Estado de Minas Gerais (UEMG) and the Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT).

After identification, the beetles were separated into entomological blankets per species and were dried in an oven at 40°C for 72 h or until they reached constant mass. In total, 46,479 individuals of 89 species were captured. The more abundant species present in all land use evaluated were selected: *Canthidium refugens* (Boucomont, 1928), *Coprophanaeus spitzzi* (Pessôa, 1935), *Dichotomius bos* (Blanchard, 1843), *Dichotomius glaucus* (Harold, 1869), *Dichotomius nisus* (Olivier, 1789), *Genieridium bidens* (Balthasar, 1938), *Ontherus appendiculatus* (Mannerheim, 1829), *Onthophagus hircus* (Billberg, 185), *Onthophagus ptox* (Erichson, 1842), *Oxysternon palaemo* (Castelnau, 1840) (Tabela S1). These species present 36.32% of the total abundance and 11.23% of the species.

Morphological traits

Thirty individuals of each species were measured for each land use system of the selected species. Whenever possible, the same proportion of males and females were measured. The beetles were weighed on a precision scale (0.0001 g) and measured with the aid of a stereoscope microscope coupled to a camera and measurement system. Species larger than 10 mm were measured with the help of a digital caliper. All measurements were quantified on the left side of the body. The following measures were taken of body length, pronotum length, pronotum width, elytra length, elytra width, protibia length, protibia width, metatibia length, metatibia width, metatarsus length, abdomen length, and abdomen width (Fig 2). From morphological measurements thirteen morphological traits (Table 1) were calculated that are related to foraging, resource allocation, and reproduction. Additionally, these characteristics are related to the ecological functions performed by the dung beetles.

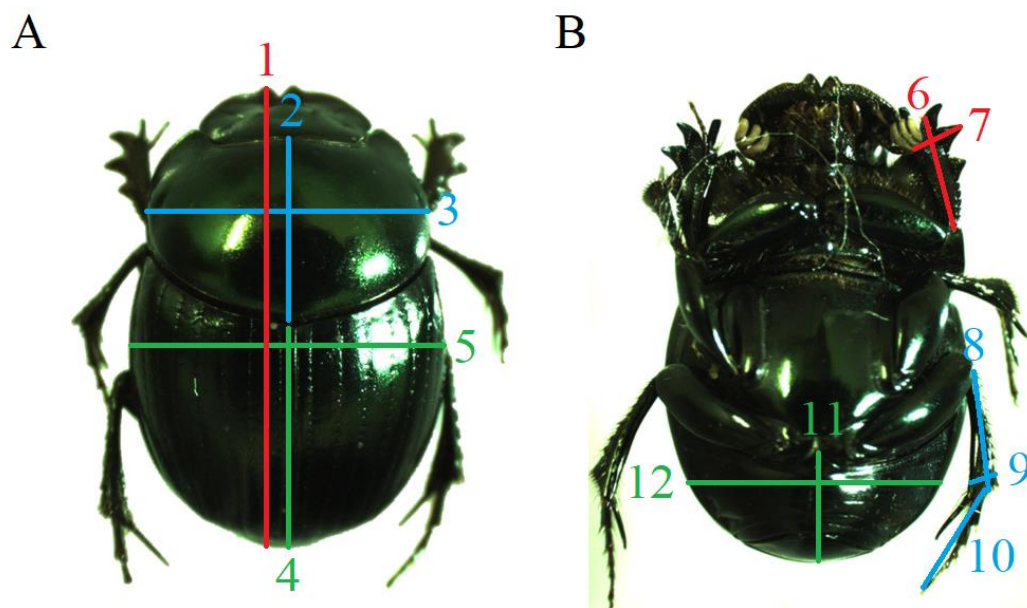


Fig 1 Morphological measures in *Canthidium refugens*. A. Dorsal view: 1 – body length; 2 – pronotum length; 3 – pronotum width; 4 – elytra length; 5 – elytra width. B. Ventral view: 6 – protibia length; 7 – protibia width; 8 – metatibia length; 9 – metatibia width; 10 – metatarsus length; 11 – abdomen length; 12 – abdomen width.

Table 1 Description of morphological traits calculated from morphological measurements and their ecological importance.

Morphological trait	Ecological function
Biomass	
Dry body mass (in g)	The higher the biomass, the greater the capacity for dung removal, seed dispersion, and soil revolving (Braga et al. 2012, 2013; Piccini et al. 2020; Perrin et al. 2021).
Size of the abdomen to the pronotum length	
Pronotum length / abdomen length	Indicates the trade-off between investment in reproduction or dispersion, bigger size of abdomen may indicate a greater investment in reproduction, already a more developed pronotum is related to greater investment in dispersion (Srygley and Chai 1990; Raine et al. 2018). The higher the value, the greater the investment in reproduction, to the detriment of dispersion.
Protibia relative size	
Protibia length / body length	Related to nesting behavior. The higher the value, the greater the size of the protibia to the body. Important, especially for tunnellers species, indicating greater efficiency.
Metatibia relative size	
Metatibia length / body length	Related to nesting behavior. The higher the value, the bigger the size of the metatibia to the body. Important, especially for rollers species, indicating greater efficiency
Metatarsus relative size	
Metatarsus length / body length	The higher the value, the bigger the size of the metatarsus in relation to the body. Important, especially for roller species, indicating greater efficiency. Additionally, the tarsus is formed by segments connected by

Protibia robustness

Protibia width / protibia length

extremely flexible joints and is more related to substrate adhering (Zill et al. 2014).

A more robust protibia could indicate a greater muscular capacity and, consequently, greater digging capacity of dung removal (Pêsoa et al. 2017). Important, especially for tunnellers species

Metatibia robustness

Metatibia width / metatibia length

Related to nesting behavior and resource transport. The higher the value means that the metatibia is wide and short. Important, especially for roller species.

Pronotal length-width ratio

Pronotum length / pronotum width

A bulkier pronotum indicates greater flight capacity and dispersion, as the muscles associated with the wings occupy the pronotum cavity (Srygley and Chai 1990).

Elytral length-width ratio

Elytra length / elytra width

The elytra may be associated with tolerance to environmental stressors and allow the beetle to explore "inhospitable" environments (Linz et al. 2016). The higher the value, the longer the length, relative to the width.

Protibial length-width ratio

Protibia length / protibia length

The higher the value, the more elongated the protibia will be. Elongated protibias may reflect in a greater amplitude to move materials through the soil. Smaller and wider can aid in movement inside the pasty manure (Perrin et al. 2021).

Metatibial length-width ratio

Metatibia length / metatibia width

More elongated metatibias are usually associated with rollers, while tunnelers have wider metatibias. Species that do not present these behavior patterns may have the two types of metatibia described. Therefore, it can be associated to distinguish guilds (Pêsoa et al. 2017; Perrin et al. 2021).

Abdomen length-width ratio

Abdomen length / abdomen width

Indicates reproductive capacity, the larger the abdomen may indicate a greater investment in reproduction (Wickman and Karlsson 1989).

Metatarsus length-elytra length ratio

Metatarsus length / elytra length

The higher the value, the bigger the length of the metatarsus to the length elytra. Important, especially for roller species, indicating greater efficiency

Data analysis

To determine whether there is an effect of land use (predictor variable) on the thirteen morphological traits (response variables), multivariate linear models were adjusted, one for each species tested, using the "manyglm" function of the "mvabund" package of the R program (WANG et al., 2012). All response variables were previously standardized by the z-score transformation to reduce the heterogeneity of variance. Subsequently, *post hoc* tests were carried out, with correction Bonferroni to check the land uses that differ from each other. To complements previous tests, we adjusted linear models by variable and ANOVA function was applied to this adjustment to evaluate the significance of land use effects. Again, we used Bonferroni correction in the *post hoc* tests to adjust the P values for the number of paired comparisons performed. Finally, we submitted all models to standardized residue analysis to verify the adequacy of error distribution (ZUUR et al., 2016). All the statistical analyses were conducted in R 4.1.1 (R Development Core Team 2022).

Results

In the adjustment of multivariate linear models, it was found that morphological traits of the evaluated species vary between the different land use systems in which these beetles are found, except for the species *D. glaucus* (Table 2).

Table 2 P values of the multivariate tests of the effect of land use on morphological traits by species. *P < 0.05; **P < 0.01; GLres – residual degrees of freedom.

Species	GLres	F value	P value
<i>Canthidium refugens</i>	103	138.9	0.002**
<i>Coprophanaeus spitzi</i>	110	29.5	0.002**
<i>Dichotomius bos</i>	116	43.1	0.002**
<i>Dichotomius glaucus</i>	116	13.0	0.065
<i>Dichotomius nesus</i>	106	25.0	0.002**
<i>Genieridium bidens</i>	116	21.3	0.01**
<i>Ontherus apendiculatus</i>	116	104.9	0.002**
<i>Onthophagus hircus</i>	116	46.1	0.002**
<i>Onthophagus ptox</i>	116	21.0	0.02*
<i>Oxysternon palaemo</i>	116	15.8	0.002**

In the *postt hoc* analysis, the species *D. bos*, *O. appendiculatus* and *O. hircus* showed the greatest number of significant differences in the set of attributes measured between types of land use, while species such as *D. glaucus* and *O. ptox* do not show differences in any case. The comparison in between cerrado *sensu stricto* and soybean plantation is the one that presents significant differences most times (six species), while pasture versus soybean plantation is the one that shows differences the least only in three species. In general, the cerrado *sensu stricto* land use is the one that most times shows differences with the other land uses, while pasture is the one that shows significant differences the fewest times. All these differences did not show a pattern (Table 3).

Most traits in *C. refugens* varied with land use changes. In contrast, there are species such as *C. spitzi*, *D. nesus*, *G. bidens* and *O. palaemo* that had only few morphological traits varying significantly with land-use changes. On the other hand, there are traits such as pronotum length-abdomen length ratio (AbdL/W) or protibia (Proti_size) that seem to be particularly susceptible to the land use effect (Table 4).

Table 3 P values of multivariate *post hoc* tests of the effect of land use on morphological traits by species. Bonferroni correction was used to adjust P values for the number of pairwise comparisons made. * P < 0.05; ** P < 0.01; CE – Cerrado *sensu stricto*; EU – Eucalyptus plantation; PA – pasture; SO – soy bean plantation; Cref – *Canthidium* refugens; Cspt – *Coprophanaeus* spitzi; Dbos – *Dichotomius* bos; Dgla – *Dichotomius* glaucus; Dnis – *Dichotomius* nesus; Gbid – *Genieridium* bidens; Oapp – *Ontherus* appendiculatus; Ohir – *Onthophagus* hircus; Opto – *Onthophagus* ptox; Opal – *Oxysternon* palaemo.

Pairwise comparisons	Cref	Cspt	Dbos	Dgla	Dnis	Gbid	Oapp	Ohir	Opto	Opal
CE EU	0.012*	0.012*	0.012*	0.696	1	0.528	0.012*	0.036*	0.48	0.588
CE PA	0.012*	0.144	0.012*	0.252	0.03*	1	0.012*	0.012*	0.468	0.132
CE SO	0.012*	0.828	0.012*	1	0.654	0.012*	0.012*	0.012*	0.72	0.03*
PA EU	0.024	0.096	1	1	0.018*	1	0.024*	0.012*	0.18	0.06
EU SO	0.186	0.018*	0.012*	1	1	0.234	0.012*	0.012*	1	0.138
SO PA	0.012*	0.462	0.018*	0.918	0.39	0.066	0.918	0.024*	0.222	0.768

Table 4 P values of the univariate tests of the effect of land use on the morphological traits. * $P < 0.05$; ** – $P < 0.01$; Cref – *Canthidium refugens*; Cspt – *Coprophanaeus spitzii*; Dbos – *Dichotomius bos*; Dgla – *Dichotomius glaucus*; Dnis – *Dichotomius nissus*; Gbid – *Genieridium bidens*; Oapp – *Ontherus appendiculatus*; Ohir – *Onthophagus hircus*; Opto – *Onthophagus ptox*; Opal – *Oxysternon palaemo*; PronL/AbdL – pronotum length-abdomen length ratio; Proti_size – protibia size; Metati_size – metatibia size; Metatar_size – metatarsus size; Proti_rob – protibia robustness; Metati_rob – metatibia robustness; PronL/W – pronotum length-width ratio; ElyL/W – elytra length-width ratio; ProtiL/W – protibia length-width ratio; MetatiL/W – metatibia length-width ratio; AbdL/W – abdomen length-width ratio; MetatarL/ElyL – metatarsus length-elytra length ratio.

Trait	Cref	Cspt	Dbos	Dgla	Dnis	Gbid	Oapp	Ohir	Opto	Opal
Biomass	0.002**	0.809	0.03*	0.885	0.002**	0.618	0.14	0.002**	0.698	0.459
PronL/AbdL	0.002**	0.831	0.002**	0.827	0.992	0.618	0.002**	0.162	0.172	0.77
Proti_size	0.002**	0.007**	0.794	0.053	0.992	0.978	0.51	0.003**	0.277	0.002**
Metati_size	0.126	0.105	0.048*	0.656	0.383	0.993	0.089	0.149	0.541	0.023*
Metatar_size	0.031*	0.252	0.883	0.885	0.988	0.006**	0.015*	0.665	0.541	0.695
Proti_rob	0.544	0.016*	0.838	0.847	0.992	0.98	0.51	0.004**	0.164	0.692
Metati_rob	0.029*	0.831	0.004**	0.71	0.591	0.993	0.058	0.059	0.831	0.685
PronL/W	0.002**	0.388	0.002**	0.847	0.271	0.993	0.63	0.665	0.997	0.692
ElyL/W	0.002**	0.388	0.835	0.993	0.992	0.993	0.002**	0.601	0.997	0.695
ProtiL/W	0.558	0.025*	0.883	0.885	0.992	0.988	0.493	0.008**	0.128	0.695
MetatiL/W	0.031*	0.831	0.003**	0.71	0.548	0.993	0.032*	0.105	0.869	0.695
AbdL/W	0.006**	0.538	0.009**	0.803	0.383	0.062	0.002**	0.018*	0.213	0.77
MetatarL/ElyL	0.396	0.388	0.883	0.847	0.424	0.011*	0.002**	0.149	0.278	0.878

Discussion

Our study evidences the influence of land-use changes on dung beetle intraspecific trait variability. However, we also show that morphological traits and species respond differently to land use change. Our results indicate that studied dung beetle species may be responding differently to asymmetries in resource availability, tree stratum, and human intervention, which entail different opportunities for the species. This indicates the high phenotypic plasticity of dung beetles in response to resource availability and environmental changes (ALVES;HERNÁNDEZ, 2017; MOCZEK, 2010). However, these differences do not reflect the expected patterns, in which environments with greater anthropic disturbances would increase differences in morphological traits, as observed in other studies (RAINE et al., 2018; BUI et al., 2020; PERRIN et al., 2021).

Overall, the multivariate analysis showed that all species, except *D. glaucus*, have intraspecific differences in morphological traits across land uses, to a greater or lesser degree. In the paired comparison between the systems, we found that some species differ more between the different uses (*C. refugens*, *D. bos*, *O. apendiculatus* and *O. hircus*), some responded in an intermediate manner (*C. spitzi*, *D. nisus*, *G. bidens* e *O. palaemo*) and others showed no difference (*D. glaucus* e *O. ptox*). About morphological traits, all traits showed differences in at least one species.

Biomass has been shown to positively influence dung beetle-mediated ecological functions such as rates of dung removal, seed dispersal, and soil bioturbation (NERO et al., 2014; PICCINI et al., 2019; PERRIN et al., 2021). In this study, biomass varied between individuals for *C. refugens*, *D. bos*, *D. nisus*, and *O. hircus* in different land uses. This suggests that there may be an uneven distribution in resource availability between uses. The species *C. refugens* showed considerably lower biomass in the Cerrado (Table S4). This smaller body size clearly indicates the species' response to the land use system. Most studies have demonstrated that larger species are the most prone to extinction (eg. LARSEN et al., 2005; GARDNER et al., 2008), even indicating an offset in abundance of small beetles in systems with higher intensity of use (KORASAKI et al., 2013). However, our study found the difference in sizes between different land-use systems in the same species (i.e. *C. refugens*), whereas the studies referred to the dung beetle community. We recommend further studies should investigate what are the ecological implications of intraspecific variation in biomass for ecosystem functioning.

In the case of biomass, it is also important to note that in soybean plantations the beetle biomass is not lower than in the other systems, in most cases. That was not expected since these systems would theoretically present little availability of resources (feces) for beetles. In a recent study Oliveira et al. (2021) suggests that in no-till areas (as is the case of the study for soybean plantations) it is likely that beetles could feed on decaying organic matter, a resource distributed evenly and abundantly. This uniform and abundant distribution of resources may allow species adapted to these systems not to suffer losses in their development or in the provision of their ecosystem services (OLIVEIRA et al., 2021; CARVALHO et al., 2022 in press).

The analyses suggest that there are intraspecific differences in PronL/AbdL in the following species *C. refugens*, *D. bos* and *O. appendiculatus*. The relationship between pronotum and abdomen (PronL/AbdL) may represent a trade-off between dispersal and reproduction traits. The shift in investment between dispersal and reproduction can favour beetles in human-modified environments, where resources could be scarce (RAINE et al., 2018, PERRIN et al., 2021). More developed pronotum indicates greater flight capacity and dispersion, as the muscles associated with the wings occupy the pronotum cavity (SRYGLEY; CHAI 1990; RAINE et al., 2018).

The protibia relative size and may not be related to the amount of dung removal (BUI et al., 2020) but shifts in its shape may be associated with some soil characteristics since it is used in tunnelling (PERRIN et al., 2021). Even if the amount of manure removed is not affected by the size and robustness of the protibial, it should be investigated in further studies whether tunnels dug by individuals with smaller and less robust protibials may be shallower and what would be their relationship with soil bioturbation.

The Cerrado is an ecosystem naturally formed by mosaics with diverse physiognomies and it has already been observed that the species composition can vary concerning these differentiated formations (ALMEIDA; LOUZADA, 2009; GRIES et al., 2011). In addition, this mosaic includes areas of exotic grasslands and agriculture, further increasing the heterogeneity of the landscape. This can conserve high phenotypic diversity and favor species being shared between natural and anthropized areas. Vegetation cover is very important for the dung beetles (HALFFTER; ARELLANO, 2002) and it has been shown that even changes considered subtle in the Cerrado, such as the alteration of native cerrado *sensu stricto* or cleansed field areas to exotic pastures affect the dung beetle communities (ALMEIDA et al., 2011; MACEDO et al., 2020;

CARVALHO et al., 2022). Therefore, it was expected that the species would show a difference in morphological traits between the land use systems, corroborating our hypothesis.

In conclusion, we show that land-use changes in Cerrado can influence the intraspecific variability in dung beetle morphological traits but these variabilities are not associated with a generalized pattern. Each species responded in a particular and independent way in each land use system. However, these intraspecific differences, even if subtle, can bring about changes in the functioning of ecosystems since some morphological traits measured are related to ecological functions performed by dung beetles. Long-term studies should be developed to verify how these traits vary over time in Cerrado. This biome has unique characteristics, which are difficult to generalize. Monitoring how biological communities respond to anthropic changes in Cerrado is necessary for the development of public policies for conservation.

References

- Almeida S da SP de, Louzada JNC (2009) Estrutura da comunidade de Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) em fitofisionomias do cerrado e sua importância para a conservação. *Neotropical Entomology* 38:32–43. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2009000100003>
- Almeida S, Louzada J, Sperber C, Barlow J (2011) Subtle Land-Use Change and Tropical Biodiversity: Dung Beetle Communities in Cerrado Grasslands and Exotic Pastures. *Biotropica* 43:704–710. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00751.x>
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, et al (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22:711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Alves VM, Hernández MIM (2017) Morphometric modifications in *Canthon quinque maculatus* castelnau 1840 (coleoptera: Scarabaeinae): Sublethal effects of transgenic maize? *Insects* 8:. <https://doi.org/10.3390/insects8040115>
- Badenhorst J, Dabrowski J, Scholtz CH, Truter WF (2018) Dung beetle activity improves herbaceous plant growth and soil properties on confinements simulating reclaimed mined land in South Africa. *Applied Soil Ecology* 132:53–59. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.08.011>
- Bertossa RC (2011) Morphology and behaviour: Functional links in development and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366:2056–2068. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0035>

- Bolnick DI, Amarasekare P, Araújo MS, et al (2011) Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 26:183–192
- Braga RF, Korasaki V, Audino LD, Louzada J (2012) Are Dung Beetles Driving Dung-Fly Abundance in Traditional Agricultural Areas in the Amazon? *Ecosystems* 15:1173–1181. <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9576-5>
- Braga RF, Korasaki V, Andresen E, Louzada J (2013) Dung Beetle Community and Functions along a Habitat-Disturbance Gradient in the Amazon: A Rapid Assessment of Ecological Functions Associated to Biodiversity. *PLoS ONE* 8:. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057786>
- Brown J, Scholtz CH, Janeau JL, et al (2010) Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) can improve soil hydrological properties. *Applied Soil Ecology* 46:9–16. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.05.010>
- Bui VB, Ziegler T, Bonkowski M (2020) Morphological traits reflect dung beetle response to land use changes in tropical karst ecosystems of Vietnam. *Ecological Indicators* 108:. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105697>
- Carvalho RL, Andersen AN, Anjos D v., et al (2020) Understanding what bioindicators are actually indicating: Linking disturbance responses to ecological traits of dung beetles and ants. *Ecological Indicators* 108:. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105764>
- Carvalho RL, Andresen E, Anjos D v., et al (2021) Dung beetle functions in tropical planted pastures were barely explained by management variables and not at all by community metrics. *Ecological Indicators* 125:107598. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107598>
- Carvalho RL, Vieira J, Melo C et al (2022) Interactions between land use, taxonomic group and aspects an levels of diversity in a Brazilian savanna: implications for the use of bioindicators. *Journal of Applied Ecology in press*.
- Des Roches S, Post DM, Turley NE, et al (2018) The ecological importance of intraspecific variation. *Nature Ecology and Evolution* 2:57–64. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0402-5>
- Farias PM, Hernández MIM (2017) Dung beetles associated with agroecosystems of southern brazil: Relationship with soil properties. *Revista Brasileira de Ciencia do Solo* 41:. <https://doi.org/10.1590/18069657rbcs20160248>
- Filgueiras BKC, Iannuzzi L, Leal IR (2011) Habitat fragmentation alters the structure of dung beetle communities in the Atlantic Forest. *Biological Conservation* 144:362–369. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.013>
- Foley JA, DeFries R, Asner GP, et al (2005) Global Consequences of Land Use. *Science* (1979) 309:570–574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>

- Frank K, Hülsmann M, Assmann T, et al (2017) Land use affects dung beetle communities and their ecosystem service in forests and grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 243:114–122. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.04.010>
- 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. *Journal of Applied Ecology* 45:883–893. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01454.x>
- Gries R, Louzada J, Almeida S, et al (2012) Evaluating the impacts and conservation value of exotic and native tree afforestation in Cerrado grasslands using dung beetles. *Insect Conservation and Diversity* 5:175–185. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2011.00145.x>
- Griffiths HM, Louzada J, Bardgett RD, et al (2015) Biodiversity and environmental context predict dung beetle-mediated seed dispersal in a tropical forest field experiment. *Ecology* 96:1607–1619. <https://doi.org/10.1890/14-1211.1>
- Griffiths HM, Louzada J, Bardgett RD, Barlow J (2016) Assessing the importance of intraspecific variability in dung beetle functional traits. *PLoS ONE* 11:. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145598>
- Hanski I, Cambefort Y. *Dung Beetle Ecology*. Princeton, New Jersey.
- Hutton SA, Giller PS (2003) The effects of the intensification of agriculture on northern temperate dung beetle communities. *Journal of Applied Ecology* 40:994–1007. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2003.00863.x>
- Howeth JG, Weis JJ, Brodersen J, et al (2013) Intraspecific phenotypic variation in a fish predator affects multitrophic lake metacommunity structure. *Ecology and Evolution* 3:5031–5044. <https://doi.org/10.1002/ece3.878>
- Hutton SA, Giller PS (2003) The effects of the intensification of agriculture on northern temperate dung beetle communities. *Journal of Applied Ecology* 40:994–1007. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2003.00863.x>
- Jantz SM, Barker B, Brooks TM, et al (2015) Future habitat loss and extinctions driven by land-use change in biodiversity hotspots under four scenarios of climate-change mitigation. *Conservation Biology* 29:1122–1131. <https://doi.org/10.1111/cobi.12549>
- Klink CA, Machado RB (2005) Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology* 19:707–713. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x>
- Korasaki V, Braga RF, Zanetti R, et al (2013) Conservation value of alternative land-use systems for dung beetles in Amazon: Valuing traditional farming practices. *Biodiversity and Conservation* 22:1485–1499. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0487-3>

- Kottek M, Grieser J, Beck C, et al (2006) World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15:259–263. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
- Lambin EF, Meyfroidt P (2011) Global land use change, economic globalization, and the looming land scarcity. *Proc Natl Acad Sci U S A* 108:3465–3472. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100480108>
- Larsen TH, Williams NM, Kremen C (2005) Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters* 8:538–547. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00749.x>
- Laurance WF, Sayer J, Cassman KG (2014) Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology and Evolution* 29:107–116
- Linz DM, Hu AW, Sitvarin MI, Tomoyasu Y (2016) Functional value of elytra under various stresses in the red flour beetle, *Tribolium castaneum*. *Scientific Reports* 6. <https://doi.org/10.1038/srep34813>
- López-Bedoya PA, Bohada-Murillo M, Ángel-Vallejo MC, et al (2022) Primary forest loss and degradation reduces biodiversity and ecosystem functioning: A global meta-analysis using dung beetles as an indicator taxon. *Journal of Applied Ecology* 59:1572–1585. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14167>
- Macedo R, Audino LD, Korasaki V, Louzada J (2020) Conversion of Cerrado savannas into exotic pastures: The relative importance of vegetation and food resources for dung beetle assemblages. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 288. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106709>
- Maldonado MB, Aranibar JN, Serrano AM, et al (2019) Dung beetles and nutrient cycling in a dryland environment. *Catena (Amst)* 179:66–73. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.03.035>
- Marsh CJ, Louzada J, Beiroz W, Ewers RM (2013) Optimising Bait for Pitfall Trapping of Amazonian Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *PLoS ONE* 8:. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073147>
- Menéndez R, Webb P, Orwin KH (2016) Complementarity of dung beetle species with different functional behaviours influence dung-soil carbon cycling. *Soil Biology and Biochemistry* 92:142–148. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.10.004>
- Mimura M, Yahara T, Faith DP, et al (2017) Understanding and monitoring the consequences of human impacts on intraspecific variation. *Evolutionary Applications* 10:121–139
- Moczek AP (2010) Phenotypic plasticity and diversity in insects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:593–603

- Nichols E, Larsen T, Spector S, et al (2007) Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation* 137:1–19
- Nichols E, Spector S, Louzada J, et al (2008) Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation* 141:1461–1474
- Oliveira YF, Oliveira CM, Frizzas MR (2021) Changes in land use affect dung beetle communities but do not affect ecosystem services in the Cerrado of Central Brazil. *Ecological Entomology* 46:973–987. <https://doi.org/10.1111/een.13034>
- Oliveira-Filho T, Ratter, JA (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the savana biome. In: Oliveira OS, Marquis RJ (ed) *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press, New York, pp 91-120
- Overbeck GE, Vélez-Martin E, Scarano FR, et al (2015) Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. *Diversity and Distributions* 21:1455–1460. <https://doi.org/10.1111/ddi.12380>
- Perrin W, Fontana S, Coq S, et al (2021) The Influence of Fine-Scale Grazing Heterogeneity on Dung Beetle Assemblages: What Trait Analysis Teaches Us. *Environmental Entomology* 50:1332–1343. <https://doi.org/10.1093/ee/nvab091>
- Pessôa MB, Izzo TJ, Vaz-de-Mello FZ (2017) Assemblage and functional categorization of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) from the Pantanal. *PeerJ* 2017. <https://doi.org/10.7717/peerj.3978>
- Piccini I, Palestini C, Rolando A, Roslin T (2019) Local management actions override farming systems in determining dung beetle species richness, abundance and biomass and associated ecosystem services. *Basic and Applied Ecology* 41:13–21. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2019.09.001>
- R Development Core Team (2021) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-5 0, Available: <http://www.R-project.org/>. Access: Set 2020.
- Raine EH, Gray CL, Mann DJ, Slade EM (2018) Tropical dung beetle morphological traits predict functional traits and show intraspecific differences across land uses. *Ecology and Evolution* 8:8686–8696. <https://doi.org/10.1002/ece3.4218>
- Rosa R, Lima SC, Assunção WL (1991) Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). *Sociedade & natureza* 3.
- Sala OE, Stuart Chapin F, III, et al (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* (1979) 287:1770–1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>

- Sands B, Wall R (2017) Dung beetles reduce livestock gastrointestinal parasite availability on pasture. *Journal of Applied Ecology* 54:1180–1189. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12821>
- Sano EE, Rodrigues AA, Martins ES, et al (2019) Cerrado ecoregions: A spatial framework to assess and prioritize Brazilian savanna environmental diversity for conservation. *Journal of Environmental Management* 232:818–828. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.108>
- Santos-Heredia C, Andresen E, Stevenson P (2011) Secondary seed dispersal by dung beetles in an Amazonian forest fragment of Colombia: Influence of dung type and edge effect. *Integrative Zoology* 6:399–408. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2011.00261.x>
- Sattler C, Gianuca AT, Schweiger O, et al (2020) Pesticides and land cover heterogeneity affect functional group and taxonomic diversity of arthropods in rice agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 297. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106927>
- Simons NK, Weisser WW, Gossner MM (2015) Multi-taxa approach shows consistent shifts in arthropod functional traits along grassland land-use intensity gradient. *Ecology* 15-0616.1. <https://doi.org/10.1890/15-0616.1>
- Shahabuddin S (2009) Diversity and community structure of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) across a habitat disturbance gradient in Lore Lindu National Park, Central Sulawesi. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity* 11:2085–4722. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d110107>
- Srygley RB, Chai P (1990) Flight morphology of Neotropical butterflies: palatability and distribution of mass to the thorax and abdomen. *Oecologia* 84:491–499. <https://doi.org/10.1007/BF00328165>
- Turner BL, Lambin EF, Reenberg A (2007) The emergence of land change science for global environmental change and sustainability. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:20666–20671. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704119104>
- Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, et al (2012) The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27:244–252
- Violle C, Navas M-L, Vile D, et al (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Wang Y, Naumann U, Wright ST, Warton DI (2012) Mvabund- an R package for model-based analysis of multivariate abundance data. *Methods in Ecology and Evolution* 3:471–474. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00190.x>

- Weis JJ, Post DM (2013) Intraspecific variation in a predator drives cascading variation in primary producer community composition. *Oikos* 122:1343–1349. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.00258.x>
- Wickman P-O, Karlsson B (1989) Abdomen Size, Body Size and the Reproductive Effort of Insects
- Winkler K, Fuchs R, Rounsevell M, Herold M (2021) Global land use changes are four times greater than previously estimated. *Nature Communications* 12:. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22702-2>
- Zill SN, Chaudhry S, Exter A, et al (2014) Positive force feedback in development of substrate grip in the stick insect tarsus. *Arthropod Structure & Development* 43:441–455. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2014.06.002>
- Zuur AF, Ieno EN (2016) A protocol for conducting and presenting results of regression-type analyses. *Methods in Ecology and Evolution* 7:636–645. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12577>

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Figure S1 - Sampling sites according to land use: a) Cerrado strictu sensu; b) eucalyptus plantation; c) pasture; d) soybean plantation.....62

Table S1 - Description of the most abundant species collected in evaluated land uses (Cerrado sensu stricto, eucalyptus plantation, pasture and soybean), their nesting behaviour, dietary preference and diel activity. -- indicates unknown.....63

Table S2 - Abundance by species in different land use types. CE – Cerrado sensu stricto; EU – Eucalyptus plantation; PA – pasture; SO – soybean plantation.64

Table S3 - P-values of univariate *post hoc* estimates of land use effect on species-morphological traits. For each combination of species and attributes, the Bonferroni correction was used to adjust the P values for the number of paired comparisons performed. CE – Cerrado sensu stricto; EU – Eucalyptus plantation; PA – pasture; SO – soybean plantation; Cref – *Canthidium* refugens; Cspt – *Coprophanaeus* spitzzi; Dbos – *Dichotomius* bos; Dgla – *Dichotomius* glaucus; Dnis – *Dichotomius* nisus; Gbid – *Genieridium* bidens; Oapp – *Ontherus* appendiculatus; Ohir – *Onthophagus* hircus; Opto – *Onthophagus* ptoxis; Opal – *Oxysternon* palaemo; PronL/AbdL – pronotum length-abdomen length ratio; Proti_size – protibia size; Metati_size – metatibia size; Metatar_size – metatarsus size; Proti_rob – protibia robustness; Metati_rob – metatibia robustness; PronL/W – pronotum length-width ratio; ElyL/W – elytra length-width ratio; ProtiL/W – protibia length-width ratio; MetatiL/W – metatibia length-width ratio; AbdL/W – abdomen length-width ratio; MetatarL/ElyL – metatarsus length-elytra length ratio.....65

Table S4 - Mean and standard deviation values of traits. Means followed by different letters are statistically different. CE – Cerrado sensu stricto; EU – Eucalyptus plantation; PA – pasture; SO – soy bean plantation; Cref – *Canthidium* refugens; Cspt – *Coprophanaeus* spitzzi; Dbos – *Dichotomius* bos; Dgla – *Dichotomius* glaucus; Dnis – *Dichotomius* nisus; Gbid – *Genieridium* bidens; Oapp – *Ontherus* appendiculatus; Ohir – *Onthophagus* hircus; Opto – *Onthophagus* ptoxis; Opal – *Oxysternon* palaemo; PronL/AbdL – pronotum length-abdomen length ratio; Proti_size – protibia size; Metati_size – metatibia size; Metatar_size – metatarsus size; Proti_rob – protibia robustness; Metati_rob – metatibia robustness; PronL/W – pronotum length-width ratio; ElyL/W – elytra length-width ratio; ProtiL/W – protibia length-width ratio; MetatiL/W – metatibia length-width ratio; AbdL/W – abdomen length-width ratio; MetatarL/ElyL – metatarsus length-elytra length ratio.69

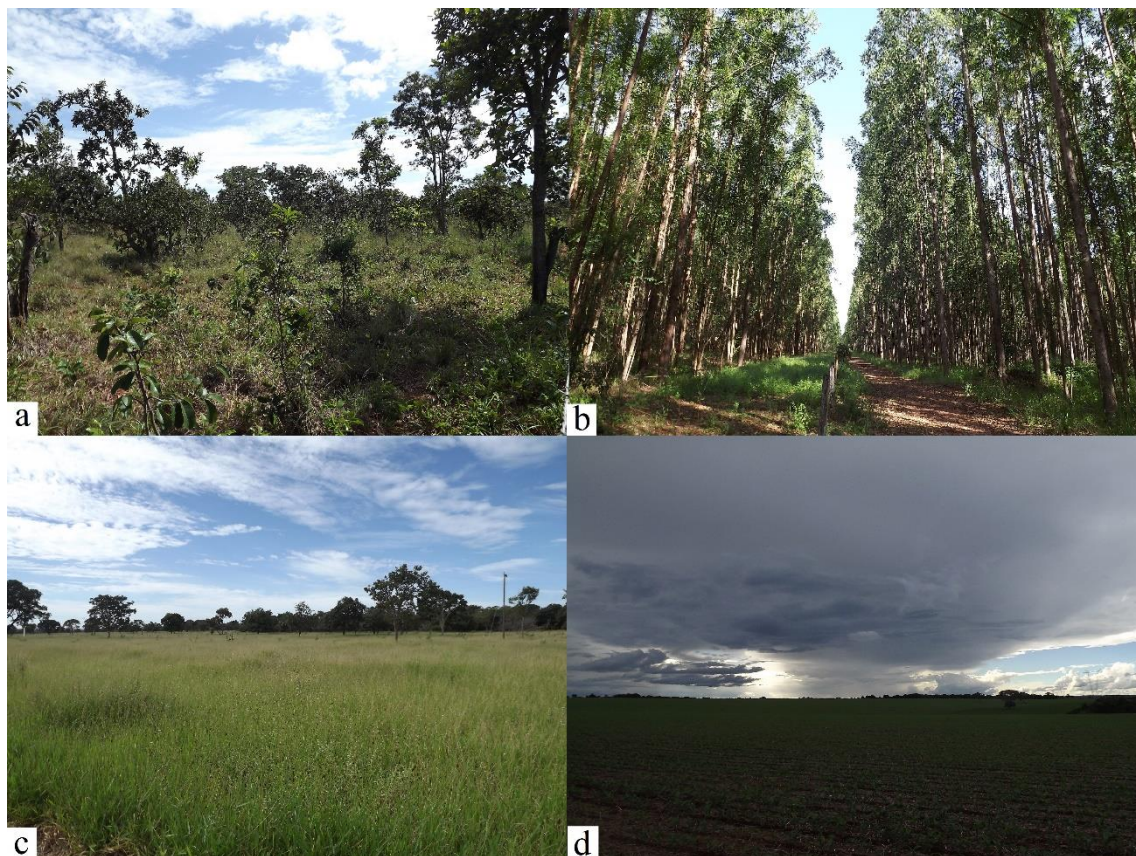


Figure S1 Sampling sites according to land use: a) Cerrado *strictu senso*; b) eucalyptus plantation; c) pasture; d) soybean plantation

Table S1 Description of the most abundant species collected in evaluated land uses (Cerrado sensu stricto, eucalyptus plantation, pasture and soybean), their nesting behaviour, dietary preference and diel activity. -- indicates unknown.

Species	Nesting behaviour	Dietary preferences	Diel activity
<i>Canthidium refugens</i> (Boucomont, 1928)	tunneller	coprophage	-
<i>Coprophanaeus spitzi</i> (Pessôa, 1935)	tunneller	necrophage	crepuscular
<i>Dichotomius bos</i> (Blanchard, 1843)	tunneller	coprophage	nocturnal
<i>Dichotomius glaucus</i> (Harold, 1869)	tunneller	coprophage	nocturnal
<i>Dichotomius nesus</i> (Olivier, 1789)	tunneller	coprophage	nocturnal
<i>Genieridium bidens</i> (Balthasar, 1938)	dweller	coprophage	nocturnal
<i>Ontherus apendiculatus</i> (Mannerheim, 1829)	tunneller	coprophage	nocturnal
<i>Onthophagus hircus</i> (Billberg, 185)	tunneller	coprophage	diurnal
<i>Onthophagus ptox</i> (Erichson, 1842)	tunneller	coprophage	diurnal
<i>Oxysternon palaemo</i> (Castelnau, 1840)	tunneller	coprophage	diurnal

Table S2 Abundance by species in different land use types. CE – Cerrado sensu stricto; EU – Eucalyptus plantation; PA – pasture; SO – soybean plantation.

Species	CE	EU	PA	SO	Total
<i>Canthidium refugens</i>	594	28	84	27	733
<i>Coprophanaeus spitzi</i>	136	26	30	36	228
<i>Dichotomius bos</i>	121	191	228	402	942
<i>Dichotomius glaucus</i>	482	106	572	72	1232
<i>Dichotomius nesus</i>	42	112	998	453	1605
<i>Genieridium bidens</i>	407	326	981	3225	4939
<i>Ontherus apendiculatus</i>	151	161	241	286	839
<i>Onthophagus hircus</i>	155	616	251	1710	2732
<i>Onthophagus ptox</i>	143	69	685	1223	2120
<i>Oxysternon palaemon</i>	892	379	63	105	1439

Table S3 P-values of univariate *post hoc* estimates of land use effect on species-morphological traits. For each combination of species and attributes, the Bonferroni correction was used to adjust the P values for the number of paired comparisons performed. CE – Cerrado *sensu stricto*; EU – Eucalyptus plantation; PA – pasture; SO – soybean plantation; Cref – *Canthidium* refugens; Cspt – *Coprophanaeus* spitzzi; Dbos – *Dichotomius* bos; Dgla – *Dichotomius* glaucus; Dnis – *Dichotomius* nesus; Gbid – *Genieridium* bidens; Oapp – *Ontherus* appendiculatus; Ohir – *Onthophagus* hircus; Opto – *Onthophagus* ptoxis; Opal – *Oxysternon* palaemo; PronL/AbdL – pronotum length-abdomen length ratio; Proti_size – protibia size; Metati_size – metatibia size; Metatar_size – metatarsus size; Proti_rob – protibia robustness; Metati_rob – metatibia robustness; PronL/W – pronotum length-width ratio; ElyL/W – elytra length-width ratio; ProtiL/W – protibia length-width ratio; MetatiL/W – metatibia length-width ratio; AbdL/W – abdomen length-width ratio; MetatarL/ElyL – metatarsus length-elytra length ratio.

Species	Trait	CE EU	CE PA	CE SO	EU PA	EU SO	PA SO
Cref	Biomass	0.012	0.012	0.012	1	1	1
Cref	AbdL/W	1	0.102	1	0.024	1	0.18
Cref	ElyL/W	0.18	0.012	0.012	1	1	0.918
Cref	MetatarL/ElyL	1	1	1	1	1	1
Cref	MetatiL/W	1	0.084	1	1	1	1
Cref	PronL/W	0.018	0.012	1	1	0.03	0.012
Cref	ProtiL/W	1	1	1	1	1	1
Cref	Metati_rob	1	0.102	1	1	1	1
Cref	Proti_rob	1	1	1	1	1	1
Cref	PronL/AbdL	0.09	0.012	0.03	0.024	1	0.018
Cref	Metatar_size	1	0.27	0.072	1	1	1
Cref	Metati_size	1	1	1	1	1	0.366
Cref	Proti_size	0.108	0.78	0.03	1	1	1
Cspt	Biomass	1	1	1	1	1	1
Cspt	AbdL/W	1	1	1	1	0.858	1
Cspt	ElyL/W	1	1	1	1	1	1
Cspt	MetatarL/ElyL	1	1	0.588	1	1	1
Cspt	MetatiL/W	1	1	1	1	1	1
Cspt	PronL/W	1	1	1	1	1	1
Cspt	ProtiL/W	0.24	0.306	1	1	0.534	0.516
Cspt	Metati_rob	1	1	1	1	1	1
Cspt	Proti_rob	0.186	0.234	1	1	0.396	0.306
Cspt	PronL/AbdL	1	1	1	1	1	1
Cspt	Metatar_size	1	1	1	0.48	0.63	1
Cspt	Metati_size	0.15	1	1	0.612	0.504	1

Cspt	Proti_size	0.012	1	1	0.084	0.024	1
Dbos	Biomass	0.174	0.042	1	1	1	1
Dbos	AbdL/W	1	1	0.132	1	1	0.03
Dbos	ElyL/W	1	1	1	1	1	1
Dbos	MetatarL/ElyL	1	1	1	1	1	1
Dbos	MetatiL/W	0.012	0.03	0.066	1	1	1
Dbos	PronL/W	0.012	0.012	1	1	0.018	0.066
Dbos	ProtiL/W	1	1	1	1	1	1
Dbos	Metati_rob	0.018	0.03	0.06	1	1	1
Dbos	Proti_rob	1	1	1	1	1	1
Dbos	PronL/AbdL	0.03	0.03	1	1	0.012	0.024
Dbos	Metatar_size	1	1	1	1	1	1
Dbos	Metati_size	0.03	1	1	1	1	1
Dbos	Proti_size	1	1	1	1	1	1
Dgla	Biomass	1	1	1	1	1	1
Dgla	AbdL/W	1	1	1	1	1	1
Dgla	ElyL/W	1	1	1	1	1	1
Dgla	MetatarL/ElyL	1	1	1	1	1	1
Dgla	MetatiL/W	1	1	1	1	1	1
Dgla	PronL/W	1	1	1	1	1	1
Dgla	ProtiL/W	1	1	1	1	1	1
Dgla	Metati_rob	1	1	1	1	1	1
Dgla	Proti_rob	1	1	1	1	1	1
Dgla	PronL/AbdL	1	1	1	1	1	1
Dgla	Metatar_size	1	1	1	1	1	1
Dgla	Metati_size	1	1	1	1	1	1
Dgla	Proti_size	1	0.126	1	1	1	0.126
Dnis	Biomass	1	0.012	1	0.012	1	0.27
Dnis	AbdL/W	1	1	1	0.27	1	1
Dnis	ElyL/W	1	1	1	1	1	1
Dnis	MetatarL/ElyL	1	1	1	1	1	1
Dnis	MetatiL/W	1	0.966	1	1	1	1
Dnis	PronL/W	1	1	1	1	1	1
Dnis	ProtiL/W	1	1	1	1	1	1
Dnis	Metati_rob	1	1	1	1	1	1
Dnis	Proti_rob	1	1	1	1	1	1

Dnis	PronL/AbdL	1	1	1	1	1	1
Dnis	Metatar_size	1	1	1	1	1	1
Dnis	Metati_size	1	0.828	1	1	1	1
Dnis	Proti_size	1	1	1	1	1	1
Gbid	Biomass	1	1	1	1	1	1
Gbid	AbdL/W	0.624	1	1	1	1	1
Gbid	ElyL/W	1	1	1	1	1	1
Gbid	MetatarL/ElyL	1	1	0.012	1	1	0.054
Gbid	MetatiL/W	1	1	1	1	1	1
Gbid	PronL/W	1	1	1	1	1	1
Gbid	ProtiL/W	1	1	1	1	1	1
Gbid	Metati_rob	1	1	1	1	1	1
Gbid	Proti_rob	1	1	1	1	1	1
Gbid	PronL/AbdL	1	1	1	1	1	1
Gbid	Metatar_size	1	1	0.012	1	0,984	0.024
Gbid	Metati_size	1	1	1	1	1	1
Gbid	Proti_size	1	1	1	1	1	1
Oapp	Biomass	0.498	0.912	1	1	1	1
Oapp	AbdL/W	0.012	0.012	1	0.528	0.012	1
Oapp	ElyL/W	0.012	0.012	0.012	1	1	1
Oapp	MetatarL/ElyL	0.012	0.426	1	0.216	0.126	1
Oapp	MetatiL/W	0.078	1	1	1	0.03	1
Oapp	PronL/W	1	1	1	1	1	1
Oapp	ProtiL/W	1	1	1	1	1	1
Oapp	Metati_rob	0.114	1	1	1	0.066	1
Oapp	Proti_rob	1	1	1	1	1	1
Oapp	PronL/AbdL	0.012	0.012	1	0.012	0.012	1
Oapp	Metatar_size	0.498	1	1	0.096	0.03	1
Oapp	Metati_size	0.12	1	1	1	0.702	1
Oapp	Proti_size	1	1	1	1	1	1
Ohir	Biomass	1	0.012	0.012	0.012	0.018	1
Ohir	AbdL/W	0.054	0.714	1	1	0.648	1
Ohir	ElyL/W	1	1	1	1	1	1
Ohir	MetatarL/ElyL	1	1	0.36	1	1	1
Ohir	MetatiL/W	0.192	0.546	1	1	1	1
Ohir	PronL/W	1	1	1	1	1	1

Ohir	ProtiL/W	1	0.438	1	0.066	1	0.15
Ohir	Metati_rob	0.156	0.276	1	1	1	1
Ohir	Proti_rob	1	0.282	1	0.018	1	0.09
Ohir	PronL/AbdL	1	0.438	1	1	1	1
Ohir	Metatar_size	1	1	1	1	1	1
Ohir	Metati_size	1	1	0.462	1	0.438	1
Ohir	Proti_size	1	0.03	0.036	0.462	0.648	1
Opto	Biomass	1	1	1	1	1	1
Opto	AbdL/W	1	0.372	1	0.534	1	1
Opto	ElyL/W	1	1	1	1	1	1
Opto	MetatarL/ElyL	1	1	1	1	1	0.198
Opto	MetatiL/W	1	1	1	1	1	1
Opto	PronL/W	1	1	1	1	1	1
Opto	ProtiL/W	0.336	1	0.306	1	1	1
Opto	Metati_rob	1	1	1	1	1	1
Opto	Proti_rob	0.246	1	0.45	1	1	1
Opto	PronL/AbdL	1	0.09	1	0.966	1	0.954
Opto	Metatar_size	1	1	1	1	1	1
Opto	Metati_size	0.882	1	1	1	1	1
Opto	Proti_size	1	0.75	1	0.618	1	1
Opal	Biomass	1	1	1	1	1	1
Opal	AbdL/W	1	1	1	1	1	1
Opal	ElyL/W	1	1	1	1	1	1
Opal	MetatarL/ElyL	1	1	1	1	1	1
Opal	MetatiL/W	1	1	1	1	1	1
Opal	PronL/W	1	1	1	1	1	1
Opal	ProtiL/W	1	1	1	1	1	1
Opal	Metati_rob	1	1	1	1	1	1
Opal	Proti_rob	1	1	1	1	1	1
Opal	PronL/AbdL	1	1	1	1	1	1
Opal	Metatar_size	1	1	1	1	1	1
Opal	Metati_size	1	1	1	0.012	1	1
Opal	Proti_size	1	0.336	0.168	0.03	0.03	1

Table S4 Mean and standard deviation values of traits. Means followed by different letters in the same line are statistically different. CE – Cerrado *sensu stricto*; EU – Eucalyptus plantation; PA – pasture; SO – soy bean plantation; Cref – *Canthidium* refugens; Cspt – *Coprophanaeus* spitzzi; Dbos – *Dichotomius* bos; Dgla – *Dichotomius* glaucus; Dnis – *Dichotomius* nisus; Gbid – *Genieridium* bidens; Oapp – *Ontherus* appendiculatus; Ohir – *Onthophagus* hircus; Opto – *Onthophagus* ptoxis; Opal – *Oxysternon* palaemo; PronL/AbdL – pronotum length-abdomen length ratio; Proti_size – protibia size; Metati_size – metatibia size; Metatar_size – metatarsus size; Proti_rob – protibia robustness; Metati_rob – metatibia robustness; PronL/W – pronotum length-width ratio; ElyL/W – elytra length-width ratio; ProtiL/W – protibia length-width ratio; MetatiL/W – metatibia length-width ratio; AbdL/W – abdomen length-width ratio; MetatarL/ElyL – metatarsus length-elytra length ratio.

Espécie	Traço	CE	EU	PA	SO
Cref	Biomass	0.0071±0.0029 ^B	0.0321±0.0074 ^A	0.0336±0.0082 ^A	0.0311±0.0089 ^A
Cref	AbdL/W	0.4056±0.0678 ^{AB}	0.4158±0.0630 ^A	0.3565±0.0438 ^B	0.3908±0.0409 ^{AB}
Cref	ElyL/W	0.7983±0.0611 ^A	0.7178±0.1152 ^{AB}	0.6978±0.0461 ^B	0.7256±0.0462 ^B
Cref	MetatarL/ElyL	0.4201±0.0692 ^A	0.4079±0.0869 ^A	0.4167±0.0720 ^A	0.3816±0.0845 ^A
Cref	MetatiL/W	3.1451±0.4433 ^A	3.0119±0.5295 ^A	2.7477±0.4510 ^A	2.9512±0.3422 ^A
Cref	PronL/W	0.5875±0.0389 ^B	0.6449±0.0459 ^A	0.6387±0.0279 ^A	0.6014±0.0280 ^B
Cref	ProtiL/W	2.4536±0.3617 ^A	2.3290±0.3819 ^A	2.4381±0.4077 ^A	2.4777±0.2649 ^A
Cref	Metati_rob	0.3244±0.0481 ^A	0.3407±0.0533 ^A	0.3746±0.0684 ^A	0.3435±0.0421 ^A
Cref	Proti_rob	0.4188±0.0811 ^A	0.4410±0.0762 ^A	0.4229±0.0797 ^A	0.4080±0.0437 ^A
Cref	PronL/AbdL	1.6226±0.3961 ^C	1.9735±0.2181 ^B	2.3846±0.4213 ^A	1.9675±0.2351 ^B
Cref	Metatar_size	0.2146±0.0367 ^A	0.1940±0.0322 ^{AB}	0.1911±0.0304 ^{AB}	0.1856±0.0328 ^B
Cref	Metati_size	0.2362±0.0245 ^A	0.2378±0.0218 ^A	0.2253±0.0287 ^A	0.2432±0.0208 ^A

Cref	Proti_size	0.2104±0.0294 ^B	0.2358±0.0162 ^{AB}	0.2251±0.0244 ^{AB}	0.2342±0.0139 ^A
Cspt	Biomass	0.6024±0.1110 ^A	0.5921±0.1714 ^A	0.5539±0.2033 ^A	0.6234±0.1354 ^A
Cspt	AbdL/W	0.3447±0.0394 ^A	0.3585±0.0192 ^A	0.3563±0.0325 ^A	0.3466±0.0204 ^A
Cspt	ElyL/W	0.7547±0.0268 ^A	0.7657±0.0206 ^A	0.7705±0.0306 ^A	0.7644±0.0165 ^A
Cspt	MetatarL/ElyL	0.5056±0.0266 ^A	0.4904±0.0336 ^A	0.4917±0.0302 ^A	0.4868±0.0300 ^A
Cspt	MetatiL/W	2.7238±0.1903 ^A	2.6727±0.1631 ^A	2.7349±0.1726 ^A	2.6795±0.3695 ^A
Cspt	PronL/W	0.6743±0.0155 ^A	0.6920±0.0909 ^A	0.6678±0.0217 ^A	0.6635±0.0218 ^A
Cspt	ProtiL/W	2.8015±0.1218 ^A	2.6775±0.1956 ^A	2.6893±0.1714 ^A	2.8375±0.2638 ^A
Cspt	Metati_rob	0.3688±0.0256 ^A	0.3755±0.0223 ^A	0.3671±0.0232 ^A	0.3888±0.1234 ^A
Cspt	Proti_rob	0.3576±0.0152 ^A	0.3755±0.0289 ^A	0.3733±0.0243 ^A	0.3549±0.0276 ^A
Cspt	PronL/AbdL	2.0867±0.2433 ^A	2.0090±0.1290 ^A	2.0534±0.1763 ^A	2.0613±0.1411 ^A
Cspt	Metatar_size	0.2428±0.0140 ^A	0.2501±0.0151 ^A	0.2394±0.0143 ^A	0.2403±0.0156 ^A
Cspt	Metati_size	0.2796±0.0197 ^A	0.2945±0.0120 ^A	0.2834±0.0183 ^A	0.2844±0.0160 ^A
Cspt	Proti_size	0.2933±0.0132 ^B	0.3069±0.0090 ^A	0.2946±0.0166 ^{AB}	0.2958±0.0109 ^B
Dbos	Biomass	0.3981±0.0950 ^A	0.3293±0.0883 ^{AB}	0.3116±0.0992 ^B	0.3401±0.1121 ^{AB}

Dbos	AbdL/W	0.4324±0.0385 ^{AB}	0.4397±0.0369 ^{AB}	0.4243±0.0360 ^B	0.4592±0.0327 ^A
Dbos	ElyL/W	0.8579±0.0269 ^A	0.8496±0.0512 ^A	0.8609±0.0198 ^A	0.8625±0.0192 ^A
Dbos	MetatarL/ElyL	0.4255±0.0265 ^A	0.4135±0.0650 ^A	0.4250±0.0356 ^A	0.4229±0.0402 ^A
Dbos	MetatiL/W	2.2545±0.1439 ^A	2.0650±0.1830 ^B	2.1159±0.1492 ^B	2.1017±0.1786 ^{AB}
Dbos	PronL/W	0.4690±0.0488 ^B	0.5373±0.0263 ^A	0.5289±0.0303 ^{AB}	0.4947±0.0483 ^B
Dbos	ProtiL/W	2.6362±0.1680 ^A	2.5929±0.2739 ^A	2.6397±0.1951 ^A	2.6405±0.1469 ^A
Dbos	Metati_rob	0.4454±0.0293 ^B	0.4881±0.0453 ^A	0.4749±0.0329 ^A	0.4791±0.0411 ^A
Dbos	Proti_rob	0.3808±0.0237 ^A	0.3894±0.0367 ^A	0.3808±0.0284 ^A	0.3799±0.0212 ^A
Dbos	PronL/AbdL	1.1604±0.1490 ^B	1.2949±0.1157 ^A	1.3044±0.1500 ^A	1.1540±0.1224 ^B
Dbos	Metatar_size	0.2314±0.0142 ^A	0.2247±0.0347 ^A	0.2313±0.0218 ^A	0.2312±0.0219 ^A
Dbos	Metati_size	0.2404±0.0117 ^A	0.2275±0.0160 ^B	0.2320±0.0193 ^{AB}	0.2353±0.0142 ^{AB}
Dbos	Proti_size	0.2710±0.0139 ^A	0.2729±0.0166 ^A	0.2749±0.0152 ^A	0.2773±0.0120 ^A
Dgla	Biomass	0.2286±0.0436 ^A	0.2276±0.0493 ^A	0.2399±0.0445 ^A	0.2389±0.0460 ^A
Dgla	AbdL/W	0.3147±0.0445 ^A	0.3368±0.0492 ^A	0.3154±0.0524 ^A	0.3177±0.0476 ^A
Dgla	ElyL/W	0.9417±0.0276 ^A	0.9429±0.0258 ^A	0.9429±0.0251 ^A	0.9415±0.0203 ^A

Dgla	MetatarL/ElyL	0.4193±0.0375 ^A	0.4076±0.0295 ^A	0.4203±0.0210 ^A	0.4097±0.0328 ^A
Dgla	MetatiL/W	2.9120±0.1341 ^A	2.9469±0.1779 ^A	3.0087±0.1692 ^A	2.9956±0.1619 ^A
Dgla	PronL/W	0.5791±0.0189 ^A	0.5785±0.0141 ^A	0.5783±0.0228 ^A	0.5711±0.0195 ^A
Dgla	ProtiL/W	2.8826±0.1938 ^A	2.9120±0.2718 ^A	2.9642±0.1876 ^A	2.8729±0.2218 ^A
Dgla	Metati_rob	0.3441±0.0155 ^A	0.3369±0.0209 ^A	0.3334±0.0183 ^A	0.3348±0.0179 ^A
Dgla	Proti_rob	0.3485±0.0240 ^A	0.3424±0.0311 ^A	0.3387±0.0212 ^A	0.3501±0.0270 ^A
Dgla	PronL/AbdL	1.8282±0.3046 ^A	1.5819±0.2650 ^A	1.8229±0.3411 ^A	1.7708±0.3530 ^A
Dgla	Metatar_size	0.2382±0.0225 ^A	0.2347±0.0170 ^A	0.2416±0.0139 ^A	0.2336±0.0226 ^A
Dgla	Metati_size	0.2815±0.0137 ^A	0.2892±0.0146 ^A	0.2875±0.0119 ^A	0.2872±0.0137 ^A
Dgla	Proti_size	0.2537±0.0132 ^A	0.2578±0.0136 ^A	0.2640±0.0118 ^A	0.2530±0.0142 ^A
Dnis	Biomass	0.2859±0.1007 ^B	0.2978±0.0575 ^B	0.4019±0.0865 ^A	0.3345±0.0888 ^{AB}
Dnis	AbdL/W	0.4414±0.0437 ^A	0.4143±0.0497 ^A	0.4483±0.0424 ^A	0.4259±0.0676 ^A
Dnis	ElyL/W	0.9506±0.5990 ^A	0.9007±0.0289 ^A	0.8992±0.0493 ^A	0.8900±0.0226 ^A
Dnis	MetatarL/ElyL	0.4500±0.2167 ^A	0.3894±0.0354 ^A	0.3849±0.0377 ^A	0.3913±0.0446 ^A
Dnis	MetatiL/W	2.9062±0.2296 ^A	2.8542±0.2486 ^A	2.7789±0.1734 ^A	2.7846±0.2275 ^A

Dnis	PronL/W	0.5143±0.0264 ^A	0.5184±0.0267 ^A	0.5373±0.0961 ^A	0.4927±0.0528 ^A
Dnis	ProtiL/W	2.9767±0.2187 ^A	2.9545±0.3208 ^A	2.9230±0.2238 ^A	2.8878±0.1886 ^A
Dnis	Metati_rob	0.3462±0.0278 ^A	0.3528±0.0291 ^A	0.3612±0.0222 ^A	0.3614±0.0295 ^A
Dnis	Proti_rob	0.3377±0.0247 ^A	0.3418±0.0320 ^A	0.3440±0.0261 ^A	0.3477±0.0225 ^A
Dnis	PronL/AbdL	1.1709±0.1349 ^A	1.2563±0.2081 ^A	1.2284±0.2495 ^A	1.1963±0.2972 ^A
Dnis	Metatar_size	0.2286±0.0328 ^A	0.2216±0.0210 ^A	0.2175±0.0267 ^A	0.2212±0.0251 ^A
Dnis	Metati_size	0.2806±0.0128 ^A	0.2718±0.0140 ^A	0.2691±0.0191 ^A	0.2753±0.0149 ^A
Dnis	Proti_size	0.2556±0.0178 ^A	0.2516±0.0135 ^A	0.2506±0.0179 ^A	0.2504±0.0103 ^A
Gbid	Biomass	0.0066±0.0016 ^A	0.0059±0.0012 ^A	0.0067±0.0018 ^A	0.0063±0.0011 ^A
Gbid	AbdL/W	0.5711±0.1230 ^A	0.6451±0.1037 ^A	0.6264±0.0557 ^A	0.5989±0.0413 ^A
Gbid	ElyL/W	0.9804±0.0893 ^A	0.9741±0.1223 ^A	0.9836±0.0406 ^A	1.0033±0.1199 ^A
Gbid	MetatarL/ElyL	0.2556±0.0378 ^B	0.2775±0.0540 ^{AB}	0.2681±0.0430 ^B	0.2990±0.0233 ^A
Gbid	MetatiL/W	2.4568±0.3129 ^A	2.4710±0.4679 ^A	2.4637±0.3448 ^A	2.5436±0.3843 ^A
Gbid	PronL/W	0.5779±0.0388 ^A	0.5675±0.0501 ^A	0.5761±0.0424 ^A	0.5746±0.0357 ^A
Gbid	ProtiL/W	1.8720±0.2104 ^A	1.8024±0.2407 ^A	1.8400±0.2112 ^A	1.8146±0.1898 ^A

Gbid	Metati_rob	0.4137±0.0552 ^A	0.4170±0.0702 ^A	0.4142±0.0623 ^A	0.4020±0.0624 ^A
Gbid	Proti_rob	0.5408±0.0615 ^A	0.5633±0.0694 ^A	0.5499±0.0584 ^A	0.5564±0.0533 ^A
Gbid	PronL/AbdL	1.3084±0.7078 ^A	1.1036±0.1190 ^A	1.1288±0.0750 ^A	1.1450±0.1038 ^A
Gbid	Metatar_size	0.1444±0.0226 ^B	0.1547±0.0318 ^{AB}	0.1514±0.0225 ^B	0.1699±0.0137 ^A
Gbid	Metati_size	0.1761±0.0149 ^A	0.1754±0.0134 ^A	0.1743±0.0126 ^A	0.1722±0.0134 ^A
Gbid	Proti_size	0.1676±0.0151 ^A	0.1708±0.0135 ^A	0.1657±0.0140 ^A	0.1657±0.0126 ^A
Oapp	Biomass	0.0574±0.0158 ^A	0.0488±0.0105 ^A	0.0495±0.0105 ^A	0.0527±0.0121 ^A
Oapp	AbdL/W	0.1810±0.0329 ^C	0.2482±0.0418 ^A	0.2214±0.0385 ^B	0.1993±0.0338 ^{BC}
Oapp	ElyL/W	0.9542±0.0146 ^A	0.8272±0.0548 ^B	0.8188±0.0553 ^B	0.8313±0.0376 ^B
Oapp	MetatarL/ElyL	0.2859±0.0327 ^B	0.3480±0.0432 ^A	0.3142±0.0472 ^{AB}	0.3093±0.0554 ^{AB}
Oapp	MetatiL/W	2.1609±0.2642 ^{AB}	2.4001±0.3166 ^A	2.2535±0.4006 ^{AB}	2.1328±0.2520 ^B
Oapp	PronL/W	0.5858±0.0171 ^A	0.5874±0.0245 ^A	0.5853±0.0175 ^A	0.5804±0.0252 ^A
Oapp	ProtiL/W	1.9969±0.1457 ^A	2.0664±0.1725 ^A	2.0102±0.1519 ^A	1.9864±0.1701 ^A
Oapp	Metati_rob	0.4695±0.0585 ^A	0.4241±0.0588 ^A	0.4569±0.0788 ^A	0.4758±0.0617 ^A
Oapp	Proti_rob	0.5034±0.0366 ^A	0.4872±0.0403 ^A	0.5002±0.0374 ^A	0.5070±0.0439 ^A

Oapp	PronL/AbdL	4.6079±0.9530 ^A	3.0340±0.5483 ^C	3.6919±0.6600 ^{AB}	4.1005±0.8801 ^{BC}
Oapp	Metatar_size	0.1584±0.0183 ^A	0.1701±0.0201 ^A	0.1524±0.0223 ^A	0.1498±0.0250 ^A
Oapp	Metati_size	0.1749±0.0173 ^A	0.1883±0.0181 ^A	0.1789±0.0178 ^A	0.1781±0.0153 ^A
Oapp	Proti_size	0.2150±0.0162 ^A	0.2212±0.0167 ^A	0.2156±0.0124 ^A	0.2142±0.0135 ^A
Ohir	Biomass	0.0067±0.0017 ^A	0.0065±0.0023 ^A	0.0043±0.0016 ^B	0.0042±0.0017 ^B
Ohir	AbdL/W	0.4597±0.0591 ^B	0.5186±0.0759 ^A	0.4925±0.0508 ^{AB}	0.4735±0.0579 ^{AB}
Ohir	ElyL/W	0.6634±0.0296 ^A	0.6593±0.0495 ^A	0.6540±0.0360 ^A	0.6768±0.0641 ^A
Ohir	MetatarL/ElyL	0.5013±0.1150 ^A	0.4684±0.1112 ^A	0.4875±0.1071 ^A	0.4227±0.1135 ^A
Ohir	MetatiL/W	2.6694±0.4419 ^A	2.3274±0.4573 ^A	2.3610±0.5161 ^A	2.5634±0.5217 ^A
Ohir	PronL/W	0.7306±0.0541 ^A	0.7201±0.0318 ^A	0.7260±0.0438 ^A	0.7337±0.0253 ^A
Ohir	ProtiL/W	2.2142±0.2906 ^A	2.1334±0.3030 ^A	2.4224±0.3151 ^A	2.1854±0.2492 ^A
Ohir	Metati_rob	0.3843±0.0615 ^A	0.4466±0.0906 ^A	0.4426±0.0927 ^A	0.4064±0.0851 ^A
Ohir	Proti_rob	0.4588±0.0573 ^{AB}	0.4772±0.0625 ^A	0.4191±0.0509 ^B	0.4629±0.0485 ^A
Ohir	PronL/AbdL	2.1672±0.3320 ^A	2.0196±0.3163 ^A	1.9633±0.2564 ^A	2.0424±0.2263 ^A
Ohir	Metatar_size	0.1831±0.0390 ^A	0.1759±0.0422 ^A	0.1881±0.0421 ^A	0.1709±0.0469 ^A

Ohir	Metati_size	0.1839±0.0159 ^A	0.1815±0.0209 ^A	0.1893±0.0224 ^A	0.1952±0.0176 ^A
Ohir	Proti_size	0.1989±0.0172 ^B	0.2041±0.0156 ^{AB}	0.2178±0.0228 ^A	0.2142±0.0152 ^A
Opto	Biomass	0.0059±0.0016 ^A	0.0053±0.0015 ^A	0.0060±0.0020 ^A	0.0052±0.0021 ^A
Opto	AbdL/W	0.4413±0.0707 ^A	0.4667±0.0539 ^A	0.4861±0.0559 ^A	0.4630±0.0682 ^A
Opto	ElyL/W	0.6108±0.0344 ^A	0.6164±0.0278 ^A	0.6144±0.0259 ^A	0.6185±0.0685 ^A
Opto	MetatarL/ElyL	0.5278±0.1055 ^A	0.5446±0.1039 ^A	0.5557±0.0772 ^A	0.4921±0.0829 ^A
Opto	MetatiL/W	2.4182±0.5526 ^A	2.4629±0.4378 ^A	2.3584±0.4213 ^A	2.2862±0.4504 ^A
Opto	PronL/W	0.7492±0.0651 ^A	0.7350±0.0670 ^A	0.7350±0.0613 ^A	0.7458±0.0611 ^A
Opto	ProtiL/W	2.7495±0.4599 ^A	2.4142±0.4787 ^A	2.6244±0.5187 ^A	2.4317±0.3793 ^A
Opto	Metati_rob	0.4343±0.0978 ^A	0.4180±0.0711 ^A	0.4376±0.0813 ^A	0.4541±0.0893 ^A
Opto	Proti_rob	0.3744±0.0672 ^A	0.4295±0.0810 ^A	0.3964±0.0821 ^A	0.4207±0.0633 ^A
Opto	PronL/AbdL	2.3855±0.3876 ^A	2.2693±0.2883 ^A	2.1045±0.2497 ^A	2.3549±0.5323 ^A
Opto	Metatar_size	0.1807±0.0355 ^A	0.1921±0.0348 ^A	0.1900±0.0235 ^A	0.1758±0.0272 ^A
Opto	Metati_size	0.1723±0.0169 ^A	0.1821±0.0149 ^A	0.1735±0.0190 ^A	0.1749±0.0179 ^A
Opto	Proti_size	0.2167±0.0153 ^A	0.2165±0.0123 ^A	0.2081±0.0128 ^A	0.2154±0.0123 ^A

Opal	Biomass	0.2481±0.0722 ^A	0.2282±0.0676 ^A	0.2429±0.0562 ^A	0.2042±0.0856 ^A
Opal	AbdL/W	0.3904±0.0554 ^A	0.3739±0.0421 ^A	0.3787±0.0322 ^A	0.3823±0.0428 ^A
Opal	ElyL/W	0.6822±0.0275 ^A	0.6693±0.0238 ^A	0.6718±0.0246 ^A	0.6696±0.0273 ^A
Opal	MetatarL/ElyL	0.5034±0.0471 ^A	0.5024±0.0405 ^A	0.5048±0.0346 ^A	0.5101±0.0311 ^A
Opal	MetatiL/W	2.7773±0.3134 ^A	2.8928±0.2047 ^A	2.8225±0.2239 ^A	2.8897±0.2699 ^A
Opal	PronL/W	0.7481±0.0277 ^A	0.7547±0.0145 ^A	0.7587±0.0180 ^A	0.7573±0.0144 ^A
Opal	ProtiL/W	3.4930±0.2723 ^A	3.4792±0.2304 ^A	3.5203±0.2126 ^A	3.3939±0.2435 ^A
Opal	Metati_rob	0.3642±0.0385 ^A	0.3474±0.0248 ^A	0.3565±0.0293 ^A	0.3490±0.0327 ^A
Opal	Proti_rob	0.2879±0.0212 ^A	0.2886±0.0188 ^A	0.2850±0.0168 ^A	0.2962±0.0222 ^A
Opal	PronL/AbdL	2.1863±0.2823 ^A	2.2701±0.2515 ^A	2.2122±0.1968 ^A	2.1810±0.2472 ^A
Opal	Metatar_size	0.2187±0.0240 ^A	0.2204±0.0195 ^A	0.2131±0.0164 ^A	0.2139±0.0118 ^A
Opal	Metati_size	0.2615±0.0203 ^{AB}	0.2672±0.0154 ^A	0.2514±0.0145 ^B	0.2581±0.0147 ^B
Opal	Proti_size	0.3042±0.0201 ^{AB}	0.3056±0.0151 ^A	0.2913±0.0149 ^B	0.2900±0.0145 ^{AB}
