



Serviços ecossistêmicos de dispersão secundária de sementes por besouros rola-bostas (Coleoptera: Scarabaeinae) em caatingas e pastagens, em Andorinha, Bahia

Rodrigo Ferreira^{1*}, Maiara Beatriz Lima², Priscila Paixão Lopes³

¹Mestre em Ecologia e Evolução, Universidade Estadual de Feira de Santana, Brasil. (*Autor correspondente: rodrigowbio@gmail.com)

²Doutoranda em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Brasil.

³Doutora em Ciências Biológicas (Zoologia), Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, UNESP, Brasil. Professora plena da Universidade Estadual de Feira de Santana, Brasil.

Histórico do Artigo: Submetido em: 15/05/2025 – Revisado em: 20/06/2025 – Aceito em: 08/07/2025

RESUMO

Compreender como funcionam os serviços ecossistêmicos torna-se cada vez mais crucial diante da crescente perda de biodiversidade impulsionada por atividades humanas. Entre os organismos que desempenham papéis relevantes nesse contexto estão os coleópteros da subfamília Scarabaeinae, conhecidos como besouros rola-bostas, que atuam na remoção de excrementos e na dispersão secundária de sementes, além de servirem como bioindicadores eficientes de alterações ambientais. Este estudo investigou de que forma o uso do solo influencia atributos das comunidades desses insetos e, por consequência, o serviço ecossistêmico de dispersão secundária. Foram utilizados excrementos de suínos com sementes artificiais (mímicos) de três dimensões distintas: pequena, média e grande. A estrutura da comunidade foi analisada com base na composição e nos grupos funcionais. Os fragmentos de caatinga apresentaram maior diversidade e abundância de rola-bostas em comparação com áreas de pastagem, embora as taxas totais de dispersão não tenham diferido significativamente. Observou-se influência significativa da sazonalidade: durante a estação chuvosa, a dispersão foi maior (35,9%) em relação à estação seca (2,4%). A abundância não demonstrou impacto direto sobre a dispersão, mas a riqueza de espécies apresentou efeito significativo. Sementes pequenas foram mais frequentemente dispersas (29,34%) do que as médias (21,23%) e grandes (20,68%). Dentre os grupos funcionais, besouros grandes com hábito de enterrar fezes, especialmente do gênero *Dichotomius*, foram os que mais se correlacionaram com os índices de dispersão. Assim, fatores como a sazonalidade e a variação na riqueza das comunidades de rola-bostas influenciam diretamente a efetividade dos serviços ecossistêmicos prestados por esses insetos.

Palavras-Chaves: Bioindicadores, Grupos funcionais, Dispersão de sementes, Uso da terra, Coleópteros.

Ecosystem services of secondary seed dispersal by dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in dry forests and pastures, in Andorinha, Bahia

ABSTRACT

Understanding the functioning of ecosystem services is increasingly crucial in the face of rapid biodiversity loss driven by human activities. Among the organisms that play key roles in these processes are dung beetles (Scarabaeinae), which contribute to feces removal and secondary seed dispersal, and serve as effective bioindicators of environmental change. This study evaluated how land use influences the attributes of dung beetle communities and, consequently, the ecosystem service of secondary seed dispersal. Pig feces containing artificial seeds (mimics) of three different sizes: small, medium, and large, were used. Community structure was analyzed based on composition and functional groups. Caatinga areas exhibited higher beetle richness and abundance compared to pastures, although total seed dispersal rates were not significantly different. Seasonality had a significant effect: seed dispersal was higher during the rainy season (35.9%) than in the dry season (2.4%). Abundance did not significantly affect dispersal, but species richness did. Small seeds were more frequently dispersed (29.34%) than medium (21.23%) and large ones (20.68%). Among functional groups, large tunneling beetles, particularly those of the genus *Dichotomius*, showed the strongest correlation with dispersal rates. Therefore, seasonal variation and changes in beetle community richness directly influence the performance of key ecosystem services, such as secondary seed dispersal.

Keywords: Bioindicators, Functional groups, Seed dispersal, Land use, Dung beetles.

Ferreira, R., Lima, M. B., & Lopes, P. P. (2025). Serviços ecossistêmicos de dispersão secundária de sementes por besouros rola-bostas (Coleoptera: Scarabaeinae) em caatingas e pastagens, em Andorinha, Bahia. *Meio Ambiente (Brasil)*, v.7, n.3, p.97-115.



1. Introdução

Os chamados serviços ambientais ou ecossistêmicos englobam um conjunto de processos ecológicos e funções naturais que contribuem diretamente para a saúde e o bem-estar humano. Tais serviços envolvem atributos dos ecossistemas que desempenham papéis fundamentais na regulação de ciclos biogeoquímicos, na conservação do solo, na polinização de plantas cultivadas, no controle biológico de pragas, na oferta de oportunidades para o ecoturismo, entre muitos outros, todos com implicações ecológicas e econômicas. Quando esses processos não apresentam benefício direto à condição humana, mas ainda assim são essenciais para a manutenção da integridade e do funcionamento dos ecossistemas, são frequentemente denominados “funções ecológicas” ou “funções ecossistêmicas”. Esses mecanismos sustentam a viabilidade de múltiplos grupos biológicos por meio de interações ecológicas, sejam elas diretas ou indiretas (Myers, 1996).

Entre as diversas funções ecológicas essenciais à manutenção dos ecossistemas, destaca-se a dispersão de sementes, um processo-chave para a conservação e regeneração das florestas. Essa função é realizada, em grande parte, por aves e mamíferos que consomem frutos e excretam as sementes junto às fezes, contribuindo para sua disseminação no ambiente (Watson, 2012). Contudo, essas sementes podem ser posteriormente transportadas por outros organismos, caracterizando a chamada dispersão secundária. Um exemplo relevante são os besouros coprófagos da subfamília Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae), popularmente conhecidos como rola-bostas. Estes insetos atuam tanto na remoção de excrementos quanto no deslocamento das sementes neles contidas, promovendo assim sua redistribuição no solo (Andresen, 2003; Braga et al., 2017). Esse transporte não é deliberado; as sementes acompanham os resíduos orgânicos que os besouros enterram como parte de seu comportamento alimentar e reprodutivo. Dessa forma, a dispersão secundária está indiretamente associada aos hábitos de alimentação e nidificação desses coleópteros (Nichols et al., 2008).

Além da dispersão, os Scarabaeinae desempenham outras funções ecológicas relevantes, como o revolvimento do solo e o enterramento de fezes, os quais têm efeitos positivos sobre a fertilidade do solo e a produtividade primária das áreas onde atuam (Nichols et al., 2008). Esses insetos também competem com outros detritívoros, especialmente moscas, contribuindo para a redução de populações que podem representar pragas em sistemas agropecuários (Aidar et al., 2000). Assim, muitos representantes dessa subfamília desempenham múltiplas funções ecológicas a partir de um único comportamento, a remoção de fezes, que gera efeitos em cascata sobre o ecossistema (Manning et al., 2016).

A dispersão de sementes é vital para o ciclo de vida das plantas, pois assegura a continuidade das populações vegetais e favorece a colonização de novos espaços. Trata-se de um processo fundamental para a dinâmica das comunidades vegetais, especialmente em florestas tropicais e ambientes em regeneração (Nathan et al., 2011). A distribuição das sementes em locais distantes da planta-mãe reduz as taxas de mortalidade, geralmente elevadas nas imediações dessa planta devido à alta competição e à maior incidência de predadores e patógenos. Além disso, permite que as sementes alcancem áreas com condições ambientais mais favoráveis à germinação e ao estabelecimento das plântulas (Cain et al., 2000).

Na Caatinga, muitas espécies vegetais dependem de animais para dispersar suas sementes (Silva et al., 2013). A fauna local inclui uma diversidade de vertebrados, sobretudo aves e mamíferos, que atuam como dispersores primários, como é o caso dos macacos-prego do gênero *Sapajus* (Kerr, 1792), conhecidos por seu hábito de consumir frutos (Moura & McConkey, 2007). Embora a maioria dos dispersores sejam vertebrados, há também um número significativo de plantas que se beneficiam da dispersão realizada por formigas (Leal, Leal e Andersen, 2015).

A supressão da vegetação nativa e a fragmentação de habitats representam ameaças críticas à biodiversidade e figuram entre as principais causas da extinção de espécies (Tscharntke et al., 2012). Tais alterações comprometem a presença de grupos ecológicos essenciais, como os responsáveis pela polinização e pela dispersão de sementes, o que repercute diretamente na manutenção das populações arbóreas e afeta, de modo amplo, a fauna local (Laurence et al., 2000).

A Caatinga, como diversos outros biomas brasileiros, sofre intensamente com o desmatamento. Trata-se da única grande região natural do país cujos limites estão totalmente inseridos no território nacional. Apesar disso, é proporcionalmente uma das menos pesquisadas: apenas 7,4% de sua extensão está protegida por Unidades de Conservação. Aproximadamente 63,6% de sua área já foi alterada por ações humanas e o bioma continua sob acelerado processo de degradação, o que tem resultado na perda de espécies endêmicas, na interrupção de processos ecológicos fundamentais e na expansão de zonas sujeitas à desertificação (Silva et al., 2017).

No Nordeste brasileiro, a conversão da Caatinga em pastagens é uma prática comum, voltada à criação de bovinos, caprinos e ovinos em pequenas propriedades, motivada principalmente pelo baixo custo de produção. No entanto, tais ambientes abertos apresentam condições adversas à sobrevivência de diversas espécies animais, como baixa umidade, alta exposição à luz e ao calor, além de maior incidência de ventos (Santos-Filho et al., 2012). A substituição da vegetação nativa por sistemas de pastagem leva a uma redução significativa na diversidade de espécies e provoca transformações profundas nas comunidades biológicas locais (Laurance, Camargo e Luizão, 2011).

Diante desse contexto, este estudo teve como objetivo investigar de que maneira os diferentes usos da terra, especialmente a conversão de áreas de Caatinga em pastagens, e a sazonalidade influenciam os serviços de dispersão secundária de sementes realizados por besouros escarabeíneos.

2. Material e Métodos

2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado nos meses de março e setembro de 2018, no município de Andorinha, estado da Bahia (10°20'S; 39°50'W), situado na região centro-norte do estado (Figura 1).

Figura 1 - Localização da área de estudo. Município de Andorinha, Bahia, Brasil.



Fonte: Autores (2019).

A área integra o bioma Caatinga, mais especificamente a ecorregião denominada Depressão Sertaneja Meridional (Velloso et al., 2002). O clima local é classificado como tropical com estação seca (Aw, segundo Köppen-Geiger), apresentando temperatura média anual de 23,7 °C e altitude de 437 metros. A pluviosidade média anual é de aproximadamente 623 mm, sendo setembro o mês mais seco e março o período com maior volume de chuvas, com precipitação média de 95 mm (Climate-Data.Org, 2018).

As formações vegetais analisadas incluíram remanescentes de caatinga e áreas convertidas em pastagens, tradicionalmente utilizadas para a criação de rebanhos caprinos e ovinos, espécies mais adaptadas às condições semiáridas da região. Para reduzir possíveis efeitos relacionados à distância entre os ambientes, foram selecionados pares de fragmentos de caatinga e pastagem próximos ou adjacentes. As cinco localidades amostradas foram: Fazenda Barra (BA: 10°13'47,9"S; 39°50'55,9"W), Fazenda Bananeira (BN: 10°19'18,1"S; 39°50'53,4"W), Fazenda Gameleira (GM: 10°19'54,3"S; 39°49'48,1"W), Fazenda Cachoeira (CH: 10°21'09,8"S; 39°48'38,6"W) e Fazenda Lagoa da Onça (LO: 10°24'33,1"S; 39°46'40,4"W).

2.2 Arenas para verificação das funções ecológicas

Para quantificar a taxa de dispersão secundária de sementes, foram empregadas estruturas experimentais denominadas arenas, conforme metodologia descrita por Braga et al. (2013). Cada arena consistia em uma área circular de aproximadamente 1 m², cercada por uma tela com 15 cm de altura e malha de 1 mm. No centro de cada arena, foi colocada uma isca composta por 70 g de fezes suínas contendo miçangas plásticas que simulavam sementes presentes nas fezes de vertebrados frugívoros (Figura 2). A utilização de miçangas em estudos ecológicos é amplamente adotada por permitir padronização experimental e por não serem alvo de predação, garantindo maior controle sobre os dados (Braga et al., 2013).

As iscas continham três tamanhos diferentes de “sementes”, representados por miçangas com diâmetros distintos: 50 unidades do tamanho pequeno (P) com média de 3,85 mm de diâmetro; 20 unidades do tamanho médio (M), com 7,70 mm; e 10 unidades do tamanho grande (G), com média de 9,90 mm de diâmetro.

Figura 2 - Arena para mensuração da dispersão de sementes. Município de Andorinha, Bahia, Brasil.



Fonte: Autores (2019).

A dispersão de sementes foi estimada com base na contagem das miçangas que não permaneceram na isca fecal de 70 g, ou seja, aquelas que foram removidas pelos besouros. Em cada uma das cinco localidades estudadas, instalaram-se cinco arenas nas áreas de caatinga e cinco em pastagens, totalizando 50 arenas por estação. O experimento foi conduzido tanto no período chuvoso quanto no seco, sendo que as arenas permaneceram expostas no campo por 24 horas.

Logo após a retirada das arenas, procedeu-se à instalação de armadilhas do tipo *pitfall*, iscadas com diferentes materiais atrativos, fezes suínas, baço bovino em decomposição e banana fermentada. Essas armadilhas foram dispostas em arranjo triangular, com distância de 2 metros entre elas, com o objetivo de capturar a comunidade local de coleópteros e, assim, identificar os potenciais dispersores de sementes.

Após a coleta e identificação dos escarabeíneos, foram selecionados 10 indivíduos por espécie para mensuração do comprimento corporal total e determinação da massa (peso seco), obtida após 24 horas em estufa a 45 °C, utilizando balança analítica. Para as espécies com amostras inferiores a 10 indivíduos, todos os exemplares foram medidos e pesados. A categorização quanto ao porte considerou como "pequenos" os indivíduos com menos de 10 mm de comprimento, e "grandes" aqueles com mais de 10 mm, conforme critérios de Escobar et al. (2008).

A classificação funcional das espécies baseou-se em sua guilda ecológica, endocoprídeos, paracoprídeos ou telecoprídeos, de acordo com descrições encontradas na literatura (Daniel, Nunes e Vaz-de-Mello, 2014). No caso de espécies com hábitos ainda não documentados, a aproximação foi feita com base no gênero. Para a análise dos serviços ecossistêmicos, apenas os paracoprídeos e telecoprídeos foram considerados, uma vez que os endocoprídeos não enterram fezes nem promovem a dispersão de sementes.

2.3 Análise dos dados

Para investigar os efeitos do uso da terra e da sazonalidade sobre as taxas de dispersão de sementes, empregaram-se Modelos Lineares Generalizados (GLMs), com análise de variância (ANOVA), utilizando a dispersão como variável dependente, e os fatores ambiente (caatinga ou pastagem) e estação (seca ou chuvosa) como variáveis explicativas. A influência da riqueza e da abundância dos escarabeíneos sobre a taxa total de dispersão foi examinada por meio de regressões lineares simples. Para avaliar as interações entre tipo de ambiente/estação e os dados de abundância e riqueza, utilizou-se análise de covariância (ANCOVA).

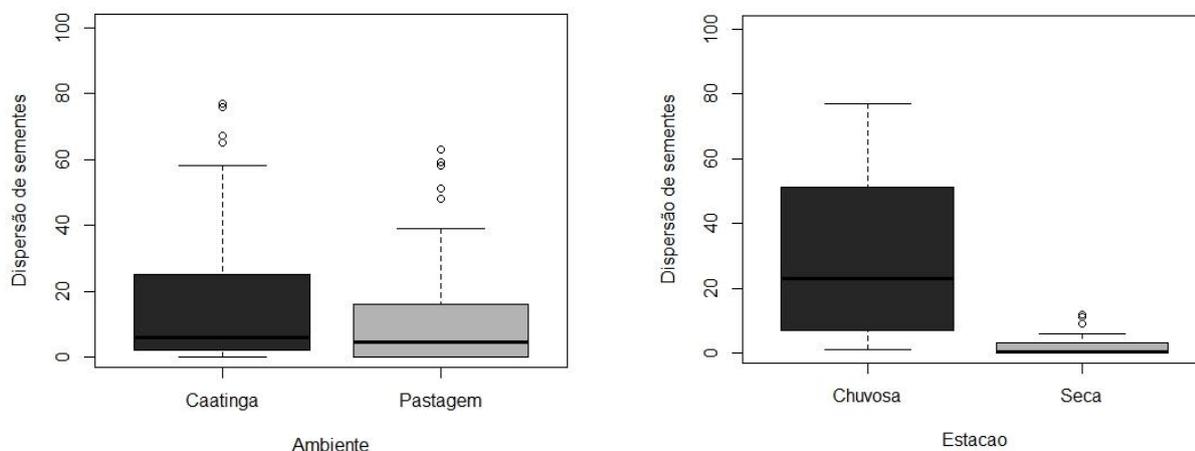
As análises estatísticas foram realizadas no software R (R Development Core Team, 2013), com nível de significância de 5%. Os modelos foram submetidos à análise de resíduos para verificação da adequação, utilizando-se estrutura de erro binomial, por se tratarem de variáveis proporcionais. Quando detectada sobredispersão, aplicou-se o modelo quase-binomial (Crawley, 2002).

A relação entre a abundância de cada grupo funcional (com base no porte e guilda) e a dispersão das sementes de diferentes tamanhos foi analisada por meio da correlação de Spearman. Em seguida, realizou-se uma Análise de Componentes Principais (PCA), com matriz de correlação, para identificar padrões de associação entre os grupos funcionais e os diferentes tamanhos de sementes, com base em combinações lineares das variáveis. Ambas as análises foram conduzidas no software PAST (Hammer & Harper, 2001).

3. Resultados

A taxa total de dispersão de sementes não apresentou diferença estatisticamente significativa entre os dois tipos de uso da terra analisados ($F = 1,3303$; $p = 0,2516$). As porcentagens de sementes removidas foram semelhantes entre os ambientes de caatinga (22,2%) e pastagem (16,1%), embora tenha sido observada uma ampla variação nos dados. Em contrapartida, a sazonalidade teve efeito significativo sobre a dispersão ($F = 101,48$; $p < 0,001$), com registros consideravelmente mais altos na estação chuvosa (35,9%) em comparação à estação seca (2,4%) (Figura 3). É importante destacar que, como este estudo utilizou sementes artificiais (mímicos), não foi possível avaliar a viabilidade ou o sucesso germinativo. Dessa forma, os escarabeíneos são aqui considerados como potenciais agentes dispersores, com base exclusivamente na movimentação das sementes simuladas.

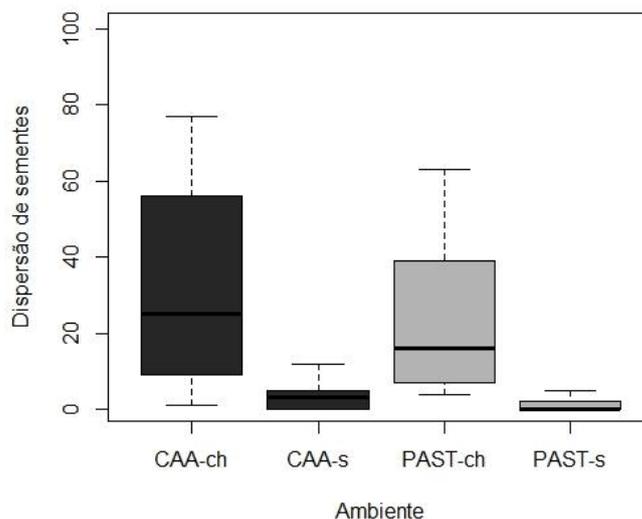
Figura 3 - Modelos lineares generalizados (GLMs-Anova) relacionando à dispersão de sementes do bolo fecal com o ambiente (esquerda) e estação (direita), no município de Andorinha, Bahia, Brasil.



Fonte: Autores (2019).

A interação entre o tipo de ambiente e a estação do ano apresentou efeito estatisticamente significativo sobre a dispersão de sementes ($F = 36,804$; $p < 0,001$). No entanto, quando observadas isoladamente, as diferenças entre os ambientes de caatinga e pastagem ainda não demonstraram significância estatística. As médias de dispersão nas distintas combinações de ambiente e estação foram as seguintes: caatinga na estação chuvosa - 32,40%; caatinga na estação seca - 3,20%; pastagem na estação chuvosa - 25,12%; e pastagem na estação seca - 0,76% (Figura 4).

Figura 4 - Modelos lineares generalizados (GLMs-Anova) relacionando à dispersão de sementes do bolo fecal com as combinações de ambientes e estação, no município de Andorinha, Bahia, Brasil.



Legenda: CAA-ch: caatinga na estação chuvosa; CAA-s: caatinga na estação seca; PAST-ch: pastagem na estação chuvosa; PAST-s: pastagem na estação seca.

Fonte: Autores (2019).

A ausência de diferença estatística significativa entre os ambientes pode ser atribuída à alta variabilidade observada nos dados, o que resultou em desvios-padrão elevados que influenciaram diretamente nos resultados dos testes.

De modo semelhante ao padrão observado na dispersão total, a remoção de sementes de diferentes tamanhos também não foi significativamente influenciada pelo tipo de uso da terra. No entanto, a sazonalidade apresentou efeito significativo: durante a estação chuvosa, as taxas de dispersão foram superiores para todos os tamanhos de sementes utilizados no experimento, quando comparadas à estação seca (Tabela 1). Observou-se, de forma consistente, que sementes pequenas foram mais dispersas que as médias, e estas, por sua vez, apresentaram taxas superiores às sementes grandes.

Para tornar os dados mais comparáveis, dada a diferença na quantidade inicial de cada tipo de semente (50 unidades do tipo pequeno, 20 do médio e 10 do grande), utilizou-se o valor percentual de dispersão em cada caso. A partir desses percentuais, foram calculadas as médias de dispersão por tamanho, as quais foram analisadas e comparadas posteriormente (Tabela 2).

Tabela 1 - Modelos lineares generalizados (GLMs) para remoção de sementes segundo seu tamanho (P: pequena, M: média e G: grande), relacionado ao tipo de ambiente e estação de coleta no município de Andorinha, Bahia, Brasil.

Variável resposta	Variável explicativa	F	Dp	Gl	Glt	P
Sementes P	Ambiente	1.1094	26.04	1	98	0.2948
	Estação	108.9	1176.8	1	98	<0.001
Sementes M	Ambiente	1.5701	5.2892	1	98	0.2132
	Estação	70.615	346.53	1	98	<0.001
Sementes G	Ambiente	1.4819	8.5535	1	98	0.2264
	Estação	51.613	162.04	1	98	<0.001

Legenda: F: (valor GLM-anova); Dp: desvio padrão; gl: grau de liberdade; glt: grau de liberdade total; p: probabilidade de significância.

Fonte: Autores (2019).

Tabela 2 - Teste de Tukey (a posteriori) para determinação de diferença significativa da dispersão de sementes de cada tamanho por ambiente e por estação no município de Andorinha, Bahia, Brasil.

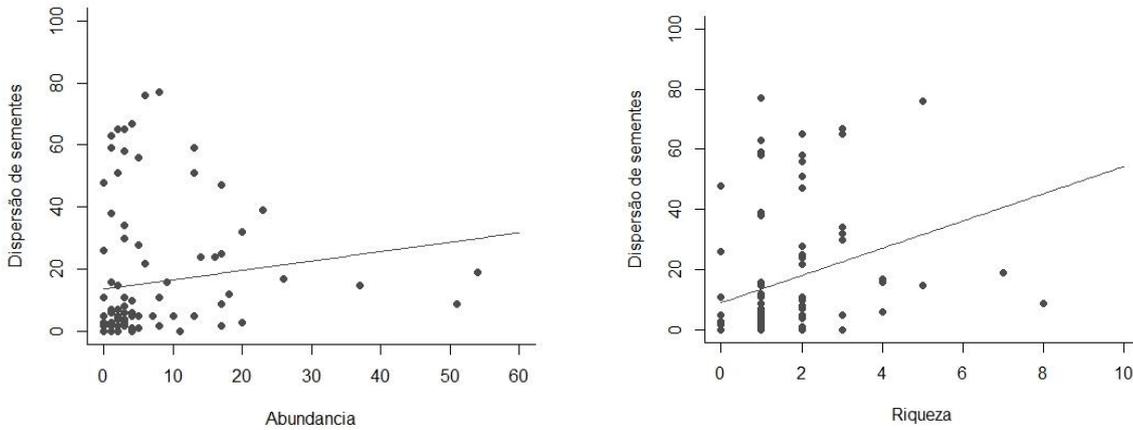
	P-ch	M-ch	G-ch	P-s	M-s	G-s
P-ch		0,1071	0,01258	<0,001	<0,001	<0,001
M-ch	3,64		0,9749	<0,001	<0,001	<0,001
G-ch	4,705	1,065			<0,001	<0,001
P-s	13,33	9,695	8,629		0,9548	0,9668
M-s	14,56	10,92	9,851	1,221		1
G-s	14,47	10,83	9,766	1,136	0,08514	

P=dispersão de sementes pequenas; M=dispersão de sementes médias; G=dispersão de sementes grandes; -ch=período chuvoso; -s=período seco. Diagonal superior: valores de p; diagonal inferior: valores de t.

Fonte: Autores (2019).

A quantidade total de sementes dispersas (sem distinção de tamanho, nem ambiente e/ou estação) não foi significativamente relacionada à abundância total de escarabeíneos ($F=1.836$; $p=0,1785$), no entanto, a regressão foi significativa com a riqueza de espécies ($F=9.834$; $p=0,0022$) (Figura 5).

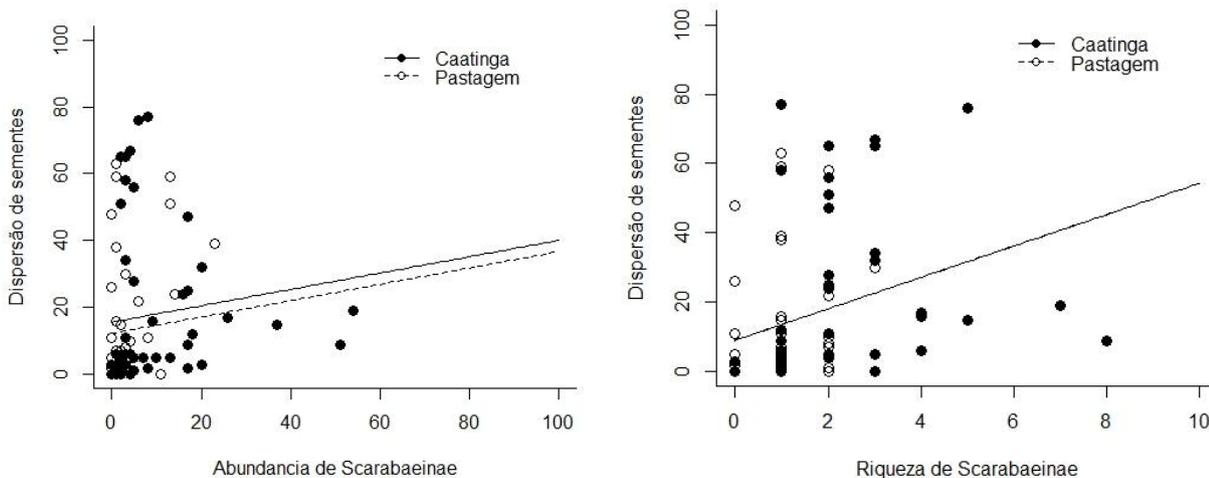
Figura 5 - Regressão linear simples entre percentual de dispersão de sementes pela abundância (esquerda) e riqueza (direita) no município de Andorinha, Bahia, Brasil.



Fonte: Autores (2019).

A abundância de coleópteros entre os diferentes ambientes amostrados não apresentou efeito significativo sobre as taxas de dispersão de sementes (GLM-ANCOVA, $p_{\text{amb}} = 0,25$; $p_{\text{abund}} = 0,30$). Por outro lado, os resultados referentes à riqueza de espécies revelaram um padrão distinto: embora o fator ambiente tenha se mantido não significativo ($p_{\text{amb}} = 0,23$), a riqueza de espécies influenciou significativamente a dispersão ($p_{\text{riq}} = 0,004$). Apesar disso, as curvas de tendência permaneceram sobrepostas entre os ambientes, sugerindo padrões similares (Figura 6).

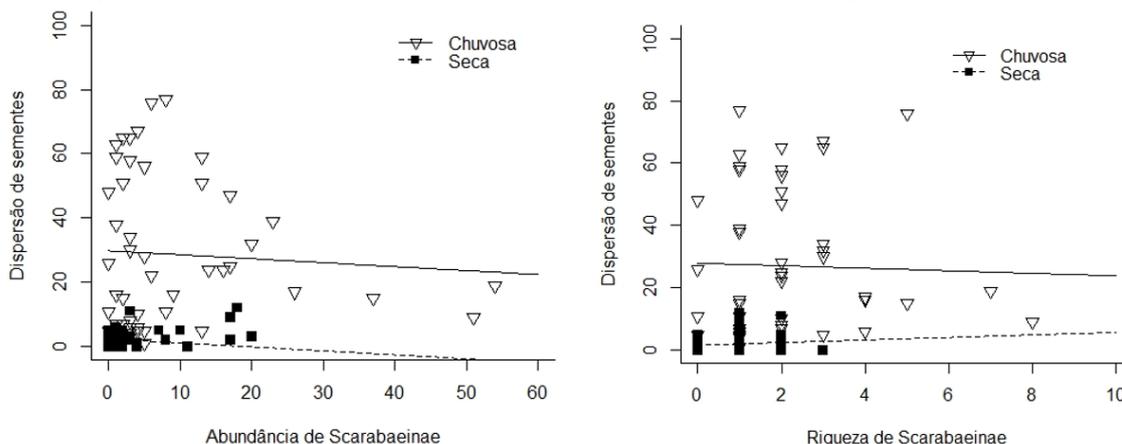
Figura 6 - Modelos lineares generalizados (GLM-Ancova) relacionando a dispersão de sementes com a abundância (esquerda) e riqueza (direita) de Scarabaeinae, em ambientes de caatinga e pastagem, no município de Andorinha, Bahia.



Fonte: Autores (2019).

Durante a estação chuvosa, o número total de indivíduos registrados foi quase três vezes superior ao observado na estação seca. Nessa mesma comparação, a riqueza também variou: apenas seis espécies foram registradas na seca, enquanto catorze espécies foram amostradas durante a estação chuvosa. A análise da dispersão em função da abundância e da estação do ano indicou significância apenas para o fator sazonalidade ($p_{est} < 0,001$; $p_{abund} = 0,50$). De forma semelhante, a interação entre estação e riqueza apontou significância exclusivamente para o fator estação ($p_{est} < 0,001$; $p_{riq} = 0,75$), conforme ilustrado na Figura 7.

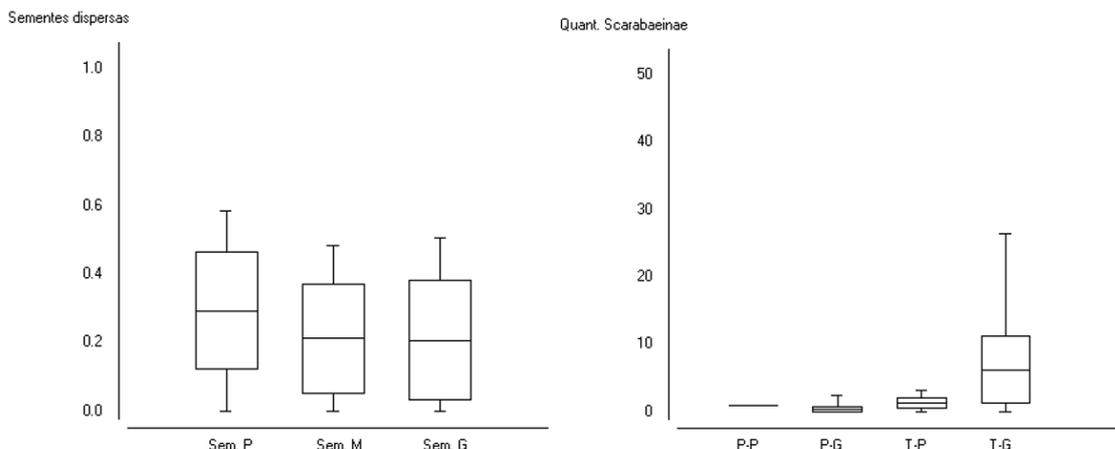
Figura 7 - Modelos linear generalizado (GLM-Ancova) relacionando a dispersão de sementes com a abundância (esquerda) e riqueza (direita), entre as estações chuvosa e seca, no município de Andorinha-Ba.



Fonte: Autores (2019).

A dispersão total das sementes variou conforme o tamanho das unidades utilizadas no experimento. As sementes pequenas apresentaram os maiores percentuais médios de remoção (29,34%), seguidas pelas sementes de tamanho médio (21,23%) e pelas grandes (20,68%) (Figura 8).

Figura 8 - Média da quantidade de sementes dispersas (esquerda) e abundância por grupos funcionais de coleópteros escarabeíneos (direita) no município de Andorinha, Ba, Brasil.



Legenda: Sem. P: sementes pequenas; Sem. M: sementes médias; Sem. G: sementes grandes; P-P: paracoprídeo pequeno; P-G: paracoprídeo grande; T-P: telecoprídeo pequeno e T-G: telecoprídeo grande.

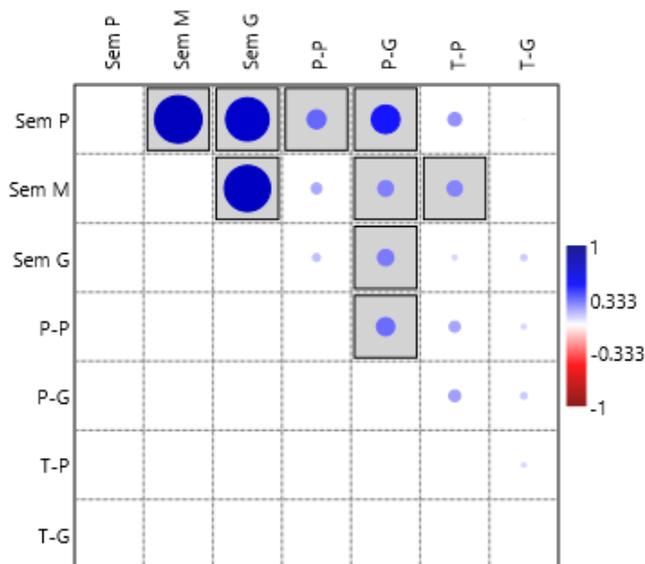
Esses resultados foram influenciados significativamente pela sazonalidade, uma vez que os maiores valores de abundância e riqueza de coleópteros foram registrados durante a estação chuvosa. No que diz respeito aos grupos funcionais, observou-se uma predominância marcante dos telecoprídeos de grande porte, destacando-se a espécie *Deltochilum verruciferum*, que respondeu por 450 indivíduos, o que equivale a 77,5% do total de coleópteros amostrados. Essa dominância sugere um papel relevante desse grupo específico nos processos de dispersão secundária registrados no estudo.

Durante a estação chuvosa, a remoção de sementes pequenas foi substancialmente mais elevada, atingindo 40,04% de dispersão. Já as sementes médias e grandes apresentaram percentuais semelhantes de remoção, com 29,50% e 28,40%, respectivamente.

Ao todo, foram coletados 581 indivíduos pertencentes a 14 espécies de besouros escarabeíneos. Esses espécimes foram classificados de acordo com seu porte (pequeno ou grande) e com a guilda funcional à qual pertencem. Excetuando-se *Anomiopus* sp., cuja biologia ainda é pouco conhecida, os demais foram agrupados da seguinte forma: endocoprídeos (S = 2 spp.; N = 19 indivíduos), paracoprídeos (P) (S = 5 spp.; N = 64 indivíduos) e telecoprídeos (T) (S = 6 spp.; N = 497 indivíduos). Quanto ao tamanho corporal, oito espécies foram classificadas como de pequeno porte (P), somando 98 indivíduos, enquanto cinco espécies foram enquadradas como de grande porte (G), totalizando 482 exemplares.

As análises de correlação entre os grupos funcionais dos besouros e a dispersão dos diferentes tamanhos de sementes revelaram padrões significativos (Figura 9). A dispersão de sementes pequenas apresentou correlação positiva com paracoprídeos pequenos (P-P) ($r = 0,3005$; $p = 0,00979$) e paracoprídeos grandes (P-G) ($r = 0,45767$; $p < 0,001$). No caso das sementes médias, as correlações significativas ocorreram com os grupos P-G ($r = 0,24748$; $p = 0,0347$) e telecoprídeos pequenos (T-P) ($r = 0,24019$; $p = 0,0406$). Já a dispersão de sementes grandes foi significativamente correlacionada apenas com os paracoprídeos grandes (P-G) ($r = 0,25889$; $p = 0,0269$).

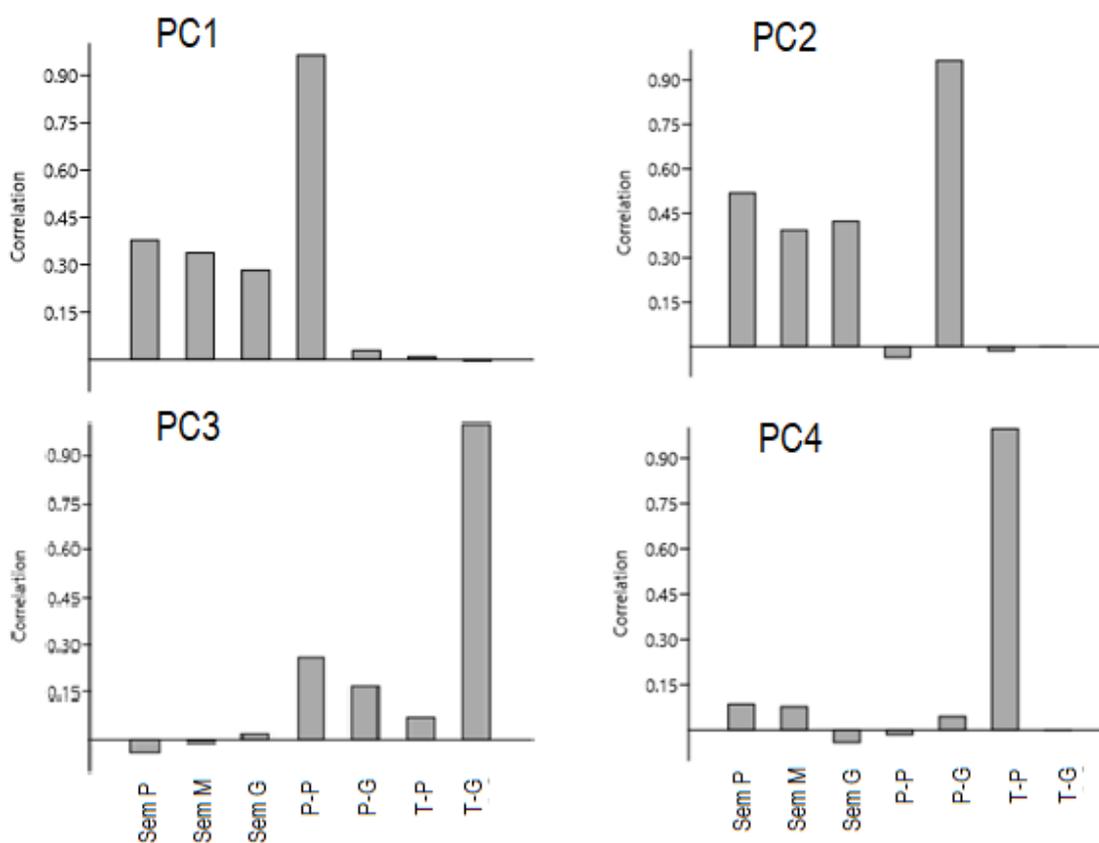
Figura 9 - Correlação de Spearman (5% de significância) entre as variáveis (dispersão de sementes pequenas, médias e grandes, e os grupos funcionais de coleópteros escarabeíneos no município de Andorinha, Bahia, Brasil.



Legenda: Sem. P: sementes pequenas; Sem. M: sementes médias; Sem. G: sementes grandes; P-P: paracoprídeo pequeno; P-G: paracoprídeo grande; T-P: telecoprídeo pequeno e T-G: telecoprídeo grande.

A análise de componentes principais (PCA) reforçou essas observações (Figura 10). A elevada abundância da espécie *D. verruciferum*, classificada como telecoprídeo de grande porte, em conjunto com indivíduos do gênero *Canthon* (telecoprídeos pequenos), respondeu por quase 98% da variação nos dados, destacando-se nos eixos 1 (95,45%) e 2 (2,17%). Já as variáveis relacionadas à dispersão de sementes agruparam-se próximas aos grupos funcionais dos paracoprídeos pequenos e grandes, sugerindo fraca correlação com os telecoprídeos.

Figura 10 - Carga fatorial PC1, PC2, PC3 e PC4 referente à análise de componentes principais com as variáveis: dispersão de sementes e a correlação com grupos funcionais no município de Andorinha, Bahia, Brasil.



Legenda: PC: componentes principais. Sem. P: sementes pequenas; Sem. M: sementes médias; Sem. G: sementes grandes; P-P: paracoprídeo pequeno; P-G: paracoprídeo grande; T-P: telecoprídeo pequeno e T-G: telecoprídeo grande.

Fonte: Autores (2019).

Ao analisar os eixos secundários (PC3 e PC4), a baixa correlação entre os telecoprídeos e a dispersão foi reforçada, enquanto os eixos PC1 e PC2 revelaram associação mais forte entre os grupos paracoprídeos e os três tamanhos de sementes, com 98% da explicação para os pequenos e 94% para os grandes. Esses resultados apontam que, embora algumas espécies como *D. verruciferum* tenham sido dominantes em número, sua contribuição para a dispersão foi relativamente limitada, ao passo que os paracoprídeos, mesmo menos abundantes, apresentaram maior eficácia na prestação do serviço ecossistêmico. A integração dessas análises estatísticas confirma que a composição funcional da comunidade, especialmente a presença de besouros escavadores de grande porte, exerce papel decisivo na remoção e provável enterramento das sementes, favorecendo a regeneração vegetal em ambientes semiáridos.

4. Discussão

Este estudo partiu da hipótese de que as perturbações ambientais, representadas pela substituição da vegetação nativa da Caatinga por pastagens, associadas à variação sazonal, exerceriam efeitos negativos sobre os atributos das comunidades de besouros Scarabaeinae e, por consequência, sobre os serviços ecossistêmicos por eles desempenhados, em especial a dispersão secundária de sementes. Os resultados confirmaram que o uso da terra impactou negativamente a estrutura da comunidade, em consonância com o observado por Liberal et al. (2011). No entanto, diferentemente do esperado, esse impacto não se refletiu em uma redução significativa nas taxas de dispersão de sementes, que permaneceram semelhantes entre os dois tipos de ambiente avaliados. Esses achados contrastam com estudos que apontam efeitos negativos do uso da terra sobre diversos serviços ecológicos, incluindo a remoção e dispersão de sementes (Braga et al., 2012, 2013). Por outro lado, os resultados obtidos se aproximaram daqueles relatados por Batilani-Filho e Hernández (2017), nos quais taxas de remoção semelhantes foram observadas entre áreas de vegetação nativa e alterada.

No que diz respeito à sazonalidade, observou-se maior eficiência na dispersão de sementes durante a estação chuvosa, o que está de acordo com a síntese apresentada por Huerta, Arellano e Cruz (2018). Esse padrão pode ser explicado por condições mais favoráveis ao comportamento escavador dos escarabeíneos nesse período, uma vez que a umidade do solo facilita tanto o enterramento das fezes quanto o transporte das sementes. Além disso, a estação chuvosa coincide com o auge da atividade biológica, especialmente a reprodutiva, resultando em um aumento considerável na densidade populacional dos besouros, como registrado neste estudo, que observou quase o triplo de indivíduos em comparação à estação seca.

A ausência de correlação significativa entre abundância e dispersão pode estar relacionada à forte dominância de *D. verruciferum*, responsável por 77,5% dos indivíduos registrados ao longo das amostragens. Classificada como uma espécie generalista (Hernández, 2007), sua ampla tolerância a diferentes tipos de recursos pode contribuir para seu sucesso populacional tanto na Caatinga quanto nas áreas de pastagem. Essa dominância pode ter mascarado possíveis efeitos da abundância sobre a realização dos serviços ecológicos, uma vez que fatores funcionais e comportamentais específicos da espécie também influenciam na efetividade do serviço prestado.

Em regiões semiáridas como a Caatinga, é comum que coleópteros escarabeíneos apresentem comportamento necrófago, além do hábito coprófago usual (Neves et al., 2010; Medina & Lopes, 2014; Salomão, Bezerra e Iannuzzi, 2017). Essa preferência alimentar, que combina necrofagia com coprofagia, pode ajudar a explicar a ausência de correlação direta entre a abundância dessa espécie e a dispersão de sementes. Embora *D. verruciferum* tenha sido a espécie mais abundante, seu foco principal de recurso aparentemente foi a carne em decomposição, e não as fezes utilizadas nas iscas de dispersão.

Espécies com hábitos generalistas tendem a ser mais adaptáveis a diferentes condições ambientais, demonstrando maior resiliência e menor risco de extinção frente a mudanças no habitat (Larsen, Lopera e Forsyth, 2008). Isso pode justificar o fato de *D. verruciferum* manter populações elevadas em ambos os tipos de ambiente estudados, Caatinga e pastagem, e também durante as duas estações avaliadas, seca e chuvosa.

Por outro lado, a riqueza de espécies de escarabeíneos mostrou-se um fator determinante para a eficiência da dispersão de sementes. Nas áreas de Caatinga, onde a riqueza foi aproximadamente o dobro da registrada nas pastagens, a atividade de dispersão foi mais expressiva, sugerindo que alterações na estrutura das comunidades, tanto em número de espécies quanto em diversidade funcional e morfológica, podem impactar diretamente o desempenho dos serviços ecossistêmicos. Essa relação também foi evidenciada em outros estudos que apontaram efeitos positivos da diversidade funcional sobre a remoção de sementes (Griffiths et al., 2015, 2016).

A literatura também indica que comunidades com menor biomassa média, ou dominadas por espécies de pequeno porte, tendem a apresentar redução na remoção de fezes (Dangles et al., 2012). Além

disso, espécies de grande biomassa são geralmente mais vulneráveis à extinção em cenários de distúrbio ambiental (Larsen, Lopera e Forsyth, 2008). Portanto, a conversão da vegetação nativa de Caatinga em pastagens provoca não apenas a diminuição da riqueza de espécies, mas também alterações significativas na composição e nos grupos funcionais dominantes. Como consequência, pode haver prejuízos a processos ecológicos fundamentais, como a ciclagem de nutrientes e a regeneração da vegetação, efeitos semelhantes aos observados em áreas de floresta convertidas para usos agropecuários (Slade et al., 2007).

Os modelos que avaliaram as taxas de remoção de sementes em função do ambiente, da sazonalidade, da abundância e da riqueza dos escarabeíneos, associados ao tamanho das sementes, revelaram maior remoção para as sementes pequenas. Esse padrão também foi observado em diversos estudos realizados em diferentes contextos ecológicos (Estrada & Coates-Estrada, 1991; Andresen, 1999; Feer et al., 2013; Ebrahimi, Rahimi Pordanjani e Tahmasebi, 2014), o que pode ser atribuído à possibilidade de sementes menores e médias serem manipuladas por uma gama mais ampla de espécies de besouros, inclusive aquelas de menor porte. Já as sementes grandes tendem a depender exclusivamente de besouros maiores para serem removidas de forma eficaz (Andresen, 2002).

Braga et al. (2017) verificaram que sementes pequenas possuíam 60% de chance de serem enterradas, enquanto sementes médias e grandes apresentaram apenas 20% de enterramento. Resultados semelhantes foram encontrados em diferentes regiões neotropicais, com taxas de enterramento para sementes grandes variando de 40% na floresta amazônica (Andresen & Levey, 2004), a 13% no México (Estrada & Coates-Estrada, 1991) e 12% no Peru (Andresen, 1999). Essas variações podem estar relacionadas ao tamanho médio das espécies de escarabeíneos locais, bem como à riqueza e abundância das comunidades amostradas. No presente estudo, verificou-se que 36,8% das sementes grandes foram removidas, mas não foi possível distinguir se o destino foi o enterramento ou apenas o transporte. Essa limitação metodológica dificulta a comparação direta com os estudos mencionados, que avaliaram especificamente o comportamento de remoção por grupos funcionais definidos.

Os escarabeíneos paracoprídeos de grande porte, representados principalmente pelo gênero *Dichotomius*, apresentaram as maiores correlações com a dispersão de sementes de todos os tamanhos. Esse padrão já foi descrito por diversos autores, sendo *Dichotomius* amplamente reconhecido como um dos grupos mais eficientes em promover dispersão secundária (Vulinec, 2000). A forte relação entre esses besouros e a remoção de sementes pode estar associada ao seu maior tamanho corporal e biomassa, à rápida detecção do recurso e ao enterramento ágil, características que os tornam altamente competitivos e eficazes na remoção de fezes e sementes (Andresen, 2003; Anduaga, 2004; Griffiths et al., 2016; Ortega-Martínez, Moreno e Escobar, 2016).

Além disso, besouros de maior porte são capazes de manipular e enterrar uma variedade mais ampla de tamanhos de sementes e em quantidades maiores (Estrada & Coates-Estrada, 1991; Nervo et al., 2014). Essa capacidade pode estar relacionada não apenas ao tamanho total do corpo, mas também a atributos específicos como a largura do pronoto, como sugerido por Koike et al. (2012). Em contraste, besouros menores tendem a contribuir menos para a remoção de fezes e sementes (Slade et al., 2007).

Embora *Dichotomius* tenha ocorrido com baixa abundância no presente estudo, sua elevada eficiência nos processos de remoção parece explicar a forte correlação observada com a dispersão dos três tamanhos de sementes (Vulinec, 2002). Espécies maiores, mesmo com menor densidade populacional, como *Dichotomius colonicus*, podem enterrar até cinco vezes mais material fecal do que outras espécies, enquanto indivíduos de *Phanaeus tridens* foram capazes de enterrar quase o dobro de sementes (Huerta, Arellano e Cruz, 2018). Esses escarabeíneos de grande porte se destacam por apresentar pernas anteriores robustas e bem desenvolvidas, o que facilita a escavação e a construção de galerias adjacentes ao recurso fecal (Hanski & Cambefort, 1991).

O tamanho corporal dos besouros escarabeíneos é reconhecido como um fator determinante na eficiência de remoção de fezes e sementes, embora essa eficácia também dependa da estratégia de mobilização do recurso, o que fundamenta a distinção entre as diferentes guildas funcionais dentro da família Scarabaeidae.

Além disso, variáveis fisiológicas, como taxas metabólicas, e características morfológicas próprias de cada espécie também interferem no desempenho desses organismos (Nervo et al., 2014). Nesse contexto, a composição das guildas revela-se uma representação mais precisa da estrutura funcional das comunidades do que as métricas clássicas de abundância ou riqueza isoladamente (Vulinec, 2002).

Os paracoprídeos, escarabeíneos que cavam túneis diretamente sob ou próximos ao recurso alimentar (Halffter & Edmonds, 1982), figuram entre os mais eficientes no enterramento de fezes, sendo os principais responsáveis pela dispersão secundária de sementes. Tais besouros, que incluem geralmente espécies de grande porte, são também os mais representativos nas florestas tropicais (Hanski & Cambefort, 1991; Estrada & Coates-Estrada, 1991). O enterramento das sementes aumenta sua probabilidade de germinação, o que reforça a importância funcional desse grupo.

Contudo, no presente estudo, observou-se um padrão inverso: a guilda mais abundante foi a dos telecoprídeos, besouros que moldam e transportam bolas de fezes para locais distantes antes de enterrá-las (Halffter & Edmonds, 1982). Esse padrão foi influenciado pela alta densidade de *D. verruciferum*, que elevou em mais de vinte vezes a abundância dos rola-dores em relação aos escavadores.

A literatura aponta que os paracoprídeos geralmente removem maiores volumes de fezes e estão mais fortemente associados à dispersão de sementes, devido à profundidade e ao volume do enterramento (Amézquita & Fávila, 2010; Andresen, 2002; Batilani-Filho et al., 2014; Batilani-Filho & Hernández, 2017; Huerta et al., 2010; Nervo et al., 2014). Nessas pesquisas, os escavadores costumam ser mais numerosos do que os rola-dores. No estudo de Huerta, Arellano e Cruz (2018), por exemplo, os rola-dores representaram apenas 15% das espécies, com abundâncias muito reduzidas. Dada a robustez e alta frequência dos paracoprídeos grandes, estes são considerados essenciais para a manutenção dos serviços de remoção de fezes e dispersão de sementes nos ecossistemas. A substituição funcional por outras guildas parece limitada a curto prazo (Slade et al., 2007).

Espécies do gênero *Deltochilum* tendem a remover menores volumes de recurso, já que seu comportamento exige que rolem o material para distâncias variáveis antes de enterrá-lo (Hanski & Cambefort, 1991). Além disso, esses besouros frequentemente selecionam porções do recurso que não contêm sementes (Andresen & Levey, 2004; Griffiths et al., 2015), o que pode comprometer sua efetividade como dispersores. O tempo investido em disputas territoriais pela posse da bola fecal (Chamorro-Florescano, Favila e Macías-Ordóñez, 2011) também reduz sua eficiência. Esse fator foi possivelmente agravado neste estudo pela elevada densidade de *D. verruciferum*, o que intensificou a competição. Já os indivíduos do gênero *Dichotomius*, embora menos numerosos, alocam seus recursos diretamente no solo, sob ou próximo ao bolo fecal, evitando disputas e aumentando sua eficácia como agentes dispersores.

Tanto *Deltochilum* quanto *Dichotomius* apresentam proporções corporais e biomassas semelhantes, sendo comuns nos ambientes de Caatinga. Estudo de Salomão, Bezerra e Iannuzzi (2017), sobre remoção de carcaças, demonstrou que *D. verruciferum* e *D. geminatus* competem por recursos semelhantes e possuem hábitos noturnos, mas exibem picos de atividade distintos ao longo da noite, estratégia que pode minimizar a competição. Ainda assim, *D. verruciferum* demonstrou maior frequência de uso do recurso, reforçando sua afinidade com carcaças e sugerindo menor envolvimento com a dispersão de sementes. Em contraste, *Dichotomius*, por seu comportamento predominantemente coprófago, apresenta correlação mais direta com esse serviço ecológico.

Este estudo é pioneiro ao investigar como tais serviços são desempenhados no bioma Caatinga. Dada a complexidade envolvida nesses processos, é fundamental que pesquisas futuras aprofundem esse entendimento, incorporando variáveis que vão além da abundância e riqueza de espécies. Aspectos como o tamanho corporal, a composição e diversidade das guildas funcionais, bem como a taxa real de germinação das sementes dispersas, devem ser explorados com o uso de sementes reais de espécies nativas. Considerando as características edáficas específicas da Caatinga, estudos futuros também devem considerar restrições físicas do solo que possam limitar o sucesso da germinação, mesmo após o enterramento.

5. Conclusões

A conversão da vegetação nativa da Caatinga em pastagens não resultou em impactos estatisticamente significativos sobre os serviços de dispersão secundária de sementes prestados pelos escarabeíneos. No entanto, atributos específicos da comunidade, como a riqueza de espécies, assim como a sazonalidade, demonstraram exercer influência sobre a efetividade desses serviços ecológicos.

A primeira hipótese foi em grande parte confirmada, com exceção da variável abundância, que não apresentou efeito significativo. Já a riqueza de espécies e a estação chuvosa, com maior disponibilidade hídrica, estiveram positivamente associadas ao aumento nas taxas de dispersão. A segunda hipótese também foi corroborada: os três tamanhos de sementes foram removidos, com correlações mais fortes envolvendo besouros de maior porte, enquanto escarabeíneos menores apresentaram relação restrita à dispersão de sementes pequenas e médias, como era esperado.

Este estudo reforça o papel ecológico fundamental dos coleópteros da subfamília Scarabaeinae na dispersão secundária de sementes, especialmente em ambientes secos como a Caatinga. Considerando a escassez de estudos sobre esse serviço ecossistêmico nesse bioma, pesquisas futuras são essenciais para aprofundar a compreensão da relação entre diversidade funcional, estrutura das guildas e taxas reais de germinação, contribuindo para o entendimento dos processos de regeneração natural e para estratégias de conservação da vegetação nativa.

6. Referências

- Aidar, T., Koller, W. W., Rodrigues, S. R., Corrêa, M. A., Silva, J. C. C., Balta, O. S., Oliveira, J. M., & Oliveira, V. L. (2000). Besouros coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) coletados em Aquidauana, MS, Brasil. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, 29 (4), 817-820.
- Amézquita, S., & Fávila, M. E. (2010). Removal rates of native and exotic dung by dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) in a fragmented tropical rain forest. **Environmental Entomology**, 39, 328-336.
- Andresen, E. (1999). Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. **Biotropica**, 31:145-158.
- Andresen, E. (2002). Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. **Ecological Entomology**, 27:257-270.
- Andresen, E. (2003). Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. **Ecography**, 26, 87-97.
- Andresen, E. & Levey, D. J. (2004). Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. **Oecologia**, 139:45-54.
- Anduaga, S. (2004). Impact of the activity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) inhabiting pasture land in Durango, Mexico. **Environmental Entomology**, 33, 1307-1312.
- Batilani-Filho, M., Batista, M., Romeu, B., Becker, E., Hernández, M. I. M., & Favila, M. E. (2014). Eficiência de escarabeíneos tuneleiros e rola-dores na remoção de fezes de mamíferos em Floresta Ombrófila Densa. In Batilani-Filho M., Zanette-Silva L., Segal B. & Hernández M. I. M. (orgs.) **Ecologia de campo: abordagens**

no mar, na terra e em águas continentais. 1. ed. Florianópolis, UFSC/PPGE, 107-115.

Batilani-Filho, M., & Hernández, M. I. M. (2017). Decline of ecological functions performed by dung beetles in areas of Atlantic Forest and contribution of rollers and tunnelers in organic matter removal. **Environmental Entomology**, 46, 784-793.

Braga, R. F., Korasaki, V., Audino, L. D., & Louzada, J. (2012). Are dung beetles driving dung-fly abundance in traditional agricultural areas in the Amazon? **Ecosystems**, 15, 1173-1181.

Braga, R. F., 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(2), e57786.

Braga, R. F., Carvalho, R., Andresen, E., Anjos, D. V., Alves-Silva, E. & Louzada, J. (2017). Quantification of four different post-dispersal seed deposition patterns after dung beetle activity. **Journal of Tropical Ecology**, 33, 407-410.

Cain, M. L., Milligan, B. G., & Strand, A. E. (2000). Long-Distance Seed Dispersal in Plant Populations. **American Journal of Botany**, 87: 1217-1227.

Chamorro-Florescano, I. A., Favila, M. E., Macías-Ordóñez, R. (2011). Ownership, size and reproductive status affect the outcome of food ball contests in a dung roller beetle: when do enemies share?. **Evolutionary Ecology**, v. 25, p. 277-289.

Crawley, M. J. (2002). Statistical computing: an introduction to data analysis using S-Plus. 2nd ed.UK: **Wiley-Blackwell**: p: 772.

Climate-Data.org. (2018). Clima Andorinha. Disponível em <https://pt.climate-data.org/america-do-sul/brasil/bahia/andorinha-42846/>, Acesso em dez. 2018.

Dangles, O., Carpio, C., & Woodward, G. (2012). Size-dependent species removal impairs ecosystem functioning in a large-scale tropical field experiment. **Ecology**, 93, 2615-2625.

Daniel, G. M., Nunes, L. G. O. A., & Vaz-de-Mello, F. Z. (2014). Species composition and functional guilds of dung beetles (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in different vegetational types in the Brazilian Shield-Chacoan Depression Border. **Annales de la Société entomologique de France**, (NS). Taylor & Francis, 2014. p. 183-190.

Ebrahimi, M., Rahimi Pordanjani, I., & Tahmasebi, P. (2014). Role of Functional Groups of Dung 294 Beetles on Secondary Seed Dispersal by Removing Sheep Dung (Case Study: Shahrekord 295 Rangelands). **Ecopersia**, 2, 819-831.

Escobar, F., Halfpeter, G., Solís, A., Halfpeter, V., & Navarrete, D. (2008). Temporal shifts in dung beetle community structure within a protected area of tropical wet forest: a 35-year study and its implications for long-term conservation. **Journal of Applied Ecology**, 45, 1584-1592.

- Estrada, A., & Coates-Estrada, R. (1991). Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: Ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, 7, 459-474.
- Feer, F., Ponge, J. F., Jouard, S., & Gomez, D. (2013). Monkey and dung beetle activities influence soil seed bank structure. **Ecological research**, 28:93-102.
- Hernández, M. I. M. (2007). Besouros escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae) da caatinga paraibana, Brasil. **Oecologia Brasiliensis**, 11, 356-364.
- Griffiths, H. M., Louzada, J., Bardgett, R. D., Beiroz, W., Franc, A. F., Tregidgo, D., & Barlow, J. (2015). Biodiversity and environmental context predict dung beetle-mediated seed dispersal in a tropical forest field experiment. **Ecology**, 96, 1607-1619.
- Griffiths, H. M., Bardgett, R. D., Louzada, J., & Barlow J. (2016). 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 of London**, 283, 20161634.
- Halffter, G., & Edmonds, W.D. (1982). The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). **An ecological and evolutive approach**. México D.F., Man and the Biosphere Program UNESCO, 177 p.
- Hammer, Ø., & Harper, D. A. T. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia electronica**, v. 4, n. 1, p. 1, 2001.
- Hanski, I., Cambefort, Y. (1991). The dung insect community. **Dung beetle ecology**, p. 5-21.
- Huerta, C., Anduaga, S., López-Portillo, J., & Halffter G. (2010), Use of food and space by tunneler dung beetles (Coleoptera; Scarabaeinae) during reproduction. **Environmental Entomology**, 39, 1165–1169.
- Huerta, C., Arellano, L., & Cruz, M. (2018), Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae) and dung removal in Mexican livestock pastures. **Revista Mexicana de Biodiversidad**, 89, 1280-1292.
- Koike, S., Morimoto, H., Kozakai, C., Arimoto, I., Soga, M., Yamazaki, K., & Koganezawa, M. (2012). The role of dung beetles as a secondary seed disperser after dispersal by frugivore mammals in a temperate deciduous forest. **Acta Oecologica**, 41, 74-81.
- Larsen, T. H., Lopera, A., & Forsyth, A. (2008), Understanding Trait-Dependent Community Disassembly: Dung Beetles, Density Functions, and Forest Fragmentation. **Conservação Biológica**, 22 (5), 1288-1298.
- Laurance, W. F., Camargo, J. L., Luizão, R. C., Laurance, S. G., Pimm, S. L., Bruna, E. M., ... & Lovejoy, T. E. (2011). The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. **Biological conservation**, 144(1), 56-67.
- Leal, I. R., Leal, L. C., & Andersen, A. N. (2015). The Benefits of Myrmecochory: A Matter of Stature. **Biotropica**, 47(3), 281-285.
- Liberal, C. N., Isidro de Farias, Â. M., Meiado, M. V., Filgueiras, B. K. C., & Iannuzzi L. (2011). How habitat

change and rainfall affect dung beetle diversity in Caatinga, a Brazilian semi-arid ecosystem. **Journal of Insect Science**, 11:114.

Manning, P., Slade, E., Beynon, S. A., & Lewis, O. T. (2016). Functionally rich dung beetle assemblages are required to provide multiple ecosystem services. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, 218 (2016), 87-94.

Medina, A. M., & Lopes, P. P. (2014). Seasonality in the dung beetle community in a Brazilian tropical dry forest: Do small changes make a difference? **Journal of Insect Science**, 14, 123-123.

Moura, A. C. A., & McConkey, K. R. (2007). The capuchin, the howler, and the Caatinga: seed dispersal by monkeys in a Threatened Brazilian forest. **American Journal of Primatology**, 69, p.220-226.

Myers, N. (1996). Environmental services of biodiversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 93, n. 7, p. 2764-2769.

Nathan, R., Katul, G. G., Bohrer, G., Kuparinen, A., Soons, M. B., Thompson, S. E., Trakhtenbrot, A., & Horn, H. S. (2011). Mechanistic models of seed dispersal by wind. **Theoretical Ecology**, 4, 113-132

Nervo, B., Tocco, C., Caprio, E., Palestini, C., & Rolando, A. (2014). The effects of body mass on dung removal efficiency in dung beetles. **PLoS ONE**, 9: e107699.

Neves, F. S., Oliveira, V. H. F., Espírito-Santo, M. M., Vaz-de-Mello, F. Z., Louzada, J., Sanchez-Azofeifa, A., & Fernandes, G. W. (2010). Successional and seasonal changes in a community of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a Brazilian tropical dry forest. **Nature Conservation**, 8, 160-164.

Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcuita, S., & Favila, M. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. **Biological Conservation**, 141(6), 1461-1474.

Ortega-Martínez, I. J., Moreno, C. E., & Escobar, F. (2016). A dirty job: manure removal by dung beetles in both a cattle ranch and laboratory setting. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, 161, 70-78.

R Development Core Team. (2013). R: A language and environment for statistical computing. **R Foundation for Statistical Computing**, Vienna, Austria.

Salomão, R. P., Bezerra, B. M., & Iannuzzi, L. (2017). Daily activity of *Dichotomius geminatus* (Arrow, 1913) and *Deltochilum verruciferum* Felsche, 1911 (Coleoptera: Scarabaeinae) facing carrion: from resource perception to feeding. **Revista Brasileira Entomologia**, 61, 300- 6.

Santos-Filho, M., Peres, C. A., Silva, D. J., & Sanaiotti, T. M. (2012). Habitat patch and matrix effects on small-mammal persistence in Amazonian forest fragments. **Biodiversity and Conservation**, 21, 1127-1147.

Silva, A. C. C., Prata, A. P. N., Mello, A. A., & Santos, A. C. A. S. (2013). Síndromes de dispersão de Angiospermas em uma Unidade de Conservação na Caatinga, SE, Brasil. **Hoehnea**, 40(4): 601-609.

Silva, J. M. C., Barbosa, L. C. F., Leal, I. R., & Tabarelli, M. (2017). “The Caatinga: understanding the challenges” In: Silva, J. M. C.; Leal, I. R.; Tabarelli, M. (eds.) Caatinga. **The largest tropical dry forest**

region in South America. Cham: Springer International Publishing, p. 3-19.

Slade, E. M., Mann, D. J., Villanueva, J. F., & Lewis, O. T. (2007). Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. **Journal of Animal Ecology**, 76, 1094-1104.

Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., ... & Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. **Biological reviews**, 87(3), 661-685.

Velloso, A. L., Sampaio, E. V. S. B., & Pareyn, F. G. C. (2002). **Ecorregiões: Propostas para o bioma Caatinga.** Recife: Flamar, 76p.

Vulinec, K. (2000). Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), monkeys, and conservation in Amazonia. **Florida Entomologist**, 83: 229-241.

Vulinec, K. (2002). Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. **Biotropica**, 34, 297-309.

Watson, D. M. (2012). The Relative contribution of specialists and generalists to mistletoe dispersal: insights from a Neotropical Rain Forest. **Biotropica**, 45, 195-202.