



LÍVIA DORNELES AUDINO

**ESTABILIDADE TEMPORAL DA
COMUNIDADE DE SCARABAEINAE EM
FRAGMENTOS DE FLORESTA ATLÂNTICA**

**LAVRAS – MG
2011**

LÍVIA DORNELES AUDINO

**ESTABILIDADE TEMPORAL DA COMUNIDADE DE
SCARABAEINAE EM FRAGMENTOS DE FLORESTA ATLÂNTICA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia/Entomologia, área de concentração em Entomologia Agrícola, para a obtenção do título de Mestre.

Orientador

Dr. Júlio Neil Cassa Louzada

LAVRAS - MG

2011

**Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da
Biblioteca da UFLA**

Audino, Lívia Dorneles.

Estabilidade temporal da comunidade de Scarabaeinae em fragmentos de floresta Atlântica / Lívia Dorneles Audino. – Lavras : UFLA, 2011.

151 p. : il.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Lavras, 2011.

Orientador: Júlio Neil Cassa Louzada.

Bibliografia.

1. Fragmentação florestal. 2. Dinâmica temporal. 3. Rola-bosta. 4. Conservação. 5. Florestas tropicais. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 595.7649

LÍVIA DORNELES AUDINO

**ESTABILIDADE TEMPORAL DA COMUNIDADE DE Scarabaeinae EM
FRAGMENTOS DE FLORESTA ATLÂNTICA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia/Entomologia, área de concentração em Entomologia Agrícola, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 22 de fevereiro de 2011.

Dra. Carla Rodrigues Ribas UFLA

Dra. Priscila Paixão Lopes UEFS

Orientador

Dr. Júlio Neil Cassa Louzada

LAVRAS - MG

2011

Ao meu avô Rubens Audino (in memoriam) que, independente de onde estiver, a essa hora deve estar dizendo “MAS AH GURIA SEU!”. Sua presença em minha vida, e hoje nas minhas lembranças, certamente representa um dos maiores presentes que eu poderia ter recebido.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Este trabalho representa a conclusão de uma importante etapa da minha vida. Durante esta trajetória adquiri um enorme aprendizado, enfrentei dificuldades, conheci muitas pessoas e fiz grandes amigos. Todos estes passos contribuíram enormemente para minha formação acadêmica e pessoal.

Agradeço, primeiramente, a todos os meus familiares pelo carinho, apoio e incentivo. Devo um agradecimento especial aos meus pais, Pérsio e Denise, pelo apoio em todas as minhas decisões, pelo amor, carinho e por saber superar a distância e a saudade, que agora está sempre presente. É por eles e através deles que consegui tirar todas as forças que me impulsionaram a chegar até este momento. E a minha avó Sérvia, por se mostrar uma grande guerreira e estar sempre em busca da felicidade com um enorme sorriso no rosto, independente dos problemas que apareçam. Com certeza é um grande exemplo de vida e uma das pessoas das quais tenho muito orgulho. Obrigada pelo amor incondicional!

Ao Leopoldo, por ser capaz de me transportar para um mundo à parte, distante de tudo e de todos os problemas, onde um simples olhar e um simples sorriso são capazes de ser traduzidos em felicidade plena. Obrigada por ter sido um grande companheiro durante este tempo!

Devo sinceros agradecimentos a Fernando Vaz-de-Mello, por sempre confiar na minha capacidade e por me mostrar que seria capaz de chegar onde cheguei. Sem o incentivo dele nada disso teria acontecido! Agradeço também pelo auxílio na identificação das espécies e por todo o conhecimento que já me transmitiu.

A mudança para Lavras e a finalização de todas as etapas do mestrado não foram tarefas fáceis, mas várias pessoas que aqui encontrei permitiram que a passagem por estes processos se tornasse possível. Por isso agradeço a todos que

já moraram e que moram na minha república e também aos agregados, Vanesca, Rodrigo, Cleide, Paulo, Gra e Giu, pela amizade, apoio e por todos os ótimos momentos que passamos. Tenho vocês como minha família de Lavras. Aos colegas de trabalho e amigos “rola-bosteiros”, por terem me recebido de braços abertos, pelo companheirismo, pela grande amizade, pela ajuda em qualquer coisa que eu precisasse e por fazer do nosso laboratório um ambiente de ótimo convívio. A Roberta e ao Lucas e, certamente, à formação do “trio maravilha”, já que foi essa união que nos deu forças para superar todas as dificuldades do primeiro semestre de mestrado. Obrigada pela amizade de vocês e por terem me proporcionado tantos momentos de alegria em uma época de muito estresse. A minha “mami” e meu “papi” de Lavras (Roberta e André), por me ajudarem a abrir os olhos para a vida e por estarem ao meu lado nos momentos em que mais precisei. A amizade de vocês é muito importante para mim. E ao Juracy, por ter me ajudado desde o início.

Ao meu orientador, Dr. Júlio Louzada, por ter me recebido de braços abertos e ter me aceitado como sua orientada. Agradeço enormemente pela confiança depositada, pela disposição em sempre poder auxiliar com seus conhecimentos, pela amizade, respeito e por oportunizar a realização deste trabalho.

Agradeço a Júlio, Vanesca, Calouradinha e Sabrina, pela ajuda nos trabalhos de campo em Viçosa. A ajuda de vocês tornou meu trabalho possível. Sem palavras para agradecer! Não posso deixar de agradecer a Luiza, por ter sido como uma mãe quando chegávamos cansados da coleta.

Agradeço ao Dr. Federico Escobar, por, paciente e humildemente, ter me ajudado e me ensinado tanto no período em que estive em Lavras. Muito obrigada por toda a orientação e pela grande ajuda na realização deste trabalho.

Ao Dr. Marcos Flávio Silva Borba, da Embrapa Pecuária Sul, por ter me apresentado ao mundo da pesquisa científica e me mostrado os verdadeiros

valores na luta para a conciliação da conservação da biodiversidade com o desenvolvimento econômico.

Não posso deixar de agradecer novamente a Vanesca, por ser uma grande amiga e por ter me ensinado e me ajudado tanto durante este tempo de mestrado.

À Universidade Federal de Lavras e ao Departamento de Entomologia, pela oportunidade concedida para a realização do mestrado e por proporcionar ensino gratuito de qualidade.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa e pelo financiamento do trabalho.

Aos professores do Departamento de Entomologia e do Setor de Ecologia, por todos os ensinamentos. Devo um agradecimento especial ao Dr. Geraldo Carvalho, por ter sido, além de professor, um amigo e ao Dr. Ronald Zanetti, por ter me recebido nesta universidade e por gentilmente ter me ajudado durante o primeiro semestre.

E a todos os meus amigos de Bagé que, apesar da distância, ainda estão nas minhas melhores recordações.

A perda das ilusões a respeito de uma situação é a primeira condição para sair de uma situação na qual se necessita de ilusões.

Karl Marx

RESUMO

As paisagens fragmentadas dominam os biomas mundiais e representam uma grande ameaça para a diversidade biológica. Estamos em uma corrida contra o tempo em busca de informações satisfatórias, que possibilitem uma melhor compreensão dos sistemas fragmentados, a fim de encontrar alternativas de conservação que minimizem a perda da biodiversidade. A Floresta Atlântica é um grande exemplo de paisagem fragmentada, servindo como modelo para a procura de padrões sobre os efeitos da fragmentação florestal. Além disso, é considerada um *hotspot* e uma das florestais tropicais mais ameaçadas, o que ressalta a importância dos estudos neste bioma. A realização de pesquisas em longa escala temporal são escassas, porém, extremamente importantes para auxiliar no entendimento da dinâmica das comunidades encontradas em fragmentos florestais. Por este motivo, o presente trabalho foi realizado com o objetivo de investigar a resposta da comunidade de Scarabaeinae ao processo de fragmentação, em curta e em longa escala temporal, em remanescentes de Floresta Atlântica pertencentes à região de Viçosa, MG. Os escarabeíneos foram escolhidos por serem considerados eficientes indicadores da qualidade ambiental. Assim, 18 fragmentos florestais, apresentando diferentes tamanhos e graus de isolamento, foram amostrados nos anos de 1994, 1995, 1996 e novamente em 2010, utilizando-se sempre a mesma metodologia de coleta e pontos amostrais. Os besouros foram capturados por meio de *pitfalls* iscados com fezes humanas e carcaça. Foi observado que a riqueza de espécies se manteve constante ao longo do tempo nos fragmentos florestais, contudo, a identidade das espécies sofreu variação temporal. Remanescentes maiores e menos isolados sempre sustentaram uma maior riqueza de espécies e demonstraram ser habitats insubstituíveis para os escarabeíneos especialistas de floresta. A porcentagem de espécies generalistas, ao contrário, sempre foi maior em remanescentes menores e mais isolados. O sistema fragmentado apresentou o mesmo padrão de aninhamento ao longo do tempo, com fragmentos pequenos e mais isolados contendo subamostras das espécies encontradas no remanescente mais rico e de maior tamanho. Ainda, as comunidades encontradas nos fragmentos de menor tamanho apresentaram grande instabilidade temporal. Ao estudar como as taxas de imigração, extinção e *turnover* (troca) de espécies se comportaram em relação à área e ao isolamento dos fragmentos, verificou-se que os fragmentos de maior tamanho apresentaram as menores taxas de *turnover* e extinção em curto prazo. Contudo, com o passar dos anos, a dinâmica destes fragmentos se torna semelhante à dos fragmentos pequenos. Remanescentes pequenos sempre apresentaram elevadas taxas de extinção e de *turnover*. O isolamento apenas influenciou a taxa de imigração dos escarabeíneos. Os resultados demonstram que a redução da área e o isolamento são fatores que

afetam negativamente a comunidade de Scarabaeinae, que ambientes fragmentados são hiperdinâmicos e que até os fragmentos de maior tamanho não conseguem sustentar sua riqueza em longo prazo. Mesmo diante dessa realidade, os esforços de conservação devem estar voltados para a manutenção dos remanescentes maiores, já que estes sustentam maior riqueza e apresentam maior estabilidade temporal. A conectividade estrutural de paisagens também é um aspecto importante para ser considerado no planejamento de unidades de conservação, visto que afeta diretamente as taxas de movimentação de indivíduos na paisagem.

Palavras-chave: Conservação. Fragmentação. Dinâmica temporal. Bioindicador. *Turnover* de espécies.

ABSTRACT

The worldwide biomes are dominated by fragmented landscapes, what represents a great threat for biological diversity. We are in a race against time, searching for satisfactory information that allows a better comprehension of fragmented systems, with the purpose of finding conservation alternatives to minimize the biodiversity loss. The Atlantic Forest is an example of fragmented landscape, serving as a good model for the evaluation of forest fragmentation effects. Also, Atlantic Forest is considered a biodiversity hotspot and one of the most threatened tropical forests, what highlights the importance of studies in this Biome. Long term ecological researches are scarce, but extremely important to the understanding of the dynamics of forest fragments communities. Thus, the present study was carried out to investigate the response of Scarabaeinae dung beetle community to the Atlantic Forest fragmentation process both in short and long-term scale. The forest remnants were located in Viçosa, Minas Gerais, Brazil. Eighteen forest fragments, with different sizes and levels of isolation were sampled in the years of 1994, 1995, 1996 and 2010, using the same sampling design and sampling sites. The beetles were captured by pitfall traps baited with human feces or carcass. Richness was constant over time, but species composition showed high temporal changes. Larger and less isolated remnants always supported higher species richness and proved to be irreplaceable habitats for forest specialist dung beetles. The percentage of generalist species, on the contrary, was always higher in smaller and more isolated remnants. The fragmented system showed the same nested pattern over time, with smaller and more isolated fragments harboring a subset of the species found in the larger and richest remnants. Further, the communities found in the smaller fragments showed low temporal stability. When we tested whether immigration, extinction and turnover rates change with area and isolation of fragments in short and long term, we found that larger fragments exhibit the lower turnover and extinction rates in short term. However, in long term the dynamic of these fragments became similar to smaller fragments, with high extinction and turnover rates. Isolation only influenced the dung beetles immigration rates. The results obtained in this study show that the reduction of area and isolation are factors that negatively affect the community of Scarabaeinae; that Atlantic Forest fragmented landscapes are hyperdynamic and that even large fragments cannot support their richness in long term. Facing this reality, the conservation efforts should be directed towards larger remnants, since they sustain higher species richness and present higher temporal stability. Structural connectivity in landscapes is also an important aspect to be considered in the planning of

conservation units, since it directly affects the movement rates of individuals in the landscape.

Keywords: Conservation. Fragmentation. Temporal dynamic. Bioindicators. Species turnover.

SUMÁRIO

	CAPÍTULO 1	15
1	INTRODUÇÃO	15
2	REFERENCIAL TEÓRICO	19
2.1	O processo de fragmentação florestal	19
2.1.1	Estrutura de uma paisagem fragmentada	21
2.1.2	Atributos espaciais e ecológicos dos fragmentos florestais	21
2.1.2.1	Efeito de borda	22
2.1.2.2	Tamanho dos fragmentos	24
2.1.2.3	Forma dos fragmentos	25
2.1.2.4	Isolamento	26
2.1.2.5	Natureza do entorno	26
2.1.2.6	Heterogeneidade ambiental do fragmento	27
2.1.3	O processo de fragmentação florestal afeta a biodiversidade?	27
2.2	O processo de fragmentação na Floresta Atlântica	32
2.3	Teorias	33
2.3.1	Teoria da biogeografia de ilhas	33
2.3.2	Dinâmica de metapopulações	36
2.4	Teoria da biogeografia de ilhas e o planejamento de reservas	37
2.5	A importância dos estudos em longo prazo para o real conhecimento das consequências do processo de fragmentação ..	39
2.6	Os besouros da subfamília Scarabaeinae	40
	REFERÊNCIAS	44
	CAPÍTULO 2 Dinâmica temporal da comunidade de besouros Scarabaeinae em fragmentos de floresta atlântica	54
1	INTRODUÇÃO	57
2	MATERIAL E MÉTODOS	60
2.1	Área de estudo	60
2.2	Fragmentos florestais estudados	62
2.3	Amostragem dos Scarabaeinae	63
2.4	Identificação dos Scarabaeinae	67
2.5	Reconhecimento das espécies generalistas e especialistas de floresta	67
2.6	Análise dos dados	68
2.6.1	Análise do esforço amostral	68
2.6.2	Relação entre a área e isolamento dos remanescentes	69
2.6.3	Análise do efeito da área e isolamento na riqueza de escarabeíneos e sua variação temporal	70
2.6.4	Padrões temporais da composição de espécies	71

2.6.5	Análise do efeito da área e isolamento na porcentagem de escarabeíneos especialistas de floresta e generalistas e seus padrões temporais	71
2.6.6	Análise temporal do padrão de aninhamento do sistema fragmentado	72
2.6.7	Avaliação da riqueza de espécies exclusivas dos fragmentos e seu padrão temporal.....	72
3	RESULTADOS.....	74
4	DISCUSSÃO.....	91
5	CONCLUSÃO.....	98
	REFERÊNCIAS	100
	CAPÍTULO 3 Taxas de imigração, extinção e de turnover de escarabeíneos em fragmentos de floresta atlântica, em escala temporal curta e longa	108
1	INTRODUÇÃO	111
2	MATERIAL E MÉTODOS	114
2.1	Área de estudo	114
2.2	Fragmentos florestais estudados	114
2.3	Amostragem dos Scarabaeinae.....	114
2.4	Identificação dos Scarabaeinae	115
2.5	Reconhecimento das espécies generalistas e especialistas de floresta	115
2.6	Análise dos dados.....	115
3	RESULTADOS.....	119
3.1	Efeito da área e isolamento dos fragmentos nas taxas de imigração, extinção e turnover de espécies	119
3.2	Efeito da área e isolamento dos fragmentos nas taxas de imigração, extinção e turnover das espécies especialistas de floresta	120
3.3	Efeito da área e isolamento dos fragmentos nas taxas de imigração, extinção e turnover das espécies generalistas.....	124
4	DISCUSSÃO	125
5	CONCLUSÃO.....	131
	REFERÊNCIAS	133
	APÊNDICES.....	138

CAPÍTULO 1

1 INTRODUÇÃO

A ideia de que a fragmentação de ecossistemas é uma das principais ameaças à biodiversidade já é bastante aceita, o que explica a quantidade de trabalhos disponíveis sobre o assunto (e.g: COLLINGE, 1996; DESOUZA et al., 2001; FAHRIG, 2003; FISCHER; LINDENMAYER, 2007; LAURANCE; BIERREGAARD, 1997; NOSS, 1983; SALA et al., 2000; WILCOX; MURPHY, 1985). Já se sabe que este processo de fragmentação leva à perda de algumas espécies, a mudanças na composição e na estrutura de comunidades e no funcionamento de ecossistemas (DESOUZA et al., 2001; DIDHAM; GHAZOUL; DAVIS, 1996; LAURANCE, 2004; LAURANCE et al., 2002a; LEIDNER; HADDAD; LOVEJOY, 2010; TURNER, 1996). Adicionalmente, sabe-se que fatores como tamanho, forma, isolamento e heterogeneidade ambiental dos fragmentos, o efeito de borda e a qualidade da matriz circundante influenciam a dinâmica biótica e abiótica dos remanescentes originais (COLLINGE, 1996; BIERREGAARD, et al., 1992; EWERS; DIDHAM, 2006; MURCIA, 1995). Por fim, é muito difícil fazer generalizações sobre os efeitos da fragmentação, já que cada táxon responde de maneira diferente a este processo (EWERS; DIDHAM, 2006; FISCHER; LINDENMAYER, 2007; LAURANCE, 2004, 2008; LAURANCE et al., 2002a).

Apesar da quantidade de informações disponíveis, ainda não se têm todas as respostas necessárias para a tomada de decisões a respeito de estratégias de conservação, principalmente quando se trata de ecossistemas específicos, com dinâmicas próprias, que podem não seguir estritamente os padrões conhecidos. A obtenção dessas respostas envolve a coleta de informações

biológicas em grande escala temporal e espacial (PAGLIA; FERNANDEZ; MARCO JR., 2006), a fim de entender os processos que governam as comunidades no espaço e no tempo. Estas informações servem como ferramentas valiosas para serem utilizadas no planejamento e no desenvolvimento de programas de conservação (TURNER et al., 2003).

Apesar de existirem muitos estudos em escala espacial, ainda persiste uma lacuna de conhecimento a respeito dos efeitos do processo de fragmentação em longo prazo (DEBINSKY; HOLT, 2000). Pesquisas desta natureza são capazes de informar sobre a dinâmica temporal das comunidades, avaliando se as espécies continuam presentes através do tempo e se sua abundância permanece constante (MAGURRAN; PHILIP, 2001), assim como são peças chave para compreender o valor das áreas protegidas (reservas) para a conservação. A realização de estudos temporais envolve uma série de dificuldades logísticas, como, por exemplo, a repetição das amostragens no mesmo local, utilizando a mesma metodologia, sendo estas as razões da escassez deste tipo de pesquisa (MAGURRAN et al., 2010; QUINTERO; HALFFTER, 2009).

A situação atual da Floresta Atlântica é alarmante (RIBEIRO et al., 2009), representando um dos cinco *hotspots* com os maiores índices de biodiversidade e endemismo do mundo (MYERS et al., 2000). A Floresta Atlântica era uma das maiores florestas tropicais da América. Hoje, ela representa um dos grandes exemplos de paisagens fragmentadas mundiais, estando distribuída em remanescentes florestais de pequeno tamanho, imersos em uma matriz de ambientes modificados pelas atividades humanas (RIBEIRO et al., 2009; RODRIGUES et al., 2009). Diante dessa realidade, o destino de muitas espécies dependerá da sua capacidade de persistir nestas paisagens fragmentadas ou em reservas naturais. Por este motivo, estudos temporais nestas regiões são extremamente importantes, pois fornecem informações válidas e

garantem um ponto de partida para pensar em estratégias e práticas de manejo e conservação.

Assim, torna-se urgente conhecer a dinâmica temporal das comunidades associadas a fragmentos de Floresta Atlântica, como forma de avaliar a sustentabilidade desses no que diz respeito à capacidade de conservar a biodiversidade e as funções ecológicas provenientes desta.

Os besouros da subfamília Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) têm sido amplamente utilizados em estudos que investigam os efeitos do processo de fragmentação (e.g: ANDRESEN, 2003; DAVIS; PHILIPS, 2009; ESTRADA et al., 1998; FEER; HINGRAT, 2005; KLEIN, 1989), já que estes organismos são bons indicadores de qualidade ambiental (HALFFTER; FAVILA, 1993) e apresentam grande importância para a manutenção e o funcionamento de ecossistemas (ANDRESEN; FEER, 2005; HALFFTER; MATTHEWS, 1966; NICHOLS et al., 2008). Estes besouros mostram-se um excelente grupo indicador para avaliar mudanças espaciais e temporais na Mata Atlântica (FILGUEIRAS; IANUZZI; LEAL, 2011; HERNANDEZ; VAZ-DE-MELLO, 2009).

Esta dissertação visa contribuir para o preenchimento desta lacuna de conhecimento, investigando a resposta da comunidade de Scarabaeinae ao processo de fragmentação em curta e longa escala temporal em fragmentos de floresta Atlântica pertencentes à região de Viçosa, MG. Na primeira parte, faz-se uma abordagem teórica sobre a fragmentação de ecossistemas e sobre a importância das pesquisas em longo prazo para melhor compreender o processo de fragmentação, apresentando aspectos fundamentais sobre esta temática. No capítulo 1 investiga-se o que acontece com a riqueza e a composição de espécies de Scarabaeinae em fragmentos de Floresta Atlântica de diferentes tamanhos e graus de isolamento, ao longo do tempo. No capítulo 2, faz-se uma análise da dinâmica temporal da comunidade de Scarabaeinae presente nos fragmentos

florestais, investigando como as taxas de imigração, extinção e troca de espécies (*turnover*) respondem ao tamanho e ao isolamento dos fragmentos em escala temporal curta e longa.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 O processo de fragmentação florestal

A destruição dos ecossistemas tropicais tem atingido níveis alarmantes nas últimas décadas, sendo a expansão das atividades socioeconômicas a principal responsável por este panorama (LAURANCE, 2006; WHITMORE, 1997). O crescimento acelerado da população humana mundial está intimamente associado com o aumento da conversão das florestas tropicais em sistemas antropizados, fazendo com que o nível de degradação e destruição seja maior em relação a quase todos os outros bioma da Terra (LEWIS, 2009). Estima-se que, em média, 15,4 milhões de hectares de florestas tropicais sejam destruídos a cada ano, sem contar os 5,6 milhões de hectares utilizados para o corte seletivo. Isso significa que 1,2% das florestas tropicais do mundo estão sendo destruídas ou degradadas a cada ano (WHITMORE, 1997), principalmente devido ao crescimento da agricultura intensiva, à implantação de pastagens e plantações e à extração de madeira, além de mineração, indústrias, urbanização e construção de estradas (GEIST; LAMBIN, 2002; MAYAUX et al., 2005).

As florestas tropicais, assim como a maior parte dos outros tipos de vegetação florestal, já formaram áreas contínuas no passado. Ao longo do tempo, a substituição de sistemas naturais por ecossistemas antropizados tem resultado na perda destes habitats naturais e transformado áreas grandes e contínuas em pequenos pedaços remanescentes, isolados uns dos outros. No âmbito da paisagem, tem-se como resultado um complexo mosaico ambiental (Figura 1), em que remanescentes da floresta original coexistem com manchas de habitats antropogênicos (PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006). Este processo é conhecido como fragmentação de habitats (*lato sensu*) e está se

tornando uma das características mais comuns nas paisagens que representam o mundo moderno (LAURANCE, 2004; PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006).

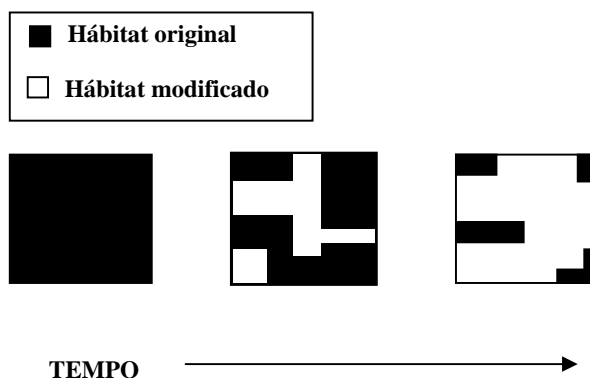


Figura 1 Representação diagramática do processo de fragmentação. Modificado de Collinge, 1996

Assim, fragmentação de habitat é frequentemente definida como um “processo onde uma grande extensão de habitat é transformada em fragmentos menores, de área total menor, isolados uns dos outros por uma matriz de habitats diferentes do original” (WILCOVE; MCLELLAN; DOBSON, 1986). Na história da Terra, o processo de fragmentação foi bastante frequente, já que eventos de ocorrência natural, tais como as glaciações, queimadas, enchentes, furacões e erupções vulcânicas, resultaram no isolamento e na redução de ecossistemas contínuos (COLLINGE, 1996). Assim, a fragmentação pode ocorrer tanto naturalmente como pela ação humana, porém, as atividades antrópicas têm acelerado bastante este processo (COLLINGE, 1996; OLIFIERS; CERQUEIRA, 2006).

A fragmentação de um ecossistema só acontecerá após a remoção de parte do habitat. Por isso, a perda de habitat e o processo de fragmentação estão tão intimamente correlacionados. Nesse contexto, Fahrig (2003) relata a importância de distinguir “perda de habitat” do conceito de “fragmentação”.

Segundo a autora, a “perda de hábitat” trata da redução da área total daquele hábitat, enquanto a fragmentação (*sensu stricto*) está relacionada com a divisão do hábitat (independente da perda da área) e dos efeitos que surgem como consequência deste processo.

2.1.1 Estrutura de uma paisagem fragmentada

O desmatamento de uma região resulta em uma paisagem fragmentada e esta paisagem apresentará, em sua estrutura, alguns componentes básicos, como a matriz, as manchas de hábitat original e os corredores de vegetação. A matriz é o elemento mais abundante desse tipo de paisagem e, portanto, o que apresenta maior conectividade com os outros componentes. Nas regiões tropicais está representada, geralmente, por áreas agrícolas e pastagens, ou seja, por ecossistemas modificados que substituem as florestas tropicais quando estas são desmatadas. As manchas de hábitat original são os remanescentes florestais (fragmentos) deixados após a colonização humana. Estes se encontram inseridos na matriz (LOUZADA; DESOUZA, 1999). Os corredores de vegetação são elementos que mantêm e/ou restabelecem a conectividade em uma paisagem fragmentada, sendo conceituados como faixas de vegetação ou hábitat nativo que conectam remanescentes isolados (BENNET, 2003; HOBBS, 1992).

2.1.2 Atributos espaciais e ecológicos dos fragmentos florestais

A paisagem fragmentada apresenta uma dinâmica completamente diferente do hábitat contínuo e isso pode ser comprovado atualmente com uma série de estudos que afirmam que fragmentos não são pequenas réplicas completas do hábitat original (e.g: ATMAR; PATTERSON, 1993; FAHRIG, 2003; FISHER; LINDENMAYER, 2007; LAURANCE, 2008; LAURANCE et

al., 2002a; PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006). Dessa forma, os fragmentos florestais têm uma série de atributos espaciais e ecológicos que irão determinar os processos biológicos e ecológicos que ocorrem no seu interior e no ambiente circundante. Estes atributos que surgem em consequência do processo de fragmentação são: efeito de borda, tamanho e forma dos fragmentos, isolamento, natureza do entorno (qualidade da matriz) e heterogeneidade ambiental do fragmento.

2.1.2.1 Efeito de borda

As mudanças estruturais geradas após o processo de fragmentação podem alterar profundamente a qualidade do hábitat remanescente. Fragmentos florestais são geralmente circundados por ambientes antropizados (a matriz), que apresentam baixa biomassa e complexidade estrutural, como pastagens, plantações ou vegetação de crescimento secundário (MURCIA, 1995). O desmatamento, que ocorre durante a substituição do ambiente florestal pelo modificado, aumenta o nível de radiação solar que atinge o solo e, conseqüentemente, a temperatura do solo e do ar, reduzindo a profundidade do solo e aumentando o risco de erosão. Dessa forma, as áreas que cercam os fragmentos diferem grandemente das florestas por suas características físicas e hidrológicas, apresentando condições microclimáticas drasticamente distintas, já que florestas tropicais (quando intactas) são sombreadas e úmidas, apresentam temperaturas estáveis, pouco vento e cobertura de dossel quase contínua (GASH; NOBRE, 1997; LAURANCE et al., 2002b; LAURANCE, 2004; MURCIA, 1995).

A borda de um fragmento seria a interface entre este e a matriz ao seu redor (LAURANCE, 2004). As florestas contínuas são ambientes mais intactos, já que a maior parte do seu interior não tem contato com a borda (LAURANCE;

BIERREGAARD, 1997). A fragmentação florestal gera um aumento no total de bordas do hábitat remanescente em relação à sua área total, uma vez que existe alta relação perímetro/área dos fragmentos, levando à criação de amplas zonas de contato entre as manchas de hábitat original e a matriz ao redor, o que amplifica os impactos em muitos processos ecológicos (LAURANCE, 2004; PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006). O efeito de borda refere-se a uma série de mudanças abióticas e bióticas que ocorrem nos limites dos fragmentos, mas que também podem se estender para o interior deste por distâncias variadas (PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006).

O ambiente que corresponde à matriz é, em geral, estruturalmente aberto, e dessa forma, permite que uma maior quantidade de radiação solar atinja o solo durante o dia e que ocorra maior perda de energia para a atmosfera durante a noite, levando a um aumento diurno da temperatura e a uma maior amplitude de variação da temperatura diária. As características divergentes entre os dois ambientes vizinhos acabam criando um gradiente de mudança nas variáveis ambientais da borda para o interior e vice versa. Nesse contexto, o fragmento florestal é submetido a temperaturas elevadas e umidade reduzida, tanto do ar como do solo, ventos quentes e secos e maior penetração da radiação solar, variáveis estas que se originam na matriz (LAURANCE, 2004; MURCIA, 1995; PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006).

Todas estas alterações podem gerar mudanças na estrutura da vegetação. O aumento na velocidade dos ventos acaba provocando maior frequência de queda de árvores e formação de clareiras e estes danos podem atingir 100 a 300 m das margens do fragmento. Algumas árvores próximas da borda simplesmente deixam cair suas folhas e acabam morrendo, aparentemente devido às mudanças bruscas na umidade, temperatura e luz, que excedem suas tolerâncias fisiológicas, assim como no aumento da deposição de poluentes atmosféricos trazidos pelo vento. Isso demonstra que árvores próximas da borda encontram-se

mais desprotegidas e, dessa forma, submetidas a um maior número de variáveis ambientais em relação àquelas que estão no interior do fragmento. Estes acontecimentos favorecem uma redução na cobertura do dossel. A maior penetração de luz promove o crescimento de uma vegetação característica de áreas perturbadas, como lianas, cipós e plantas de sucessão secundária na borda dos fragmentos. A serrapilheira que se acumula na borda pode afetar negativamente a germinação e a sobrevivência de sementes (LAURANCE, 2004; MURCIA, 1995; OLIFIERS; CERQUEIRA, 2006; PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006).

Com a alteração estrutural da paisagem, o risco de incêndios no interior do fragmento se intensifica, atingindo as bordas com maior facilidade, já que nestas os materiais são mais inflamáveis (LAURANCE, 2004).

Adicionalmente, a extensão das mudanças ambientais na borda será grandemente influenciada pela orientação da mesma na paisagem (COLLINGE, 1996; LAURANCE, 2004; MURCIA, 1995).

2.1.2.2 Tamanho dos fragmentos

O tamanho do fragmento é uma característica que marcadamente influencia os processos ecológicos que ocorrem no interior do mesmo. Isso acontece porque fragmentos pequenos apresentam uma proporção maior de bordas por área de hábitat e o centro do fragmento está mais próximo desta borda. Sendo assim, fragmentos de menor tamanho sofrem mais com as consequências do efeito de borda do que fragmentos grandes. Por exemplo, se as alterações geradas pelo efeito de borda se estendem 50 m para o interior do fragmento, então, um fragmento de 1 ha será completamente constituído por habitats que representam a borda e não apresentará condições de hábitat características do interior da área original. Um fragmento de 10 ha apresentará

5,3 ha (53%) de borda e 4,7 ha (47%) de interior (sem influência do efeito de borda), enquanto um fragmento de 100 ha apresentará 19 ha (19%) de borda e 81 ha de hábitat interior (81%) (COLLINGE, 1996).

Além disso, a disponibilidade de área está intimamente relacionada com a riqueza de espécies e com o tamanho das populações. Por este motivo, fragmentos de maior tamanho tendem a sustentar maior riqueza de espécies e populações maiores (MACARTHUR, WILSON, 1967).

Na maioria das paisagens antropicamente modificadas, os fragmentos florestais são geralmente pequenos, apresentando tamanho menor que 100 ha (GASCON; WILLIAMSON; FONSECA, 2000; LAURANCE, 2004; RANTA et al., 1998).

2.1.2.3 Forma dos fragmentos

A complexidade da forma de um fragmento está inteiramente relacionada com o efeito de borda, já que esta determinará a concentração de borda e a condição interna do hábitat remanescente (COLLINGE, 1996; EWERS; DIDHAM, 2006).

Fragmentos com formato irregular apresentam uma proporção maior de bordas, acentuando a extensão dos seus efeitos. Por exemplo, um fragmento em forma de círculo com tamanho de 100 ha apresentará menor relação entre perímetro/área e maior proporção de condições interiores similares ao ambiente florestal intacto do que um fragmento retangular de mesmo tamanho (COLLINGE, 1996).

2.1.2.4 Isolamento

Quando uma paisagem é fragmentada, os habitats originais remanescentes ficam isolados uns dos outros por uma matriz de ambientes modificados. Assim, o isolamento é uma consequência espacial da fragmentação, pois os fragmentos tornam-se isolados no espaço e no tempo de outros fragmentos de hábitat apropriados. Dessa forma, o grau de isolamento é maior quanto menor for o tamanho e ou o número de fragmentos existentes na paisagem (COLLINGE, 1996; EWERS; DIDHAM, 2006). A perda da conectividade gera consequências para a dinâmica e a sobrevivência dos organismos que vivem no interior de fragmentos isolados.

2.1.2.5 Natureza do entorno

Depois de tratar das alterações causadas pelo efeito de borda, fica bastante clara a importância do tipo de ambiente que circunda os fragmentos florestais, já que este ambiente interage diretamente com as manchas de hábitat original. O tipo, a intensidade, o grau de dissimilaridade, o uso do solo e as atividades humanas que ocorrem no ambiente de matriz podem marcadamente influenciar o fluxo de nutrientes e materiais para o fragmento e também a persistência de espécies de plantas e animais (COLLINGE, 1996).

O tipo de matriz na paisagem determina também a facilidade de propagação de perturbações, como o fogo, causando perda da área de fragmentos após incêndios (LAURANCE, 2004; PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006).

Porém, a estrutura da matriz pode certamente atenuar as mudanças geradas pelo efeito de borda, devido ao crescimento de uma vegetação

secundária, que pode funcionar para proteger o interior do fragmento (LAURANCE, 2004).

2.1.2.6 Heterogeneidade ambiental do fragmento

A heterogeneidade ambiental de um fragmento influencia a composição de espécies e as características espaciais deste. Fragmentos grandes geralmente apresentam maior variedade de tipos de solo, maior variação topográfica, maior variação microclimática e um maior número de tipos de hábitat em relação a fragmentos de menor tamanho (COLLINGE, 1996).

2.1.3 O processo de fragmentação florestal afeta a biodiversidade?

As florestas tropicais, embora ocupem apenas 7% da superfície terrestre, provavelmente sustentam mais da metade da biodiversidade do planeta (MYERS, 1984). Por isso, a perda e a consequente fragmentação destes ecossistemas tropicais representam grande ameaça para a diversidade biológica (LAURANCE; BIERREGAARD, 1997).

Atualmente, paisagens fragmentadas têm se tornado uma característica comum em todos os biomas que constituem o ambiente terrestre. Sendo assim, o desafio é conseguir entender como os organismos respondem a esse novo padrão de paisagem. O primeiro passo para obter este entendimento é responder a uma série de questões sobre os problemas enfrentados pelos organismos que vivem nos habitats remanescentes de uma paisagem fragmentada.

A área é suficiente para a sobrevivência e reprodução destes? O mosaico ambiental interno permite a coexistência e interação de diversas espécies? Dentro do fragmento o ambiente se tornou por demais depauperado? A distância entre os fragmentos permite a possibilidade de dispersão

entre eles? O tipo de matriz de hábitat entre os fragmentos oferece resistência à dispersão das espécies? Qual é o impacto dos novos habitats circundantes e da borda? (PAGLIA; FERNANDEZ; MARCO JR., 2006, p. 282)

Cada espécie irá responder de uma maneira ao processo de fragmentação, pois apresenta características particulares. Dessa forma, estas espécies podem ser afetadas tanto negativa como positivamente. Sabe-se que, independente da variedade de respostas à fragmentação, este processo altera a estrutura da paisagem e, conseqüentemente, afeta todas as comunidades que ali se encontram (OLIFIERS; CERQUEIRA, 2006).

Durante o processo de fragmentação, a biodiversidade será afetada de duas formas que atuam em tempos diferentes: por meio da perda do hábitat (um efeito em curto prazo) e pela fragmentação *sensu stricto*, que gera o isolamento dos habitats remanescentes (um efeito em longo prazo) (PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006).

Segundo Fahrig (2003), a perda de hábitat apresenta efeitos negativos muito maiores na biodiversidade do que o processo de fragmentação *sensu stricto*. Com a perda de hábitat, algumas espécies podem ser excluídas imediatamente, se as mesmas forem raras ou estiverem distribuídas em manchas (PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006). Nas florestas tropicais, a maioria das espécies é localmente rara através de toda ou grande parte da sua extensão geográfica (LAURANCE et al., 2002a).

Os efeitos negativos da perda de hábitat não se aplicam somente nas medidas diretas de biodiversidade, como riqueza de espécies, abundância e distribuição da população e diversidade genética, mas também se aplicam a medidas indiretas da biodiversidade e fatores que afetam a mesma, como redução do comprimento da cadeia trófica, alteração da interação entre espécies e redução do número de especialistas e de espécies de tamanho corporal grande, além de apresentar efeitos negativos no sucesso reprodutivo, de dispersão, do

grau de predação e de aspectos no comportamento animal, como sucesso no forrageio (FAHRIG, 2003).

O tamanho de um fragmento pode apresentar grande influência na biodiversidade. Como já explicado anteriormente, isso pode acontecer porque fragmentos grandes podem conter maior diversidade de habitats em seu interior, em comparação com fragmentos pequenos (LAURANCE et al., 2002a). Populações de animais ou plantas em fragmentos com heterogeneidade de habitats podem ser menos suscetíveis à extinção local do que aqueles vivendo em habitats mais homogêneos (COLLINGE, 1996). Também, muitas espécies apresentam um tamanho mínimo de habitat para atender às suas necessidades (FAHRIG, 2003). Dessa forma, a riqueza de espécies está positivamente correlacionada com o tamanho de um fragmento (FAHRIG, 2003; LAURANCE et al., 2002a). Este padrão, contudo, não pode ser generalizado, já que algumas espécies são mais tolerantes às reduções do tamanho de seu habitat do que outras, fato baseado em características particulares de história de vida (COLLINGE, 1996).

O isolamento causado pela fragmentação pode diminuir ou, mesmo, eliminar a colonização de espécies de um fragmento para outro, assim como o fluxo gênico, além de impedir que as espécies tenham acesso aos recursos localizados fora da mancha de habitat (PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006). O grau de isolamento também afeta a abundância e a riqueza de espécies em um fragmento, uma vez que, em fragmentos mais isolados, a taxa de colonização e recolonização por espécies provindas de outras áreas tende a ser menor (OLIFIERS; CERQUEIRA, 2006).

Por isso, a qualidade do ambiente de matriz é tão importante, já que determina a abundância e a composição das espécies entre fragmentos, permitindo ou não a dispersão destas. Quanto mais similar for o habitat de matriz do original, mais permeável ela deve ser às espécies dos fragmentos.

Porém, os fluxos biológicos não dependem somente das características do hábitat da matriz, mas também das características biológicas de cada espécie em relação à capacidade para movimentos, preferências de hábitat e fatores comportamentais. Em relação à preferência de hábitat, existem espécies generalistas que lidam melhor com as alterações estruturais decorrentes da fragmentação, utilizando a matriz com maior facilidade para se mover entre os fragmentos e especialistas em relação ao hábitat, que não se afastam do hábitat original e evitam atravessar o ambiente de matriz (EWERS; DIDHAM, 2006; PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006; OLIFIERS; CERQUEIRA, 2006).

O processo de fragmentação pode também diminuir o tamanho da população de várias espécies. Isso acontece em consequência da perda do hábitat, do grau de isolamento e do tamanho dos remanescentes, que pode não ser grande o suficiente a fim de sustentar populações de maior tamanho, o que eventualmente poderá levar a extinções locais. Dessa forma, populações pequenas isoladas em um único fragmento sofrerão com a aleatoriedade demográfica, ambiental e genética, e com catástrofes naturais, o que aumentará o risco de extinção das mesmas (PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006).

Os organismos são motivados a se dispersar à procura de alimento e outros recursos para evitar predação e competição, encontrar oportunidades de acasalamento (evitando a endogamia), acessar recursos efêmeros ou sazonais, expandir sua “home range” (área de uso, movimento) e devido a condições climáticas, com o objetivo de forragear, procurar, dispersar e, até mesmo, migrar (CHETKIEWICZ; CLAIR; BOICE, 2006; HANSSON, 1991). A conectividade entre fragmentos pode ser, dessa forma, essencial para moderar os efeitos da fragmentação de habitats. Essa conectividade pode ser alcançada por meio de corredores de vegetação nativa, que poderão facilitar o movimento de plantas e animais entre fragmentos, aumentando a troca de indivíduos entre populações locais e regionais, particularmente quando essas são pequenas e isoladas,

reduzindo, assim, as taxas de extinção e aumentando a colonização. A conectividade permite a existência de um maior número de espécies nos fragmentos e também possibilita às populações persistirem por maior tempo nestes locais (BENNET, 2003; CHETKIEWICZ; CLAIR; BOICE, 2006; COLLINGE, 1996; HOBBS, 1992; ROSENBERG; NOON; MESLOW, 1997). No entanto, ainda faltam dados empíricos que comprovem a real eficácia dos corredores de vegetação (HOBBS, 1992; SIMBERLOFF et al., 1992).

Já os efeitos de borda ocasionados pela fragmentação podem causar mudanças biológicas diretas, provocadas pelas condições físicas próximas à borda, envolvendo alterações na abundância, riqueza e distribuição de espécies de acordo com a tolerância fisiológica destas, e efeitos biológicos indiretos, envolvendo mudanças nas interações ecológicas, como predação, dispersão de sementes e competição (MURCIA, 1995).

Os animais podem responder tanto positiva como negativamente ao efeito de borda (LAURANCE et al., 2002a). A fragmentação também aumenta a vulnerabilidade dos remanescentes à invasão de espécies exóticas e espécies nativas vegetais que colonizam áreas degradadas. A borda da floresta é um ambiente no qual estas espécies conseguem se estabelecer mais facilmente e, dessa forma, se dispersar para o interior do fragmento (PATON, 1994).

Diante de todos estes aspectos, as espécies mais vulneráveis ao processo de fragmentação são aquelas que apresentam maiores exigências de hábitat e energia, como espécies raras, predadores de topo e espécies com grande tamanho corporal. Estas tendem a declinar em fragmentos de hábitat, enquanto espécies de baixo nível trófico (como herbívoros generalistas e onívoros) tendem a aumentar (LAURANCE et al., 2002a; PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006).

Outras alterações ecológicas em comunidades fragmentadas são o hiperdinamismo e a hiperabundância. Hiperdinamismo se refere à alteração da

dinâmica de uma comunidade frente aos efeitos da fragmentação e hiperabundância é uma característica que algumas espécies apresentam em uma paisagem fragmentada, pois toleram ou são beneficiadas com os habitats de borda e de matriz, aumentando drasticamente sua abundância (LAURANCE et al., 2002a).

2.2 O processo de fragmentação na Floresta Atlântica

A Floresta Atlântica é internacionalmente reconhecida como um *hotspot*, apresentando altas taxas de biodiversidade (contendo de 1% a 8% de todas as espécies do mundo) e um grande número de espécies endêmicas. Apesar de sua grande diversidade biológica, ela é, provavelmente, uma das florestas tropicais mais ameaçadas (MYERS et al., 2000).

Este bioma correspondia a uma das maiores florestas tropicais das Américas, apresentando extensão original de 150 milhões de hectares. Contudo, foi o primeiro a ser afetado pelo desmatamento e pela degradação, no Brasil e, atualmente, encontra-se em situação crítica, restando apenas 12% da sua extensão original (RIBEIRO et al., 2009).

Historicamente, o desmatamento da Floresta Atlântica ocorreu devido à exploração econômica nas regiões de abrangência deste bioma. O corte do pau-brasil (*Caesalpinia echinata*), no século XVI; a introdução da cultura da cana-de-açúcar, no século XVIII; a expansão da pecuária e, conseqüentemente, a introdução de pastagens, que começou durante o primeiro século da colonização e continua até hoje, a plantação de café nos séculos XIX e XX e, mais recentemente, a expansão de áreas urbanas e plantações de *Eucalyptus*, são os principais responsáveis por este cenário atual (DEAN, 1997).

Como consequência dessa longa história de degradação, a Floresta Atlântica encontra-se altamente fragmentada, com a maioria dos seus

remanescentes (83%) concentrada em pequenos fragmentos, com área menor que 50 ha. Esta situação é alarmante e representa alto risco de extinção para todas as espécies ainda presentes (RIBEIRO et al., 2009).

2.3 Teorias

Dois trabalhos teóricos permitiram um grande avanço nos estudos sobre fragmentação de habitats: a teoria da biogeografia de ilhas proposta por MacArthur e Wilson (1967) e a dinâmica de metapopulações proposta por Levins (1969) e relançada por Hanski e Gilpin (1991).

2.3.1 Teoria da biogeografia de ilhas

A teoria da biogeografia de ilhas foi desenvolvida para explicar o padrão do número de espécies em ilhas oceânicas.

A teoria postulava que três padrões são essenciais para determinar a riqueza de espécies em uma ilha: o efeito da área, o efeito da distância ao continente (isolamento) e o da troca de espécies. Ilhas próximas do continente apresentam maiores taxas de imigração do que ilhas mais distantes, enquanto ilhas maiores usualmente possuem mais espécies que ilhas menores e, portanto, apresentam menores taxas de extinção e maiores taxas de imigração em relação às ilhas menores. Isso significa que ilhas grandes próximas do continente apresentarão maior número de espécies do que ilhas pequenas mais distantes do continente.

Esta é a chamada hipótese do equilíbrio dinâmico, que foi apresentada por MacArthur e Wilson em uma monografia publicada em 1967, intitulada como “The Theory of Island Biogeography”. Esta teoria prediz que, após o surgimento da ilha, ocorre um período com altas taxas de imigração e baixas

taxas de extinção local. As altas taxas de imigração são resultantes da ocupação da ilha por espécies oportunistas e a baixa extinção local é fruto da grande disponibilidade de espaço e recursos. À medida que o número de espécies da ilha aumenta, menores são as possibilidades de ela receber imigrantes de novas espécies, a não ser de espécies tardias, e maiores são as possibilidades de extinção local devido à intensificação das interações bióticas antagônicas ou de aumento da ação do acaso, já que o número de espécies maior aumenta a probabilidade de que alguma seja extinta por acaso. Então, o número de espécies de uma ilha atingiria um ponto de equilíbrio em que a taxa de entrada de novas espécies (por imigração) se igualaria à taxa de saída de espécies (por extinção local) (Gráfico 1). Neste contexto, a composição de espécies de uma ilha estaria sofrendo constantes mudanças ao longo do tempo, enquanto a riqueza estaria em um equilíbrio dinâmico devido a um balanço das taxas de extinção e imigração.

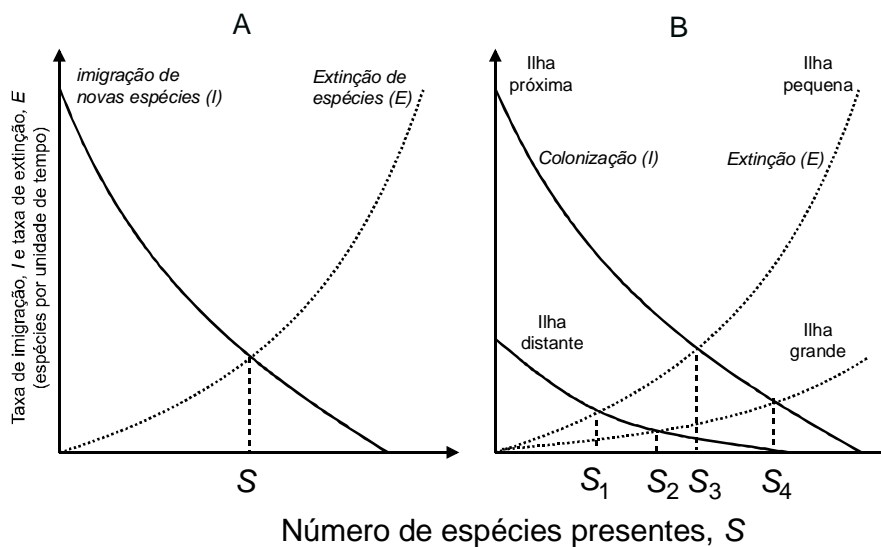


Gráfico 1 Hipótese do equilíbrio dinâmico (MACARTHUR; WILSON, 1967)

Uma das ideias mais antigas em ecologia é a de que a riqueza de espécies está positivamente correlacionada com a área do hábitat, o que produz um padrão conhecido como relação espécie/área (HARRIS, 1984; PRESTON, 1962). O modelo matemático que tradicionalmente é utilizado para descrever esta relação é:

$$S = c.A^z$$

em que S é o número de espécies e A é a área. O parâmetro c varia amplamente entre taxa, região biogeográfica e grau de isolamento, tratando do número de espécies que se espera encontrar em uma ilha com uma unidade de área (SHAFER, 1990). E o parâmetro z pode ser definido como a taxa de aumento do número de espécies em relação ao aumento da área da ilha.

O valor de z em ilhas reais varia entre 0,24 e 0,34 e em ilhas de vegetação, no continente, esse valor fica entre 0,12 e 0,17 (CONNOR; MCCOY, 1979), indicando que ilhas de vegetação de diferentes tamanhos apresentam menor diferença em diversidade de espécies em relação às ilhas oceânicas. Como regra geral, o número de espécies vivendo em ilhas oceânicas dobra a cada aumento de dez vezes na área da ilha (HUGGET, 1995).

Outra questão levantada por esta teoria trata da hipótese da diversidade de hábitat. Esta hipótese aborda a ideia de que quanto maior for a heterogeneidade de habitats em uma ilha, maior será a riqueza de espécies que esta ilha comportará. Portanto, ilhas grandes poderão ter mais tipos de habitats que ilhas pequenas e por isso também podem apresentar maior número de espécies. Assim, a diversidade e a qualidade do hábitat promoveriam menores taxas de extinção local e maiores taxas de sucesso na colonização das ilhas. Esta heterogeneidade ambiental também permitiria o acontecimento do processo de especiação, em períodos de tempo muito grandes, pois possibilitaria a utilização

pelas espécies de diferentes combinações de recursos e condições disponíveis (GOTELLI, 2009; WILLIAMS, 1964).

A partir da publicação da Teoria da Biogeografia de Ilhas, em vários estudos verificou-se que o padrão da riqueza de espécies em ilhas reais também se aplicava aos fragmentos de hábitat. Isso porque fragmentos acabam funcionando como ilhas, isolados em um “mar” de ambientes inóspitos, a matriz. Porém, várias diferenças foram encontradas nesta analogia, já que o isolamento de habitats terrestres ocorre devido à perda de hábitat e à substituição por um ambiente modificado e é representado pela distância do fragmento com fragmentos vizinhos, e não pela distância do continente. As relações espécies-área também não podem ser generalizadas para todos os táxons. Os fragmentos encolhem com os efeitos de borda e a matriz serve como um filtro seletivo para a passagem das espécies de um fragmento a outro, não sendo uma barreira absoluta (FAHRIG, 2003; PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006).

2.3.2 Dinâmica de metapopulações

Durante o processo de fragmentação, a população de uma espécie que estava vivendo ao longo de um hábitat contínuo termina separando-se, com a perda dessa área, ficando isolada espacialmente em remanescentes do hábitat que antes era contínuo. Neste contexto, esta população é, de fato, uma metapopulação, ou seja, um conjunto de subpopulações que se encontram isoladas espacialmente em fragmentos de hábitat e unidas funcionalmente por fluxos biológicos (emigração e imigração) (GOTELLI, 2009; HANSKI, 1998).

Assim, para que haja uma metapopulação efetiva, é necessário que os indivíduos que a compõem sejam capazes de dispersar livremente entre um fragmento e outro, apresentando certa frequência de movimentos. A dinâmica de uma metapopulação como um todo é determinada em grande parte pela taxa de

extinção de cada subpopulação e pela taxa de colonização de fragmentos inabitáveis (HANSKI, 1998; PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006).

2.4 Teoria da biogeografia de ilhas e o planejamento de reservas

A ideia de conservar a natureza e preservar a biodiversidade nem sempre esteve presente, porém, desde a Antiguidade, ela vem se transformando e se desenvolvendo. Frente às atuais ameaças à diversidade biológica do planeta Terra esta ideia de conservação se intensificou.

Assim, o estabelecimento de espaços especialmente protegidos é uma das ferramentas mais utilizadas atualmente para a conservação da natureza. A criação de reservas ou áreas protegidas trata de separar algumas porções do território e limitar o uso da terra e dos recursos naturais. Porém, a implementação de tal estratégia tem enfrentado inúmeros desafios, sendo necessário, dessa forma, realizar um maior número de estudos envolvendo esta questão (BENSUNSAN, 2006).

De acordo com o mesmo autor, cerca de 100 mil áreas são protegidas mundialmente, cobrindo aproximadamente 18 milhões de km² (3,4% da superfície do planeta), estando incluídos neste número tanto ambientes terrestres como marinhos. Tratando somente de ambientes terrestres, tem-se 11,5% da superfície terrestre do planeta protegida. Dos 10.392.000 km² de floresta tropical úmida mundial, apenas 2.471.000 encontra-se em áreas protegidas, ou seja, apenas 23,8%. No Brasil, atualmente, 10,52% da superfície do país está coberta por unidades de conservação, sendo 6,34% de proteção integral e 3,53% de uso sustentável.

A Teoria da Biogeografia de Ilhas, na década de 1960, gerou bases teóricas para a década seguinte sobre os critérios de alocação e desenho de reservas. Usando esta teoria como base, Diamond (1975) reconheceu a aplicação

potencial do trabalho de MacArthur e Wilson para a conservação e propôs que as reservas naturais fossem consideradas como ilhas com taxas de extinção previsíveis. Como as unidades de conservação eram criadas mais por conveniência do que por considerações biológicas, Diamond obteve recomendações a partir desta teoria para o planejamento e o desenho de reservas.

Algumas dessas recomendações gerais para o planejamento de reservas biológicas foram sistematizadas por Shafer (1990) e por Pires, Fernandez e Barros (2006). São elas:

- a) uma reserva grande é melhor do que uma pequena, pois quanto mais área florestal é preservada mais espécies são mantidas fora do risco de extinção;
- b) uma reserva grande pode ser melhor do que várias pequenas que totalizem a mesma área, pois oferecem maiores possibilidades de preservação para a maior parte das espécies, minimizando os efeitos de borda, abrigando mais espécies e apresentando maior diversidade de habitats. Entretanto, na maior parte das vezes, uma reserva pode ser planejada dentro de contexto regional, de ecossistema a ser protegido, bacia hidrográfica ou conjunto de montanhas;
- c) reservas pequenas podem ser muito úteis em sistemas de reservas, pois podem incluir uma grande variedade de tipos de habitats, servir para diminuir a distância entre reservas maiores, abrigar subpopulações da fauna regional, mais populações de espécies raras e podem ser protegidas mais facilmente. O estabelecimento de mais reservas, mesmo que pequenas, evitaria que uma única força catastrófica viesse a destruir populações inteiras;
- d) reservas circulares são melhores que reservas alongadas ou de forma irregular porque minimizam a relação borda/área e o centro destas encontra-se mais distante das bordas;

- e) reservas ligadas por corredores são melhores que as que não têm ligação entre si. Porém, devem-se levar em conta as necessidades ecológicas das espécies em questão e a existência prévia de vegetação nativa que possa servir a este propósito;
- f) em circunstâncias ideais, as reservas devem ter o tamanho mínimo para abrigar as espécies mais exigentes, sejam exigências de área total ou qualidade de hábitat. Dessa forma protegem-se as espécies menos exigentes de forma indireta;
- g) o desenho e o manejo de reservas naturais devem ser vistos em perspectiva regional. O planejamento regional de reservas precisa levar em conta o crescimento populacional e as condições econômicas e sociais nas áreas adjacentes a reserva.

2.5 A importância dos estudos em longo prazo para o real conhecimento das consequências do processo de fragmentação

Várias questões dentro da biologia da conservação e envolvendo o processo de fragmentação precisam ser respondidas. Precisamos saber quantas espécies serão perdidas com a fragmentação ou quantos hectares são necessários para manter determinado número de espécies, quantas populações serão mantidas em um ambiente fragmentado e quantos indivíduos são necessários para a persistência da população. Precisamos entender como as espécies respondem a uma paisagem fragmentada e o que pode ser feito para minimizar os impactos da fragmentação sobre a diversidade biológica. Se não respondermos a todas estas questões ficaremos longe de alcançar os objetivos da conservação de espécies, populações e/ou comunidades (PAGLIA; FERNANDEZ; MARCO JR., 2006).

Porém, muitas dinâmicas ecológicas ocorrem ao longo de uma escala temporal, que vai além da duração dos experimentos ou das observações convencionais realizadas nas pesquisas em geral (FUKAMI; WARDLE, 2005). Aprender e entender os processos que governam a estrutura de comunidades em escala espacial, assim também como sua dinâmica ao longo do tempo, são objetivos centrais no estudo da biodiversidade. Uma maneira de aprender sobre estas dinâmicas e conhecer o nível de variação em uma comunidade é avaliar se os seus membros (espécies) continuam presentes através do tempo ou se sua abundância permanece constante (MAGURRAN; PHILIP, 2001).

Atualmente, observa-se um aumento na necessidade de se fazer predições científicas sobre as consequências em longo prazo das influências antrópicas no funcionamento de ecossistemas (FUKAMI; WARDLE, 2005). Por isso os estudos em longo prazo para entender os efeitos do processo de fragmentação na biodiversidade são tão importantes. Ewers e Didham (2005) relatam que muitos efeitos da fragmentação são mascarados ou confundidos por outros efeitos, pois estes, geralmente, operam em uma grande escala temporal e espacial. Estes autores também relatam que os efeitos da fragmentação podem levar muitas décadas para serem expressos.

Existem poucos estudos que investigam os efeitos da fragmentação ao longo do tempo (DEBINSKY; HOLT, 2000) e isso pode acontecer devido às dificuldades práticas e logísticas de repetir a amostragem no mesmo lugar, usando a mesma metodologia (QUINTERO; HALFFTER, 2009).

2.6 Os besouros da subfamília Scarabaeinae

A subfamília Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae) é representada por besouros conhecidos popularmente como rola-bosta. São também reconhecidos pelo comportamento característico que algumas espécies

apresentam de confeccionar, rolar e enterrar pequenas porções de massas fecais em forma de esfera, que servirão como substrato para a postura dos ovos e alimento para a prole (HALFFTER; MATTHEWS, 1966). Esta subfamília apresenta cerca de 5.000 espécies descritas mundialmente (HANSKI; CAMBEFORT, 1991), sendo altamente diversos na faixa tropical (HALFFTER; MATTHEWS, 1996). No Brasil são conhecidas mais de 600 espécies de escarabeíneos, das quais mais de um terço são endêmicas (VAZ-DE-MELLO, 2000).

Os escarabeíneos são detritívoros e utilizam principalmente fezes, carcaças e frutos em decomposição como recurso alimentar e para nidificação. A alimentação e a reprodução de grande parte das espécies envolvem a alocação dos recursos alimentares para o interior de galerias escavadas no solo (HALFFTER; MATTHEWS, 1966). Esse comportamento faz com que os escarabeíneos sejam importantes na manutenção e na regulação de ecossistemas, pois promovem a remoção e o reingresso de matéria orgânica no solo. Estes besouros são, em parte, responsáveis pela ciclagem de nutrientes de ambientes florestais e savânicos, pelo aumento da aeração e fertilidade do solo, pela dispersão secundária de sementes e pelo controle biológico de dípteros e nematódeos, alguns, inclusive, de importância veterinária (HALFFTER; MATTHEWS, 1966; KOLLER et al., 2007; NICHOLS et al., 2008).

Além da participação em uma série de processos ecológicos, este grupo também tem sido considerado um bom bioindicador da qualidade ambiental, pois são sensíveis e respondem rapidamente às mudanças ambientais através de alterações na riqueza de espécies, distribuição de abundância, composição específica e na estrutura das guildas. Outras características que os fazem bons bioindicadores são: i) apresentar uma comunidade bem definida em termos taxonômicos e funcionais; ii) ser um grupo bastante diverso e abundante; iii) ser constituído por espécies que apresentam características variadas e iv) ser um

grupo de amostragem fácil e de baixo custo (GARDNER et al., 2008a; HALFFTER; FAVILA, 1993; LARSEN; LOPERA; FORSYTH, 2006; NICHOLS et al., 2007). Todas estas potencialidades os colocam como um táxon modelo para pesquisas na área de biodiversidade e conservação (SPECTOR, 2006).

Já foi documentado que a comunidade de Scarabaeinae é influenciada por diversos fatores, como estrutura da vegetação (ALMEIDA; LOUZADA, 2009; ANDRESEN, 2003; FILGUEIRAS; IANUZZI; LEAL, 2011; HALFFTER; ARELLANO, 2002), tipo de solo (HANSKI; CAMBEFORT, 1991; OSBERG; DOUBE; HANRAHAN, 1994), fragmentação (FEER; HINGRAT, 2005; FILGUEIRAS; IANUZZI; LEAL, 2011; KLEIN, 1989; LARSEN; LOPERA; FORSYTH, 2008), diferentes sistemas de uso da terra (GARDNER et al., 2008b; JACOBS et al., 2010) e altitude (ESCOBAR; HALFFTER; ARELLANO, 2007).

Esses besouros são considerados importantes em estudos de fragmentação florestal, uma vez que os recursos alimentares utilizados por este grupo provêm de organismos que são fortemente afetados pela fragmentação, como diversidade de árvores, populações de primatas e outros mamíferos de grande porte e pássaros (ANDRESEN; FEER, 2005; ESTRADA et al., 1998; LUMARET; KADIRI; BERTRAND, 1992). Além disso, os seus recursos alimentares estão distribuídos de maneira bastante desigual no tempo e no espaço, o que pode aumentar a probabilidade de extinção destes besouros (TERBORGH; WINTER, 1980). Ainda, as espécies de escarabeíneos que vivem em ambientes florestais são extremamente estenotópicas, evitando os ambientes abertos, o que reforça a ideia da matriz como uma barreira para a dispersão (HOWDEN; NEALIS, 1975; KLEIN, 1989). Barlow et al. (2010) já documentaram a existência de espécies altamente especialistas que só são coletadas a mais de 2,5 km no interior de florestas. Por isso, os escarabeíneos

têm sido amplamente utilizados em estudos de biodiversidade nas florestas tropicais fragmentadas, já que são sensíveis a mudanças geradas por atividades humanas e apresentam importância funcional nos ecossistemas tropicais (FAVILA; HALFFTER, 1997; HALFFER; MATTHEWS, 1966).

Em vários estudos já foi demonstrado que os Scarabaeinae são afetados negativamente pela fragmentação (e.g: FEER; HINGRAT, 2005; KLEIN, 1989; LARSEN; LOPERA; FORSYTH, 2008; NICHOLS et al., 2007), sendo a perda de área e o isolamento dois fatores que influenciam a comunidade destes besouros (FILGUEIRAS; IANUZZI; LEAL, 2011; LARSEN; LOPERA; FORSYTH, 2008; NYEKO, 2009).

Porém, os únicos estudos nos quais foi utilizado este grupo bioindicador para verificar os efeitos em longo prazo dos processos de fragmentação foram os de Quintero e Roslin (2005) e de Quintero e Halffter (2009).

REFERÊNCIAS

- 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**, Londrina, v. 38, n. 1, p. 32-43, fev. 2009.
- ANDRESEN, E. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. **Ecography**, Copenhagen, v. 26, n. 1, p. 87-97, fev. 2003.
- ANDRESEN, E.; FEER, F. The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. In: FORGET, P. M.; LAMBERT, J. E.; HULME, P. E.; VANDER WALL, S. B. (Eds.). **Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment**, Wallingford: CABI Publishing, 2005. p. 331-349.
- ATMAR, W.; PATTERSON, B. D. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitats. **Oecologia**, Berlin, v. 96, n. 3, p. 373-382, dez. 1993.
- BARLOW, J.; LOUZADA, J.; PARRY, L.; HERNÁNDEZ, M. I. M.; HAWES, J.; PERES, C. A.; VAZ-DE-MELLO, F. Z.; GARDNER, T. Improving the design and management of forest strips in human-dominated tropical landscapes: a field test on Amazonian dung beetles. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 47, n. 4, p. 779-788, ago. 2010.
- BENNET, A. F. **Linkages in the landscape**: The role of corridors and connectivity in wildlife conservation. Gland, Switzerland and Cambridge: IUCN, 2003. 254 p.
- BENSUNSAN, N. **Conservação da biodiversidade em áreas protegidas**. Rio de Janeiro: Editora FGV, 2006. 176 p.
- BIEREGAARD, R. O. J.; LOVEJOY, T. E.; KAPOV, V.; SANTOS, A. A.; HUTCHINGS, R. W. The biological dynamics of tropical rainforest fragments. **BioScience**, Washington, v. 42, n. 11, p. 859-866, dez. 1992.

CHETKIEWICZ, C. L. B.; CLAIR, C. C.; BOYCE, M. S. Corridors for conservation: integrating pattern and process. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, Palo Alto, v. 37, p. 317-342, ago. 2006.

COLLINGE, S. K. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. **Landscape and Urban Planning**, Amsterdam, v. 36, n. 1, p. 59-77, out. 1996.

CONNOR, E. F.; MCCOY, E. The statistics and biology of the species-area relationship. **American Naturalist**, Chicago, v. 113, n. 6, p. 791-833, jun. 1979.

DAVIS, A. L. V.; PHILIPS, T. K. Regional fragmentation of rain forest in West Africa and its effect on local dung beetle assemblage structure. **Biotropica**, Washington, v. 41, n. 2, p. 215-220, mar. 2009.

DEAN, W. **With Broadax and Firebrand**: The destruction of the Brazilian Atlantic Forest. California: University of California Press, 1997. 485 p.

DEBINSKI, D. M.; HOLT, R. D. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. **Conservation Biology**, Boston, v. 14, n. 2, p. 342-355, abr. 2000.

DESOUZA, O.; SCHOEREDER, J. H.; BROWN, V.; BIERREGAARD, R. O. A theoretical overview of the processes determining species richness in forest fragments. In: BIERREGAARD, R. O.; GASCON, C.; LOVEJOY, T.; MESQUITA, R. (Eds.). **Lessons from Amazonia**: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven & London: Yale University Press, 2001. p. 13-21.

DIAMOND, J. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. **Biological Conservation**, Essex, v. 7, n. 2, p. 129-145, fev. 1975.

DIDHAM, R. K. J.; GHAZOUL, N. E.; DAVIS, A. J. Insects in fragmented forests: a functional approach. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 11, n. 6, p. 255-260, jun. 1996.

ESCOBAR, F.; HALFFTER, G.; ARELLANO, L. From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. **Ecography**, Copenhagen, v. 30, n. 2, p. 193-208, abr. 2007.

ESTRADA, A.; COATES-ESTRADA, R.; ANZURES, A.; CAMMARANO, P. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 14, n. 4, p. 557-593, jul. 1998.

EWERS, R. M.; DIDHAM, R. K. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 81, n. 4, p.117-142, nov. 2006.

FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, Palo Alto, v. 34, p. 487-515, ago. 2003.

FAVILA.; M. E.; HALFFTER, G. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. **Acta Zoológica Mexicana**, México, v. 72, p. 1-25, 1997.

FEER, F.; HINGRAT, Y. Effects of forest fragmentation on a dung beetle community in French Guiana. **Conservation Biology**, Boston, v. 19, n. 4, p. 1103-1112, ago. 2005.

FILGUEIRAS, B. K. C.; IANNUZZI, L.; LEAL, I. R. Habitat fragmentation alters the structure of dung beetles communities in the Atlantic Forest. **Biological Conservation**, Essex, v. 144, n. 1, p. 362 – 369, jan. 2011.

FISCHER, J.; LINDENMAYER, D. B. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 16, n. 3, p. 265-280, maio. 2007.

FUKAMI, T.; WARDLE, D. A. Long-term ecological dynamics: reciprocal insights from natural and anthropogenic gradients. **Proceedings of the Royal Society Biological Sciences**, London, v. 272, n. 1577, p. 2105-2115, out. 2005.

GARDNER, T. A.; BARLOW, J.; ARAUJO, I. S.; ÁVILA-PIRES, T. C.; BONALDO, A. B.; COSTA, J. E.; ESPOSITO, M. C.; FERREIRA, L. V.; HAWES, J.; HERNANDEZ, M. I. M.; HOOGMOED, M. S.; LEITE, R. N.; LOMAN-HUNG, N. F.; MALCOLM, J. R.; MARTINS, M. B.; MESTRE, L. A. M.; MIRANDA-SANTOS, R.; OVERAL, W. L.; PARRY, L.; PETERS, S. L.; RIBEIRO-JUNIOR, M. A.; SILVA, M. N. F.; MOTTA, C. S.; PERES, C. A. The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. **Ecology Letters**, Oxford, v. 11, n. 9, p. 139-150, set. 2008a.

GARDNER, T. A.; HERNÁNDEZ, M. I. M.; BARLOW, J.; PERES, C. A. Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 45, n. 3, p. 883-893, jun. 2008b.

GASCON, C.; WILLIAMSON, G. B.; FONSECA, G. A. B. Receding forest edges and vanishing reserves. **Science**, Washington, v. 288, n. 5470, p. 1356-1358, maio. 2000.

GASH, J. H. C.; NOBRE, C. A. Climatic effects of Amazonian deforestation: some results from ABRACOS. **Bulletin of the American Meteorological Society**, Boston, v. 78, n. 5, p. 823-830, maio. 1997.

GEIST, H. J.; LAMBIN, E. F. Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. **Bioscience**, Washington, v. 52, n. 2, p. 143-150, fev. 2002.

GOTELLI, N. J. **Ecologia**. 4 ed. Londrina: Editora Planta, 2009. 287 p.

HALFFTER, G.; ARELLANO, L. Response of dung beetles diversity to human-induced changes in a tropical landscape. **Biotropica**, Washington, v. 34, n. 1, p. 144-154, mar. 2002.

HALFFTER, G.; FAVILA, M. E. The Scarabaeidae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. **Biology International**, Paris, v. 27, p. 15-21, jul. 1993.

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

HANSKI, I. Metapopulation dynamics. **Nature**, London, v. 396, n. 6706, p. 41-49, nov. 1998.

HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. **Dung Beetle Ecology**. Princeton: Princeton University Press, 1991. 481 p.

HANSKI, I.; GILPIN, M. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. **Biological Journal of the Linnean Society**, London, v. 42, n. 1/2, p. 3-16, jan. 1991.

HANSSON, L. Dispersal and connectivity in metapopulations. **Biological Journal of the Linnean Society**, London, v. 42, n. 1/2, p. 89-113, jan. 1991.

HARRIS, L. D. **The fragmented forest island biogeography theory and the preservation of biotic diversity**. Chicago: The University of Chicago Press, 1984. 211 p.

HERNANDEZ, M. I. M.; VAZ-DE-MELLO, F. Z. Seasonal and spatial richness variation of dung beetle (Coleoptera, Scarabaeidae *s. str.*) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 53, n. 4, p. 607 – 613, dez. 2009.

HOBBS, R. J. The role of corridors in conservation: Solution or Bandwagon? **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 7, n. 11, p. 389-392, nov. 1992.

HOWDEN, H. F.; NEALIS, V. G. Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). **Biotropica**, Washington, v. 7, n. 2, p. 77-85, jul. 1975.

HUGGET, R. J. **Geocology: an evolutionary approach**. New York: Routledge, 1995. 320 p.

JACOBS, C. T.; SCHOLTZ, C. F.; ESCOBAR, F.; DAVIS, A. How might intensification of farming influence dung beetle diversity (Coleoptera: Scarabaeidae) in Maputo Special Reserve (Mozambique)? **Journal of Insect Conservation**, Dordrecht, v. 14, n. 4, p. 389-399, ago. 2010.

KLEIN, B. C. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. **Ecology**, Tempe, v. 70, n. 6, p. 1715-1725, dez. 1989.

KOLLER, W. W.; GOMES, A.; RODRIGUES, S. R.; GOIOZO, P. F. I. Scarabaeidae e Aphodiidae coprófagos em pastagens cultivadas em área do cerrado sul-mato-grossense. **Revista Brasileira de Zootecias**, Juiz de Fora, v. 9, n. 1, p. 81-93, jun. 2007.

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

LARSEN, T. H.; LOPERA, A.; FORSYTH, A. Understanding trait-dependent community disassembly: dung beetles, density functions, and forest fragmentation. **Conservation Biology**, Boston, v. 22, n. 5, p. 1288-1298, out. 2008.

LAURANCE, W. F. Forest-climate interactions in fragmented tropical landscapes. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, London, v. 359, n. 1443, p. 345-352, mar. 2004.

LAURANCE, W. F. Have we overstated the tropical biodiversity crisis? **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 22, n. 2, p. 65-70, set. 2006.

LAURANCE, W. F. Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. **Biological Conservation**, Essex, v. 141, n. 7, p. 1731-1744, jul. 2008.

LAURANCE, W. F.; ALBERNAZ, A. K. M.; SCHROTH, G.; FEARNSIDE, P. M.; VENTINCINQUE, E.; DA COSTA, C. Predictors of deforestation in the Brazilian Amazon. **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 29, n. 5/6, p. 737-748, maio/jun. 2002b.

LAURANCE, W. F.; BIERREGAARD, R. O. **Tropical forests remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities**. Chicago: University of Chicago Press, 1997. 592 p.

LAURANCE, W. F.; LOVEJOY, T. E.; VASCONCELOS, H. L.; BRUNA, E. M.; DIDHAM, R. K.; STOUFFER, P. C.; GASCON, C.; BIERREGAARD, R. O.; LAURANCE, S. G.; SAMPAIO, E. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. **Conservation Biology**, Boston, v. 16, n. 3, p. 605-618, jun. 2002a.

LEIDNER, A. K.; HADDAD, N. M.; LOVEJOY, T. E. Does tropical forest fragmentation increase long-term variability of butterfly communities? **PLoS ONE**, Cambridge, v. 5, n. 3, p. 1-8, mar. 2010.

LEVINS, R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. **Bulletin of the Entomological Society of America**, Washington, v. 15, n. 3, p. 237-240, set. 1969.

LEWIS, O. T. Biodiversity change and ecosystem function in tropical forests. **Basic and Applied Ecology**, Jena, v. 10, n. 2, p. 97-102, mar. 2009.

LOUZADA, J. N. C.; DESOUZA, O. F. F. Ecologia de paisagens tropicais: fragmentação de ecossistemas e a conservação de espécies de Scarabaeidae. In: VAZ-DE-MELLO, F. Z.; OLIVEIRA, L. J.; LOUZADA, J. N. C.; SALVADORI, J. R.; ESCOBAR, F. (Eds.). **Memórias da IV Reunião Latino-Americana de Scarabaeoidologia**. Londrina: Embrapa-Soja, 1999. p. 21-27

LUMARET, J. P.; KADIRI, N.; BERTRAND, M. Changes in resources: consequences for the dynamics of dung beetle communities. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 29, n. 2, p. 349-356, 1992.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The theory of island biogeography**. Princeton: Princeton University Press, 1967. 203 p.

MAGURRAN, A. E.; PHILIP, D. A. T. Implications of species loss in freshwater fish assemblages. **Ecography**, Copenhagen, v. 24, n. 6, p. 645-650, dez. 2001.

MAGURRAN, A. E.; BAILLIE, S. R.; BUCKLAND, S. T.; DICK, J. M.; ELSTON, D. A.; SCOTT, E. M.; SMITH, R. I.; SOMERFIELD, P. J.; WATT, A. D. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. **Trends in ecology and evolution**, Amsterdam, v. 25, n. 10, p. 574-582, out. 2010.

MAYAUX, P.; HOLMGREN, P.; ACHARD, F.; EVA, H.; STIBIG, H. J.; BRANTHOMME, A. Tropical forest cover change in the 1990s and options for future monitoring. **Philosophical Transactions of the Royal Society, Biological Sciences**, London, v. 360, p. 373-384, fev. 2005.

MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 10, n. 2, p. 58-62, fev. 1995.

MYERS, N. **The primary source**: tropical forests and our future. New York: WW Norton & Co, 1984. 256 p.

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

NICHOLS, E.; LARSEN, T.; SPECTOR, S.; DAVIS, A. L.; ESCOBAR, F.; FAVILA, M.; VULINEC, K. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analyses. **Biological Conservation**, Essex, v. 137, n. 1, p. 1-19, jun. 2007.

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

NOSS, R. F. A regional landscape approach to maintain biodiversity. **BioScience**, Washington, v. 33, n. 11, p. 700-706, dez. 1983.

NYEKO, P. Dung beetle assemblages and seasonality in primary forest and forest fragments on agricultural landscape in Budongo, Uganda. **Biotropica**, Washington, v. 41, n. 4, p. 476-484, jul. 2009.

OLIFIERS, N.; CERQUEIRA, R. Fragmentação de habitat: Efeitos históricos e Ecológicos. In: ROCHA, C. F. D.; BERGALLO, H. G.; SLUYS, M. V.; ALVES, M. A. S. (Eds.). **Biologia da Conservação: Essências**. São Paulo: Rima Editora, 2006. p. 261-279.

OSBERG, D. C.; DOUBE, B. M.; HANRAHAN, S. A. Habitat specificity in African dung beetles: the effect of soil type on the survival of dung beetle immatures (Coleoptera: Scarabaeidae). **Tropical Zoology**, Firenze, v. 7, n. 1, p. 1-10, 1994.

PAGLIA, A. P.; FERNANDEZ, F. A. S.; MARCO JR., P. Efeitos da fragmentação de habitats: quantas espécies, quantos indivíduos, e serão eles suficientes? In: ROCHA, C. F. D.; BERGALLO, H. G.; SLUYS, M. V.; ALVES, M. A. S. (Eds.). **Biologia da Conservação: Essências**. São Paulo: Rima Editora, 2006. p. 281-316.

PATON, P. W. C. The effect of edge on avian nest success: How strong is the evidence? **Conservation Biology**, Boston, v. 8, n. 1, p. 17-26, mar. 1994.

PIRES, M. A. S.; FERNANDEZ, F. A. S.; BARROS, C. S. Vivendo em um mundo em pedaços: efeitos da fragmentação florestal sobre comunidades e populações animais. In: ROCHA, C. F. D.; BERGALLO, H. G.; SLUYS, M. V.; ALVES, M. A. S. (Eds.). **Biologia da Conservação: Essências**. São Paulo: Rima Editora, 2006. p. 231-260.

PRESTON, F. W. The canonical distribution of commonness and rarity: part I. **Ecology**, Tempe, v. 43, n. 2, p. 185-215, abr. 1962.

QUINTERO, I.; HALFFTER, G. Temporal changes in a community of dung beetles (Insecta: Coleoptera: Scarabaeinae) resulting from the modification and fragmentation of tropical rain forests. **Acta Zoológica Mexicana**, México, v. 25, n. 3, p. 625-649, 2009.

QUINTERO, I.; ROSLIN, T. Rapid recovery of dung beetle communities following habitat fragmentation in Central Amazonia. **Ecology**, Tempe, v. 86, n. 12, p. 3303-3311, dez. 2005.

RANTA, P.; BLOM, T.; NIEMELA, J.; JOENSUU, E.; SIITONEN, M. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. **Biodiversity and Conservation**, London, v. 7, n. 3, p. 385-403, mar. 1998.

RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining Forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, Essex, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, jun. 2009.

RODRIGUES, R. R.; LIMA, R. A. F.; GANDOLFI, S.; NAVE, A. G. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Conservation**, Essex, v. 142, n. 6, p. 1242-1251, jun. 2009.

ROSENBERG, D. K.; NOON, B. R.; MESLOW, E. C. Biological corridors: form, function, and efficacy. **BioScience**, Washington, v. 47, n. 10, p. 677-687, nov. 1997.

SALA, O. E.; CHAPIN, F. S.; ARMESTO, J. J.; BERLOW, E.; BLOOMFIELD, J.; DIRZO, R.; HUBER-SANWALD, E.; HUENNEKE, L. F.; JACKSON, R. B.; KINZIG, A. LEEMANS, R.; LODGE, D. M.; MOONEY, H. A.; OESTERHELD, M.; POFF, N. L.; SYKES, M. T.; WALKER, B. H.; WALKER, M.; WALL, D. H. Global biodiversity scenarios for the year 2100. **Science**, Washington, v. 287, n. 287, p. 1770-1774, mar. 2000.

SHAFER, C. L. **Nature reserves: island theory and conservation practice**. Washington: Smithsonian Institution Press, 1990. 189 p.

SIMBERLOFF, D.; FARR, J.A.; COX, J.; MEHLMAN, D. W. Movement corridors: Conservation bargains or poor investments? **Conservation Biology**, Boston, v. 6, n. 4, p. 493-504, dez. 1992.

SPECTOR, S. Scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. **The Coleopterists Bulletin**, Washington, v. 60, n. 5, p. 71-83, dez. 2006.

TERBORGH, J. W.; WINTER, B. Some causes of extinction. In: SOULÉ, B. A.; WILCOX, B. A. (Eds.). **Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective**. Massachusetts: Sinauer Associates Inc, 1980. p. 119 – 133.

TURNER, I. M. Species loss in fragments of tropical rain forest: A review of evidence. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 33, n. 2, p. 200-209, ago. 1996.

TURNER, M. G.; COLLINS, S. T.; LUGO, A. E.; MAGNUSON, J. J.; RUPP, T. S.; SWANSON, F. J. Disturbance dynamics and ecological response: the contribution of long-term ecological research. **BioScience**, Washington, v. 53, n. 1, p. 46-56, jan. 2003.

VAZ-DE-MELLO, F. Z. Estado atual de conhecimento dos Scarabaeidae *s. str.* (Coleoptera: Scarabaeoidea) do Brasil. **Monografias Terceiro Milênio**, Zaragoza, v. 1, p. 183-195, 2000.

WHITMORE, T. C. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. In: LAURANCE, W. F.; BIERREGAARD, R. O. (Eds.). **Tropical forests remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities**. Chicago: University of Chicago Press, 1997. p. 3 – 12.

WILCOVE, D. S.; MCLELLAN, C. H.; DOBSON, A. P. Habitat fragmentation in the temperate zone. In: SOULÉ, M. E. (Ed.). **Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity**. Sunderland: Sinauer Associates, 1986. p. 237-256.

WILCOX, B. A.; MURPHY, D. D. Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. **American Naturalist**, Chicago, v. 125, n. 6, p. 879-887, jun. 1985.

WILLIAMS, C. B. **Patterns in the balance of nature**. New York: New York Academic Press, 1964. 324 p.

CAPÍTULO 2

Dinâmica temporal da comunidade de besouros Scarabaeinae em fragmentos de floresta Atlântica

RESUMO

Os efeitos do processo de fragmentação já são bastante conhecidos. Por exemplo, sabe-se que a redução de área e o isolamento são dois fatores que afetam negativamente a estrutura de comunidades. Porém, são poucas as informações disponíveis sobre os impactos que a fragmentação tem sobre as comunidades biológicas ao longo do tempo. Para determinar se houve mudanças na riqueza e na composição das espécies de besouros Scarabaeinae presentes em fragmentos de Floresta Atlântica, dados obtidos por meio de coletas realizadas nos anos de 1994, 1995, 1996 e 2010 foram comparados. Durante o verão de cada um destes anos, os mesmos fragmentos florestais foram amostrados, utilizando-se a mesma metodologia de coleta. Os remanescentes estudados variavam em relação à sua área e ao grau de isolamento. A riqueza de espécies obtida na paisagem e na maioria dos fragmentos permaneceu constante ao longo do tempo, mesmo após a regeneração de alguns remanescentes pequenos, mas a composição sofreu variação temporal. O número de espécies de escarabeíneos e a porcentagem das espécies restritas de floresta aumentaram à medida que o tamanho dos fragmentos aumentava e que o isolamento diminuía. A porcentagem de espécies generalistas respondeu de forma contrária, sendo maior nos remanescentes menores e mais isolados. Estes padrões permaneceram constantes com o passar dos anos. Os fragmentos de maior tamanho foram os únicos que sustentaram espécies exclusivas ao longo do tempo. O sistema fragmentado apresentou sempre o mesmo padrão de aninhamento, com fragmentos pequenos e mais isolados contendo subamostras das espécies encontradas no remanescente maior e mais rico. Remanescentes pequenos demonstraram grande instabilidade, não sendo capazes de sustentar em seu interior nem mesmo as espécies mais comuns em âmbito de paisagem. Estes resultados corroboram o fato de que ambientes fragmentados são hiperdinâmicos em relação à troca de espécies. Remanescentes de maior tamanho e de menor isolamento devem ser o foco das atenções nas estratégias de conservação, já que apresentam maior riqueza e são habitats insubstituíveis para os escarabeíneos especialistas de floresta, que são mais sensíveis aos efeitos da fragmentação. O contexto da paisagem é um aspecto de suma importância ao se pensar na

regeneração de fragmentos pequenos. As informações fornecidas neste trabalho apresentam grandes implicações para a prática de conservação.

Palavras-chave: Relação espécie-área. Isolamento. Efeitos em longo prazo. Paisagens fragmentadas. Conservação.

ABSTRACT

The deleterious effects of the forest fragmentation are well known. It is recognized that area reduction and isolation are two main factors that negatively affect the structure of communities. However, there is little available information about the long term impacts of fragmentation on biological communities. To determine if there were changes in richness and species composition of Scarabaeinae beetles present in Atlantic Forest fragments, data from samplings carried out in the summer of the years of 1994, 1995, 1996 and 2010, were compared. During each period the same forest fragments were sampled using the same survey methodology. The forest remnants varied in relation to their area and isolation degree. The species richness obtained in both landscape and fragments level remained constant over time, even after the vegetation recovering of some small remnants. However, the species composition showed strong temporal variation. The richness of dung beetles and the percentage of forest specialists increased as the fragments size increased and isolation decreased. The percentage of generalist species was higher in smaller and more isolated remnants. These patterns remained stable over the years. The larger fragments were the only ones to sustain forest exclusive species over time. The fragmented system exhibited always the same nested pattern, with smaller and more isolated fragments containing subsets of the species found in the largest and richest remnant. Further, small remnants showed great instability, not being able to sustain in their interior even the most common species found in landscape level. These results corroborate the fact that fragmented environments are hyperdynamic regarding the species turnover, that larger and less isolated remnants should be the focus of attention in conservation strategies, since they present higher richness and are irreplaceable habitats for forest specialist dung beetles, that are more sensitive to fragmentation effects, and that landscape context is an important aspect to be considered in the regeneration of small fragments. The information provided by this study have important implications for conservation practices.

Keywords: Specie-area relationship. Isolation. Long term effects. Fragmented landscapes. Conservation.

1 INTRODUÇÃO

A modificação de paisagens naturais pelo homem, em função da implantação de atividades econômicas, representa uma grande ameaça para a biodiversidade (LAURANCE; BIERREGAARD, 1997; LAURANCE et al., 2002; TURNER, 1996). Uma inevitável consequência desta modificação é a fragmentação florestal, que se refere à divisão de grandes extensões de floresta em fragmentos menores (FAHRIG, 2003). Neste contexto, as espécies que sobrevivem nos remanescentes florestais se deparam com um ambiente completamente modificado, de área total reduzida, maior isolamento e circundado por sistemas antropizados (EWERS; DIDHAM, 2006).

A fragmentação geralmente afeta negativamente a riqueza de espécies e fragmentos pequenos e mais isolados apresentarão uma menor riqueza em relação a fragmentos maiores e com menor isolamento (DEBINSKI; HOLT, 2000; LAURANCE et al., 2002; RICKLEFS; LOVETTE, 1999; TURNER, 1996). Contudo, esta resposta varia de acordo com o táxon estudado, podendo este ser beneficiado ou neutralmente influenciado pela fragmentação (DESOUZA et al., 2001; LAURANCE et al., 2002; YAACOBI; ZIV; ROSENZWEIG, 2007). Dentro de um mesmo táxon, as espécies também podem ser afetadas de maneiras distintas pelos efeitos da fragmentação (DAVIES; MARGULES; LAWRENCE, 2000). As especialistas em relação ao hábitat, por exemplo, são espécies particularmente sensíveis à perda de área e ao isolamento (DEBINSKI; HOLT, 2000; KRAUSS; STEFFAN-DEWENTER; TSCHARNTKE, 2003; LARSEN; LOPERA; FORSYTH, 2008).

Além disso, sistemas fragmentados frequentemente exibem um elevado aninhamento nos padrões de distribuição de espécies, nos quais remanescentes com uma menor riqueza contêm subamostras das espécies encontradas nos fragmentos mais ricos (ATMAR; PATTERSON, 1993; PATTERSON, 1987).

Existe um grande conjunto de informações sobre os efeitos espaciais do processo de fragmentação, porém, apenas poucos estudos examinaram estes efeitos em longa escala temporal (DEBINSKI; HOLT, 2000; MCGARIGAL; CUSHMAN, 2002). Trabalhos desta natureza são de extrema importância devido à crescente necessidade de reduzir a perda da biodiversidade (MAGURRAN et al., 2010). Para tanto, é necessário monitorar paisagens fragmentadas ao longo do tempo, a fim de conhecer a dinâmica das comunidades que vivem nestas paisagens e, dessa forma, obter informações para desenvolver programas de conservação (FUKAMI; WARDLE, 2005; TURNER et al., 2003;).

Sabe-se que habitats fragmentados são hiperdinâmicos, apresentando uma grande variação na diversidade e composição de espécies ao longo do tempo. Contudo, fragmentos pequenos e isolados apresentam um dinamismo muito maior quando comparados com fragmentos de maior tamanho e menor isolamento (LAURANCE, 2002). O hiperdinamismo encontrado pode aumentar marcadamente o risco de extinção das populações (LAURANCE, 2002) e, apesar de também poder gerar mudanças no grau de aninhamento do sistema fragmentado, Patterson (1990) não encontrou diferenças neste padrão ao longo do tempo.

Os besouros da subfamília Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) têm sido amplamente utilizados em estudos que investigam os efeitos do processo de fragmentação (e.g. ANDRESEN, 2003; DAVIS; PHILIPS, 2009; ESTRADA *et al.*, 1998; FEER; HINGRAT, 2005), já que estes organismos são bons indicadores de qualidade ambiental (HALFFTER; FAVILA, 1993) e apresentam grande importância para a manutenção e o funcionamento de ecossistemas (HALFFTER; MATTHEWS, 1966). Porém, apenas Quintero e Roslin (2005) e Quintero e Halffter (2010) estudaram as mudanças temporais na comunidade de escarabeíneos resultantes do processo de fragmentação.

Assim, este estudo foi realizado com o objetivo de conhecer os efeitos temporais da fragmentação florestal sobre a comunidade de Scarabaeinae associada a remanescentes de Floresta Atlântica, verificando se ocorrem mudanças na riqueza e na composição de espécies. Para isso, fragmentos de diferentes tamanhos e graus de isolamento foram comparados ao longo do tempo, utilizando dados provenientes de coletas de escarabeíneos realizadas durante três anos consecutivos e de uma coleta realizada quatorze anos depois, sendo testadas as seguintes hipóteses:

H1) haverá um declínio na riqueza de espécies ao longo do tempo em escala de paisagem (quando considerado todos os fragmentos) e em escala de fragmento, sendo este declínio muito mais pronunciado em fragmentos de menor tamanho e com maior isolamento;

H2) haverá mudanças na composição de espécies da comunidade de escarabeíneos ao longo do tempo, tanto em escala de paisagem como em escala de fragmento;

H3) fragmentos maiores e menos isolados apresentarão uma maior riqueza de espécies e uma maior porcentagem daquelas especialistas de floresta e a porcentagem de espécies generalistas responderá de forma contrária às especialistas;

H4) fragmentos menores e mais isolados compartilharão um menor número de espécies com o fragmento de maior riqueza e apresentarão um menor número de espécies exclusivas em relação aos fragmentos maiores e menos isolados;

H5) os padrões das hipóteses (3) e (4) permanecerão constantes ao longo do tempo.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O trabalho foi realizado em Viçosa, MG, Brasil ($20^{\circ}45'S$, $42^{\circ}51'W$) (Figura 1), durante os meses de verão do ano de 2010, dando continuidade à pesquisa de Louzada (2000) que, em 1994, 1995 e 1996, fez um estudo no mesmo local, tratando dos efeitos da fragmentação florestal sobre a estrutura da comunidade de Scarabaeinae.

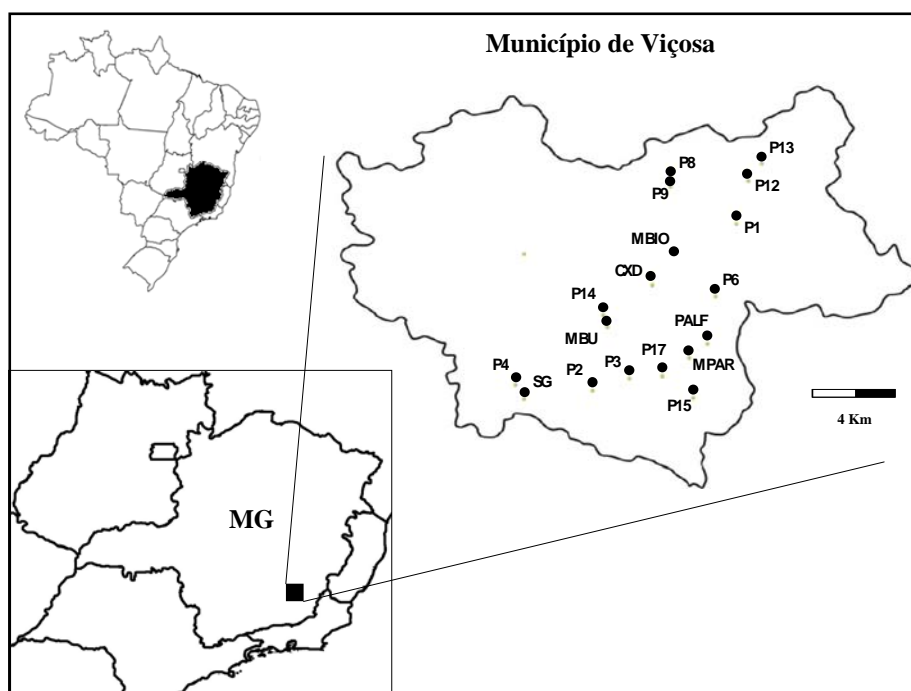


Figura 1 Localização geográfica da região de estudo, destacando-se o mapa de Minas Gerais, o município de Viçosa e a localização dos 18 fragmentos florestais amostrados

A região está inserida na Zona da Mata Mineira e apresenta altitude média de 650 m, com relevo de “mar de morros” (PANIAGO, 1990). O clima é do tipo CWa de Köppen, subtropical moderado úmido, apresentando um período de déficit hídrico nos meses de maio a setembro e excedente hídrico de dezembro a março. A temperatura média anual é de 19°C, sendo a média mensal mais baixa no mês de julho (8°C) e a mais alta no mês de fevereiro (29°C). A precipitação média anual é de 1.400 mm, com umidade relativa variando entre 30% e 60% (PANIAGO, 1990; VALVERDE, 1958).

Antigamente, esta região era totalmente coberta por florestas, porém, com o aumento da influência humana, essas florestas foram progressivamente sendo substituídas por plantações e áreas urbanas. A degradação florestal na região data do final do século XIX, com uma acentuada atividade de desmatamento nas décadas de 1930 e 40, devido às plantações de café e às pastagens (VALVERDE, 1958). A partir da década de 1960, a retração das atividades agropastoris na região permitiu a recuperação e a preservação de várias áreas de floresta (LOUZADA, 2000).

De acordo com Pereira et al. (2001), o município de Viçosa apresenta 26,2% de cobertura vegetal nativa (considerando as áreas com mata, capoeira e capoeirinha), sendo 20,10% correspondentes à área de mata, existindo uma predominância de remanescentes florestais pequenos. As áreas constituídas por atividades agropastoris representam 68% da área total do município, contudo, a decadência da atividade agropecuária extensiva na região ainda está possibilitando a regeneração natural de novas áreas.

Atualmente, o que se observa é um verdadeiro mosaico ambiental, com remanescentes de floresta secundária variando entre 3 a 300 ha, localizados, principalmente, nas encostas e nos topos de morros (LOUZADA, 2000). Esta região, portanto, proporciona excelente condição para gerar informações sobre os efeitos da fragmentação florestal.

2.2 Fragmentos florestais estudados

Os fragmentos florestais utilizados para este estudo foram os mesmos usados por Louzada (2000) e compreendem 18 fragmentos de Mata Atlântica de diferentes tamanhos (Tabela 1), com área variando entre 3,1 e 298,9 ha. Além da área, também foram caracterizados pelo grau de isolamento (Tabela 1) e a medida utilizada leva em consideração a distância (em metros) dos quatro fragmentos florestais mais próximos de cada ponto cardinal (norte, sul, leste e oeste) e a área destes em hectares. Para o cálculo do isolamento a seguinte fórmula foi utilizada:

$$I = D(N)/A(N) + D(S)/A(S) + D(L)/A(L) + D(O)/A(O)$$

em que

I = isolamento

D = distância

A = área

N = norte

S = sul

L = leste

O = oeste

Se o índice de isolamento apresentar um valor alto significa que o fragmento é circundado por remanescentes pequenos e distantes e, se apresentar um valor baixo, este é circundado por remanescentes mais próximos e maiores.

As informações sobre o tamanho e o isolamento foram retiradas de uma série de ortofotos confeccionadas pela Companhia Energética de Minas Gerais (CEMIG, 1987).

Na Tabela 1, observam-se os dados sobre os fragmentos florestais que foram utilizados para o estudo, indicando sua localização, tamanho e isolamento (Figura 1).

Tabela 1 Características dos fragmentos utilizados no estudo: localização, tamanho e isolamento (LOUZADA, 2000)

Fragmentos	Área	Isolam.	Coordenadas geográficas
Mata do Paraíso - MPAR	298,92	121,84	20°48'22,2"S/42°51'10,9"O
Mata de São Geraldo - SG	93,37	207,41	20°49'31,0"S/42°55'44,5"O
Mata da Biologia - MBIO	60,53	81,12	20°45'24,2"S/42°51'38,8"O
Mata do Buraco - MBU	46,16	76,37	20°47'29,5"S/42°53'26,9"O
Mata da Caixa d' Água - CXD	39,21	249,47	20°46'17,6"S/42°52'11,7"O
Mata do Prof. Alfredo - PALF	30,13	111,74	20°47'56,9"S/42°50'41,3"O
P1	8,56	248,45	20°44'34,0"S/42°49'53,3"O
P2	4,05	55,76	20°49'17,0"S/42°53'51,4"O
P3	3,15	359,94	20°48'55,9"S/42°52'49,9"O
P4	4,99	118,73	20°49'07,3"S/42°55'58,9"O
P6	8	191,35	20°46'36,2"S/42°50'28,2"O
P8	7,72	335,81	20°43'20,2"S/42°51'40,7"O
P9	7,97	325,04	20°43'30,9"S/42°51'42,5"O
P12	6,91	290,33	20°43'20,3"S/42°49'33,3"O
P13	5,56	239,58	20°42'50,7"S/42°49'11,6"O
P14	4,21	98,55	20°47'08,8"S/42°53'33,4"O
P15	3,74	359,43	20°49'29,0"S/42°51'04,3"O
P17	5,77	320,12	20°48'52,7"S/42°51'56,0"O

2.3 Amostragem dos Scarabaeinae

Neste trabalho seguiu-se metodologia de coleta semelhante à de Louzada (2000), a fim de realizar comparação de dados.

Para a coleta dos Scarabaeinae foram instaladas armadilhas de queda do tipo *pitfall* iscadas com fezes humanas e carcaça (baço de boi apodrecido após dois dias em temperatura ambiente). Armadilhas do tipo *pitfall* são uma das

metodologias mais eficientes para amostragem das espécies de escarabeíneos (HALFFTER; FAVILA, 1993; LOBO; MARTIN-PIERA; VEIGA, 1988). A armadilha utilizada consistiu de um recipiente plástico com 18 cm de diâmetro e 15 cm de profundidade, enterrado ao nível do solo, um compartimento para isca e uma cobertura de proteção contra chuva. Dentro do recipiente plástico coletor foi colocada uma solução com água, detergente líquido e sal (detergente para quebrar a tensão superficial da água e sal para a melhor conservação dos espécimes). A isca ficou no interior de uma vasilha plástica de menores dimensões, tendo as armadilhas iscadas com carcaça apresentado uma proteção metálica contra o ataque de vertebrados. A vasilha porta-isca foi sustentada por um arame em dois pontos opostos e fixada no alto do recipiente maior, e a cobertura de proteção contra chuva foi colocada acima da armadilha (Figura 2).

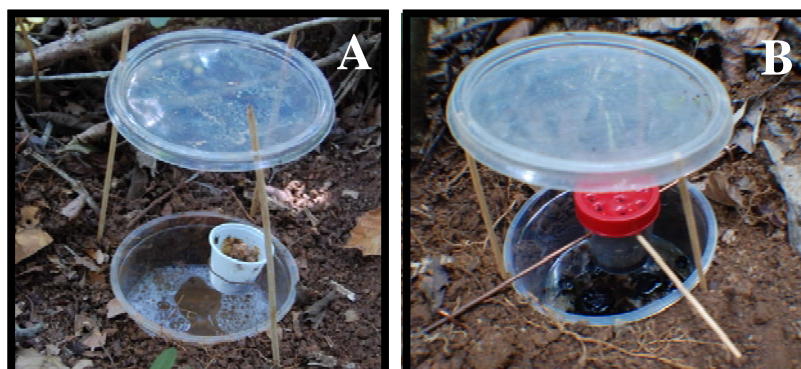


Figura 2 Armadilha de queda do tipo *pitfall* utilizada para a captura dos besouros Scarabaeinae em fragmentos florestais do município de Viçosa, MG, Brasil. (A) Modelo de armadilha iscada com fezes humanas; (B) Modelo de armadilha iscada com carcaça, contendo proteção contra o ataque de vertebrados (B).

Diferente do trabalho de Louzada (2000), neste estudo não se utilizaram armadilhas iscadas com banana em decomposição, já que este tipo de isca contribuiu muito pouco para capturar os escarabeíneos da região nos anos de

1994, 1995 e 1996. Nenhuma espécie foi exclusiva à isca de banana e a riqueza e abundância de Scarabaeinae foi pouco significativa frente ao esforço de coleta realizado com este tipo de isca (o autor utilizou 144 armadilhas iscadas com banana, distribuídas pelos diferentes fragmentos). Dessa forma, foram somente considerados para este estudo os dados de Louzada (2000) obtidos por meio das armadilhas iscadas com fezes humanas e carcaça.

Nos 18 fragmentos florestais foram distribuídas 36 parcelas. Cada parcela apresentava um total de oito *pitfalls* e representava um quadrado, no qual cada um dos vértices apresenta um conjunto de duas armadilhas, uma iscada com fezes humanas e outra com carcaça. As armadilhas de cada conjunto ficavam distantes 3 m uma das outras e os conjuntos de armadilhas distantes 30 m dentro da parcela e a uma distância mínima de 20 m da borda do fragmento (Figura 3).

Seguindo a metodologia de Louzada (2000), o número de parcelas em cada fragmento dependeu do tamanho de sua área. Fragmentos florestais com área entre 3 e 9 ha receberam apenas uma parcela. Nos fragmentos com área entre 30 e 61 ha foram realizadas amostragens em três parcelas, e nos fragmentos maiores que 90 ha foram amostradas seis parcelas por fragmento. De acordo com Schoereder et al. (2004), a realização de amostragens proporcionais à área do fragmento são mais efetivas em detectar relações espécie-área quando comparadas a esforços de coleta uniformes entre fragmentos de diferentes tamanhos.



Figura 3 Distribuição das armadilhas dentro de uma parcela. Na figura observa-se o esquema de um fragmento pequeno (entre 3 e 9 ha), que recebeu apenas uma unidade amostral

Com o objetivo de selecionar a localização das parcelas nos fragmentos maiores que 9 ha (ou seja, que recebiam mais de uma parcela), Louzada (2000) dividiu cartograficamente estes fragmentos em parcelas entre 3,2 e 8,6 ha, para que se tivesse uma granulação semelhante à dos fragmentos menores do sistema estudado. Logo após esta divisão cartográfica, a localização de cada parcela foi definida aleatoriamente para cada um dos fragmentos de maior tamanho.

Neste trabalho utilizaram-se as mesmas localizações das parcelas que Louzada (2000) utilizou em seu estudo, ou seja, as armadilhas foram instaladas exatamente nos mesmos locais.

A amostragem dos insetos no ano de 2010 foi realizada na mesma época das coletas efetuadas pelo último autor nos anos de 1994, 1995 e 1996. As

armadilhas foram instaladas no verão de 2010, e permaneceram no campo durante 48 horas. O conteúdo de cada armadilha foi acondicionado em saco plástico vedado e etiquetado, contendo álcool 70%. Este material foi levado ao Laboratório de Ecologia e Conservação de Invertebrados da Universidade Federal de Lavras, para triagem e identificação dos Scarabaeinae.

2.4 Identificação dos Scarabaeinae

Todos os Scarabaeinae capturados foram identificados no menor nível taxonômico possível. A determinação das espécies foi baseada naquelas realizadas por Louzada (2000), sendo feita por meio de comparações com o material voucher do mesmo e com o auxílio do Dr. Fernando Zagury Vaz de Mello (Cuiabá, Mato Grosso).

A coleção de referência dos espécimes capturados neste estudo foi depositada no Setor de Ecologia da Universidade Federal de Lavras.

2.5 Reconhecimento das espécies generalistas e especialistas de floresta

As espécies de Scarabaeinae foram caracterizadas como especialistas de floresta ou generalistas. Esta caracterização objetivou verificar a habilidade das espécies florestais em usar os ambientes abertos de matriz e das espécies de matriz em entrar nos fragmentos.

Os Scarabaeinae definidos como especialistas de floresta foram aqueles somente encontrados em áreas florestais. Os definidos como generalistas foram aqueles registrados em ambientes de floresta e em pastagens. As espécies registradas somente em pastagens não foram consideradas nesse trabalho, já que o interesse estava focado naquelas associadas aos fragmentos florestais.

Estas informações foram obtidas por meio de um levantamento de Scarabaeinae realizado no ano de 1995 pelo Dr. Júlio Louzada, durante a estação chuvosa, em dez áreas de pastagem da região. Os escarabeíneos de pastagens foram coletados utilizando-se o mesmo desenho amostral dos fragmentos de pequeno tamanho (número de armadilhas, iscas e distâncias, Figura 3). As armadilhas nas pastagens eram dispostas a uma distância de pelo menos 50 metros dos fragmentos florestais. Os dados destas coletas foram disponibilizados para este trabalho, o que possibilitou a caracterização das espécies. Informações adicionais sobre os Scarabaeinae de pastagens do município de Viçosa foram adquiridas a partir de Louzada e Silva (2009) e também por meio de comunicações pessoais do Dr. Fernando Zagury Vaz-de-Mello.

2.6 Análise dos dados

2.6.1 Análise do esforço amostral

A eficiência amostral em cada um dos fragmentos estudados foi calculada para os diferentes anos, devido aos esforços de coleta terem sido desiguais entre os remanescentes estudados (maior nos fragmentos de maior tamanho). Portanto, objetivou-se verificar a existência de possíveis tendências nas amostragens, ou seja, identificar se fragmentos maiores foram superamostrados em relação aos fragmentos de menor tamanho e vice versa. Esta eficiência de captura foi representada pela porcentagem de espécies capturadas no fragmento em relação à sua riqueza estimada. Para aferir estimativas do número de espécies esperado para cada fragmento, foi obtida uma média de três estimadores de riqueza não paramétricos - ACE, Chao 1, Jacknife 1 (disponível no software EstimateS 8.0. COLWELL, 2005). Para tanto, a eficiência de captura média de cada fragmento entre os diferentes anos foi correlacionada com o tamanho dos fragmentos por

meio de uma análise de correlação de Spearman realizada pelo programa Bioestat 5.0 (AYRES et al., 2007). Espera-se que a inexistência de viés amostral seja expresso pela ausência de correlação entre o tamanho do fragmento e a eficiência amostral.

Uma curva de acumulação de espécies foi construída a fim de analisar o esforço amostral de cada um dos anos de coleta e observar a existência de possíveis diferenças entre a riqueza de espécies obtida em cada ano. Dessa forma, a relação entre o número de espécies e o esforço amostral de cada ano foi expressa graficamente por meio da curva de acumulação de espécies e seu intervalo de confiança (para comparação estatística direta das curvas), em que se relacionou o número de indivíduos coletados com a riqueza observada média (Sobs – Mao Tau) obtida por meio de 500 randomizações (GOTELLI; COLWELL, 2001). Os dados para a construção das curvas de acumulação foram obtidos utilizando-se o programa EstimateS 8.0 (COLWELL, 2005).

2.6.2 Relação entre a área e isolamento dos remanescentes

Para verificar se existe correlação entre a área dos fragmentos e o isolamento foi feita uma análise de correlação de Spearman utilizando-se o programa Bioestat 5.0 (AYRES et al., 2007). A importância de fazer esta análise está no fato de conhecer a estrutura do sistema fragmentado, já que as áreas de estudo não foram manipuladas experimentalmente e sim representam uma paisagem real. Dessa forma, é possível saber se fragmentos de maior tamanho são mais ou menos isolados que os de menor tamanho ou se não existe tal correlação.

2.6.3 Análise do efeito da área e isolamento na riqueza de escarabeíneos e sua variação temporal

Para determinar a relação entre a riqueza de espécies e anos de coleta em cada tamanho de fragmento foi realizada uma análise de covariância (ANCOVA). No modelo utilizado para a realização da análise, a riqueza de espécies de cada fragmento foi considerada a variável resposta e as variáveis explicativas foram a área dos remanescentes, os anos de coleta e a interação entre área e ano. Os anos de coleta foram considerados a variável categórica. Esta análise permite verificar se houve mudanças na riqueza média de espécies entre os diferentes anos de coleta, se a área é uma variável que influencia a riqueza de espécies e se existe interação entre área e ano, ou seja, se existem mudanças nas curvas de relação espécie-área entre os anos de coleta. O mesmo foi feito substituindo-se a área pelo grau de isolamento dos fragmentos. A análise de ANCOVA foi realizada utilizando-se o software R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2008). Os modelos foram submetidos à análise de resíduo para verificar sua adequação para a distribuição de erros. Utilizou-se estrutura de erros do tipo gaussiana.

As relações espécie-área e isolamento-área foram calculadas separadamente para cada um dos anos de coleta por meio de análises de regressão linear, utilizando-se o programa Bioestat 5.0 (AYRES et al., 2007).

Para verificar se a riqueza média de cada um dos fragmentos estudados variou entre os diferentes anos de coleta, aplicou-se o teste de Friedman, seguido do teste *post-hoc*, realizado por meio do programa Bioestat 5.0 (AYRES et al., 2007).

2.6.4 Padrões temporais da composição de espécies

Para verificar se houve diferenças significativas na composição de espécies da comunidade de escarabeíneos nos diferentes anos e em cada um dos fragmentos ao longo do tempo, foi realizada uma análise de similaridade - ANOSIM (CLARKE; WARWICK, 2001). Os dados foram transformados em presença/ausência de espécies e standardizados, empregando-se o índice de Bray-Curtis como medida de similaridade. Essa análise foi feita utilizando-se o programa Primer v.6 (CLARKE; GORLEY, 2009).

Ainda para identificar os padrões de composição em escala temporal, foram calculadas as proporções de espécies compartilhadas e exclusivas entre os anos de coleta, sendo posteriormente utilizado o teste de qui-quadrado para identificar se estes padrões de compartilhamento de espécies mudam ao longo do tempo.

2.6.5 Análise do efeito da área e isolamento na porcentagem de escarabeíneos especialistas de floresta e generalistas e seus padrões temporais

Da mesma forma, para a riqueza de escarabeíneos, uma análise de covariância (ANCOVA) foi utilizada para determinar a relação entre a porcentagem de espécies restritas de floresta e generalistas, com os anos de coleta ao longo de cada tamanho e isolamento de fragmento. Nos modelos construídos, a porcentagem de escarabeíneos especialistas e generalistas de cada remanescente foi considerada a variável resposta, e as variáveis explicativas foram a área dos fragmentos, os anos de coleta e a interação entre área e ano. O mesmo foi feito substituindo-se a área pelo isolamento. Utilizou-se distribuição de erros do tipo binomial.

As relações espécie-área e isolamento-área foram calculadas separadamente para cada um dos anos de coleta por meio de análises de regressão linear.

2.6.6 Análise temporal do padrão de aninhamento do sistema fragmentado

Uma análise de covariância (ANCOVA) foi feita utilizando-se como variável resposta a porcentagem de espécies compartilhada com o fragmento de maior tamanho e riqueza (Mata do Paraíso – MPAR). As variáveis explicativas consideradas para a análise foram a área dos fragmentos, os anos de coleta e a interação entre área e ano e o isolamento dos fragmentos, os anos de coleta e a interação entre isolamento e ano. Utilizou-se distribuição de erros do tipo binomial. Esta análise foi realizada a fim de verificar se existe um padrão aninhado em relação ao tamanho e isolamento no sistema fragmentado e se este padrão permanece ao longo do tempo.

As relações da porcentagem de espécies compartilhadas com MPAR com a área e o isolamento dos fragmentos foram calculadas separadamente para cada um dos anos de coleta por meio de análises de regressão linear.

2.6.7 Avaliação da riqueza de espécies exclusivas dos fragmentos e seu padrão temporal

Para verificar se o número de espécies exclusivas dos fragmentos mudou entre os anos de coleta, foram utilizados modelos lineares generalizados (GLM), com distribuição de erros do tipo Poisson, tendo a riqueza de espécies de cada fragmento como variável resposta e os diferentes anos de coleta como variável determinante. Esta análise foi efetuada utilizando-se o software R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2007).

A média de espécies exclusivas de cada fragmento por ano foi correlacionada com a área e isolamento destes por meio da análise de correlação de Spearman, realizada no programa Bioestat 5.0 (AYRES et al., 2007).

3 RESULTADOS

A riqueza total obtida nos quatros anos de coleta foi de 53 espécies, tendo 37 espécies sido coletadas em 1994, 42 em 1995 e 40 tanto em 1996 como em 2010 (APÊNDICES, Tabela 1A).

O esforço amostral foi satisfatório em todos os eventos de coleta, o que pode ser visto na curva de acumulação de espécies, em que todas as curvas, com exceção do ano de 1996, aproximaram-se da assíntota (Gráfico 1).

A eficiência de coleta foi maior em 1994, que capturou mais de 92% das espécies estimadas, sendo a média dos três estimadores de riqueza de 39,04 espécies. Já a eficiência amostral nos anos de 1995, 1996 e 2010 foi de 78,79% (média dos estimadores = 53,37), 72,56% (média dos estimadores = 55,12) e 86,78% (média dos estimadores = 46,09), respectivamente.

A média da eficiência de captura de cada um dos fragmentos entre os anos variou de 70,77% a 90,91%, não existindo correlação entre esta eficiência de captura média e o tamanho dos fragmentos ($r = 0,2301$, $p = 0,3582$). Isso significa que, embora os esforços de coleta tenham sido diferentes entre os remanescentes estudados, a amostragem não foi tendenciosa. Portanto, mesmo que fragmentos maiores tenham recebido um maior número de armadilhas em termos numéricos e menor número proporcionalmente à sua área, estes não obtiveram uma eficiência de captura maior (esperado pelo maior número de armadilhas) ou menor (esperado pela amostragem desproporcional em relação a área), quando comparados aos fragmentos de menor tamanho.

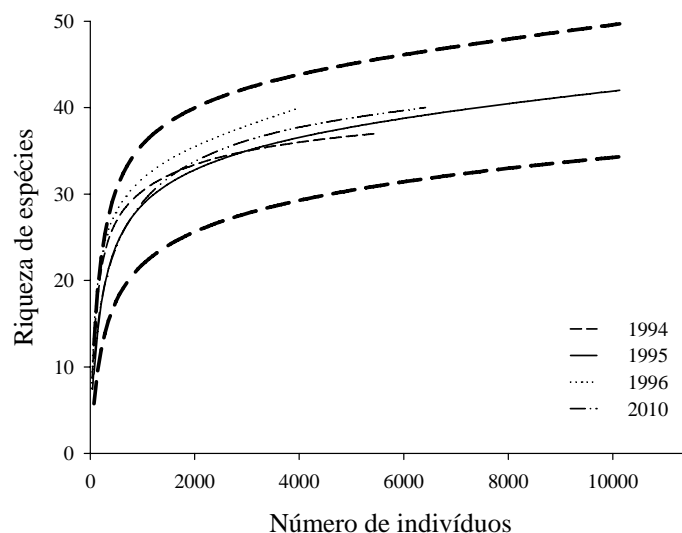


Gráfico 1 Curva de acumulação de espécies de cada um dos anos de coleta usados para comparação temporal da comunidade de escarabeíneos encontrada em fragmentos de floresta Atlântica, região de Viçosa, MG, Brasil. Linhas tracejadas mais escuras indicam o intervalo de confiança (95%) do ano de 1995

Apesar de a riqueza média tender ao declínio ao longo do tempo, a análise de covariância (ANCOVA) indicou que não existe diferença significativa entre estas médias (Gráfico 2, Tabela 2). Isso também pode ser observado por meio da curva de acumulação de espécies, que mostra que a riqueza não diferiu estatisticamente entre os anos (Gráfico 1).

A área e o isolamento, de acordo com a análise de covariância, foram os fatores que mais influenciaram a riqueza (Tabela 2), tendo fragmentos maiores e menos isolados apresentado um maior número de espécies (Gráfico 2). Em todos os anos, a relação espécie-área (1994: $r^2 = 0,9021$, $F = 69,93$, $p = 0,0000$; 1995: $r^2 = 0,8790$, $F = 54,41$, $p = 0,00000$; 1996: $r^2 = 0,8996$, $F = 67,90$, $p = 0,0000$; 2010: $r^2 = 0,7995$, $F = 28,35$, $p = 0,000068$) e espécie-isolamento (1994: $r^2 = -0,6260$, $F = 10,31$, $p = 0,005$; 1995: $r^2 = -0,5868$, $F = 8,40$, $p = 0,01$; 1996: $r^2 = -$

0,5407, $F = 6,610280$, $p = 0,02$; 2010: $r^2 = -0,6213$, $F = 10,06$, $p = 0,005$) foi altamente significativa. A ANCOVA não indicou diferenças significativas entre as curvas da regressão linear, ou seja, não foi encontrada interação entre área-ano e isolamento-ano. As relações espécie-área e espécie-isolamento, portanto, não diferem de um ano para outro, apresentando sempre o mesmo padrão (Gráfico 2, Tabela 2). Não foi encontrada correlação entre a área dos fragmentos e o isolamento ($r = -0,325077$; $p = 0,188085$).

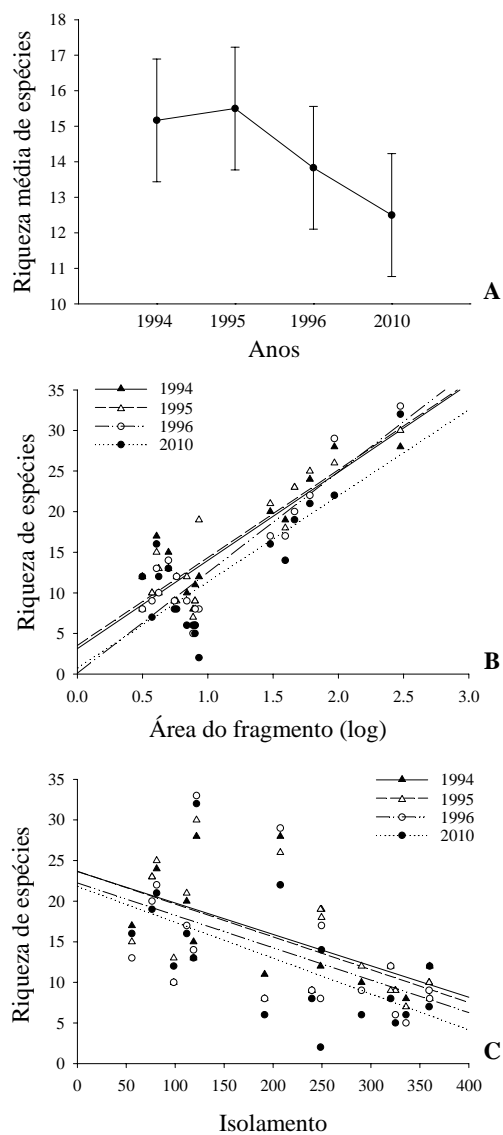


Gráfico 2 Comparações entre os padrões de riqueza ao longo do tempo: (A) riqueza média obtida em cada um dos anos de coleta (barras verticais, \pm IC 95%); (B) relação entre a riqueza de espécies e a área dos fragmentos nos anos de 1994, 1995, 1996 e 2010; (C) relação entre a riqueza de espécies e o isolamento dos fragmentos, nos anos de 1994, 1995, 1996 e 2010

Tabela 2 Resultados encontrados para a análise de covariância (ANCOVA) ao testar se a riqueza de espécies de Scarabaeinae é afetada pelos fatores ano, área dos fragmentos, isolamento e interação área-ano e isolamento-ano

Fator	DF	F	p
Riqueza			
Área	1	205,0394	<0,001
Ano	3	2,5052	0,06651
Área x Ano	3	0,2681	0,8481
Isolamento	1	36,0928	<0,001
Ano	3	0,9494	0,4219
Isolamento x Ano	3	0,0292	0,9932

Por meio do teste de Friedman foi possível observar que a maioria dos remanescentes não apresentou diferenças significativas na riqueza de escarabeíneos entre os anos de coleta, o que representa uma estabilidade temporal em relação a este parâmetro (Tabela 3). Apenas os remanescentes P1 (8,56 ha) e P9 (7,97 ha) apresentaram diferenças na riqueza entre os anos (Tabela 3), com P1 diferindo entre 1995 e 2010 ($p < 0,05$) e P9 entre 1994 e 2010 ($p < 0,05$). Estes dois remanescentes tiveram um declínio temporal no número de espécies.

Ao contrário da riqueza, a composição de espécies apresentou variação ao longo do tempo (Tabela 4) e todos os fragmentos estudados tiveram trocas temporais de espécies (Tabela 5).

Tabela 3 Resultados do Teste de Friedman para as comparações de riqueza de cada um dos fragmentos entre os anos estudados

Fragmentos	Riqueza		
	χ^2	DF	p
MPAR	0,95	3	0,8133
SG	3,05	3	0,384
MBIO	5,7	3	0,1272
CXD	4,5	3	0,2123
PALF	2,8	3	0,4235
MBU	4,2	3	0,2407
P1	11,475	3	0,0094*
P2	7,35	3	0,0615
P3	3,375	3	0,3373
P4	2,025	3	0,5672
P6	5,475	3	0,1401
P8	2,475	3	0,4798
P9	9,225	3	0,0264*
P12	4,275	3	0,2333
P13	2,025	3	0,5672
P14	4,725	3	0,1931
P15	6,75	3	0,0803
P17	5,7	3	0,1272

Tabela 4 Valores de R da análise de similaridade (ANOSIM) da composição de espécies da comunidade de Scarabaeinae entre os diferentes anos de coleta, nos fragmentos de floresta Atlântica da região de Viçosa, MG, Brasil (*p<0,05)

Anos	R
1994 x 1995	0,03
1994 x 1996	0,084*
1995 x 1996	0,114*
1994 x 2010	0,096*
1995 x 2010	0,157*
1996 x 2010	-0,004

Tabela 5 Valores de R da análise de similaridade (ANOSIM) da composição de espécies da comunidade de Scarabaeinae de cada um dos fragmentos estudados entre os diferentes anos de coleta (*p<0,05)

Fragmentos	94 x 95	94 x 96	95 x 96	94 x 2010	95 x 2010	96 x 2010
MPAR	0,071*	0,16*	0,034	0,155*	0,097*	0,054*
SG	-0,018	0,047	0,022	0,015	0,013	0,111*
MBIO	0,164*	0,39*	0,276*	0,077	0,143*	0,178*
CXD	0,236*	0,157*	0,296*	0,235*	0,307*	0,136*
PALF	0,169*	0,25*	0,162*	0,27*	0,479*	0,437*
MBU	0,083	0,161*	0,017	0,541*	0,426*	0,305*
P1	0,313	0,323*	0,349*	0,839	0,768	0,429
P2	0,266	0,911*	0,458	0,875*	0,573*	0,969*
P3	0,161	0,323	-0,083	0,849*	0,354	0,271
P4	0,104	0,583*	0,198	0,639	0,324	0,491
P6	-0,073	0,016	0,01	0,75*	0,5	0,179
P8	0,109	0,49*	0,146	0,453	0,828*	0,469*
P9	0,063	0,734*	0,661*	0,411	0,396*	0,094
P12	0,536*	-0,052	0,292*	0,563*	0,964*	0,516*
P13	0,542*	0,776*	0,635*	-0,188	0,073	0,349
P14	0,589*	0,146	0,234	0,536*	0,432*	0,385
P15	0,484*	0,193	0,224	0,516*	0,823*	0,521*
P17	0,432*	-0,031	0,068	0,276	0,536*	0,271

Ao comparar pares de anos é possível verificar que estes compartilham algumas espécies, assim como também apresentam um número de espécies exclusivas. A porcentagem de espécies de Scarabaeinae que foram compartilhadas entre pares de anos variou de 64% a 72% e a porcentagem de espécies exclusivas variou de 8% a 19% (Gráfico 3). Este padrão de compartilhamento de espécies não variou ao longo do tempo, existindo sempre um número semelhante de espécies que são compartilhadas e de espécies exclusivas entre anos ($\chi^2 = 9,566$, $p = 0,4793$).

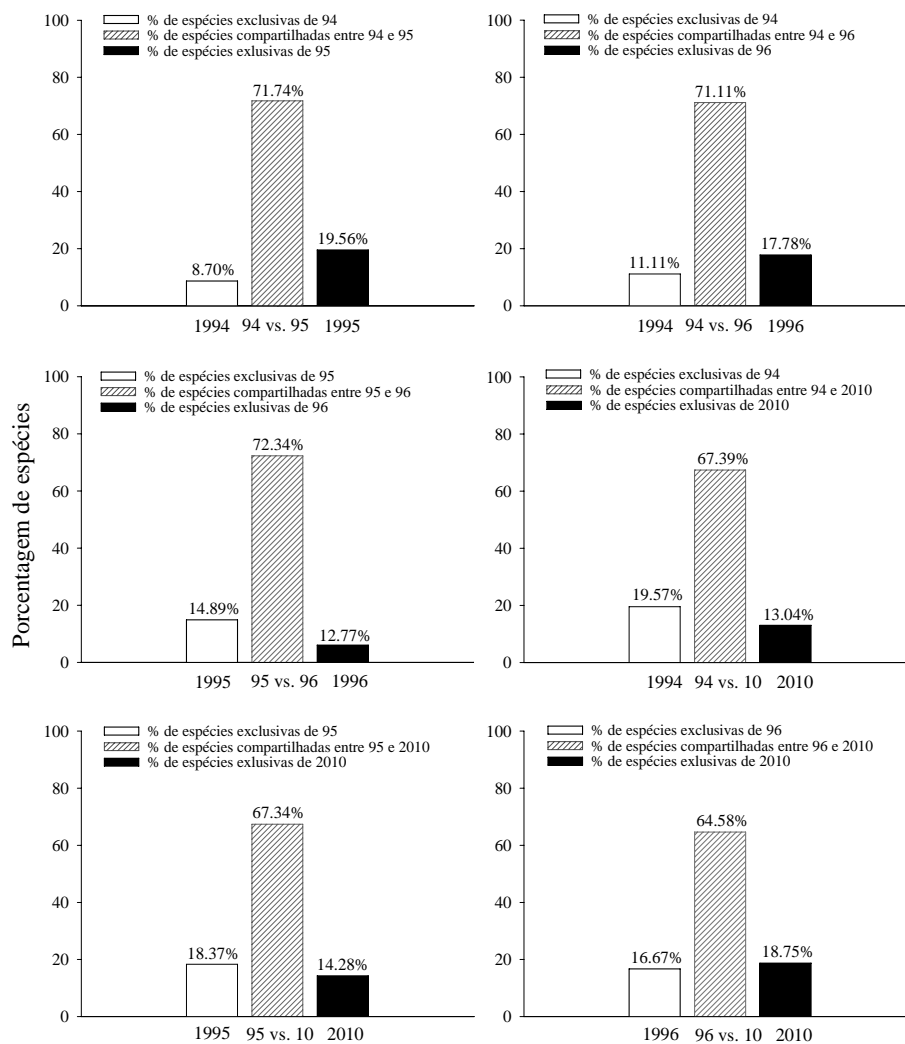


Gráfico 3 Comparações da porcentagem de espécies de Scarabaeinae compartilhadas e exclusivas entre pares de anos nos fragmentos de floresta Atlântica da região de Viçosa, MG, Brasil

Neste contexto, 28 espécies (52,83%) persistiram ao longo do tempo, estando presentes em todos os anos de coleta e 25 (47,17%) apresentaram variação, não estando presente em todos os anos (APÊNDICES, Tabela 1A). Em

conjunto, os levantamentos realizados em 1994, 1995 e 1996 registraram um total de 49 espécies. Destas 49, 13 não foram capturadas em 2010, porém, 4 novas espécies foram coletadas neste último evento de coleta.

As espécies que variaram temporalmente foram aquelas consideradas raras (apresentando abundância média entre os anos de até 10 indivíduos – conforme critérios sugeridos por Colwell, 2005), com exceção de *Dichotomius carbonarius* (Mannerheim, 1829) e uma nova espécie de *Trichillum*, que foram abundantes ao longo deste estudo. Atenção especial deve ser dada a estas duas espécies, já que *D. carbonarius* foi abundante nos anos de 1994 (22 indivíduos) e 1995 (44 indivíduos), mas não mais registrada em 1996 e 2010 e *Trichillum* sp. nov, que apresentou abundância elevada nos anos de 1994 (166 indivíduos) e 1995 (425 indivíduos), havendo um declínio desta em 1996 (71 indivíduos) e em 2010 não foi mais capturada. A espécie nova de *Trichillum* foi sempre mais abundante em fragmentos de maior tamanho, tendo *D. carbonarius* sido distribuída de maneira mais uniforme entre os remanescentes (APÊNDICES, Tabelas 1B, 1C, 1D e 1E).

As espécies que persistiram entre os anos foram aquelas consideradas comuns (com abundância média acima de 10 indivíduos conforme critérios sugeridos por Colwell, 2005), com exceção de *Deltochilum orbigny* (Blanchard, 1845), que apresentou abundância média de menos de 10 indivíduos, mas foi registrada em todos os anos. Estas espécies comuns, contudo, apresentaram persistência ao longo dos anos no âmbito da paisagem (quando considerado todos os fragmentos deste estudo). Portanto, ao verificar a sua persistência em escala de fragmento, foi observado que elas também variam ao longo do tempo, sendo que em um determinado fragmento estas podem ou não persistir entre os anos. Nos fragmentos de maior tamanho deste estudo, com 298 e 93 ha, 78% e 61% das espécies comuns foram registradas em todos os anos, respectivamente. Naqueles com tamanho de 60, 46, 39 e 30 ha, esta persistência foi registrada

para 57%, 48%, 33% e 40% das espécies comuns, respectivamente. E nos remanescentes de tamanho pequeno, entre 3 a 9 ha, a porcentagem de espécies comuns que foram coletadas em todos os anos variou de 0% a 33%, indicando uma maior troca de espécies (*turnover*) nesta categoria de tamanho.

Das 53 espécies coletadas neste estudo, 39 foram consideradas especialistas de floresta e 14 generalistas em relação ao hábitat.

Por meio da análise de covariância foi possível verificar que a porcentagem média de espécies restritas de floresta não diferiu significativamente entre os anos, contudo, estas espécies foram altamente influenciadas pelo tamanho e o isolamento dos fragmentos (Gráfico 4, Tabela 6). Com exceção do ano de 1996, a porcentagem de escarabeíneos especialistas de floresta apresentou relação positiva com a área dos fragmentos (1994: $r^2 = 0,5104$, $F = 5,63$, $p = 0,03$; 1995: $r^2 = 0,6980$, $F = 15,20$, $p = 0,001$; 1996: $r^2 = 0,4635$, $F = 4,37$, $p = 0,0526$; 2010: $r^2 = 0,5272$; $F = 6,16$, $p = 0,02$) e negativa com o isolamento, em todos os anos (1994: $r^2 = -0,5783$, $F = 8,04$, $p = 0,01$; 1995: $r^2 = -0,5953$, $F = 8,78$, $p = 0,009$; 1996: $r^2 = -0,6720$, $F = 13,17$, $p = 0,002$; 2010: $r^2 = -0,6577$, $F = 12,20$, $p = 0,003$). A ANCOVA não indicou interação entre área-ano e isolamento-ano quando a variável resposta considerada foi a porcentagem de espécies de floresta (Tabela 6). Dessa forma, é possível verificar que não houve mudanças nos padrões das curvas de regressão entre os anos.

Da mesma forma que as especialistas de floresta, a porcentagem média de espécies generalistas não apresentou diferenças ao longo do tempo. Estes escarabeíneos foram também influenciados pela área e isolamento dos fragmentos (Gráfico 5, Tabela 6), mas de maneira diferente que os especialistas de floresta. A porcentagem de generalistas apresentou relação negativa com a área dos remanescentes, com exceção de 1996, que não apresentou esta relação (1994: $r^2 = -0,5130$, $F = 5,71$, $p = 0,02$; 1995: $r^2 = -0,6980$, $F = 15,20$, $p = 0,001$; 1996: $r^2 = -0,4586$, $F = 4,26$, $p = 0,05556$; 2010: $r^2 = -0,5343$, $F = 6,39$, $p = 0,02$)

e positiva com o isolamento (1994: $r^2 = 0,5513$; $F = 6,98$, $p = 0,01$; 1995: $r^2 = 0,5953$, $F = 8,78$, $p = 0,009$; 1996: $r^2 = 0,6327$; $F = 10,68$, $p = 0,004$; 2010: $r^2 = 0,6258$, $F = 10,30$, $p = 0,005$). A ANCOVA também não indicou interação entre área-ano e isolamento-ano neste caso (Tabela 6).

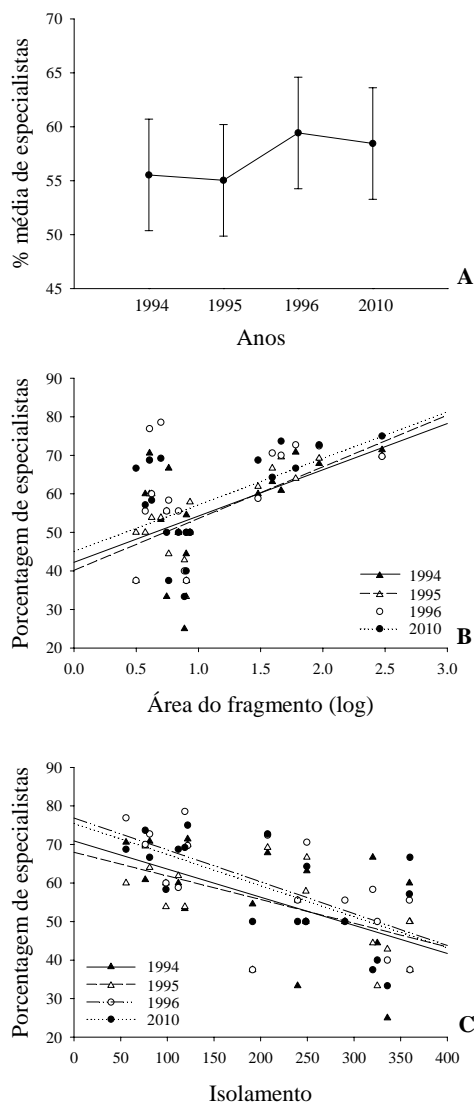


Gráfico 4 Comparações entre os padrões de porcentagem de escarabeíneos especialistas de floresta ao longo do tempo: (A) porcentagem média obtida em cada um dos anos de coleta (barras verticais, \pm IC 95%); (B) relação entre a porcentagem de especialistas e a área dos fragmentos nos anos de 1994, 1995, 1996 e 2010; (C) relação entre a porcentagem de especialistas e o isolamento dos fragmentos nos anos de 1994, 1995, 1996 e 2010

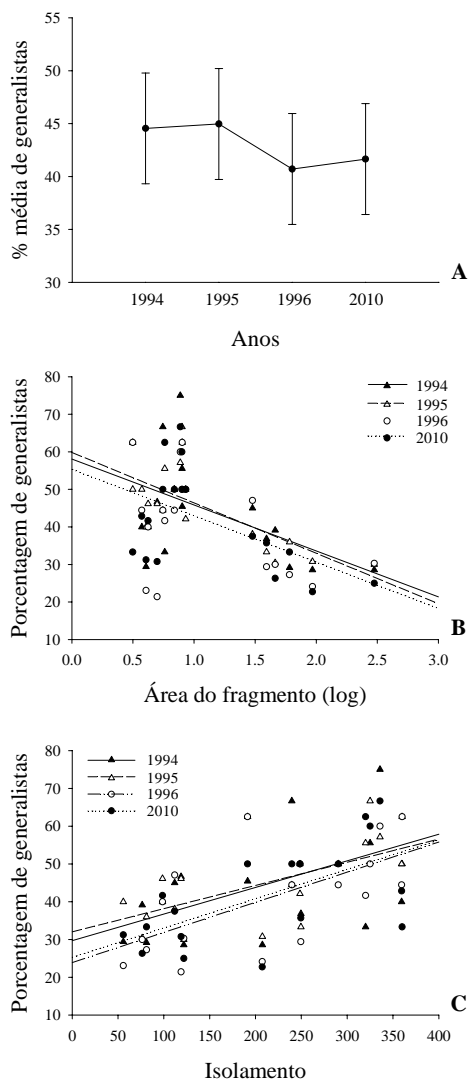


Gráfico 5 Comparações entre os padrões de porcentagem de escarabeíneos generalistas em relação ao hábitat ao longo do tempo: (A) porcentagem média obtida em cada um dos anos de coleta (barras verticais, \pm IC 95%); (B) relação entre a porcentagem de generalistas com a área dos fragmentos em cada ano; (C) relação entre a porcentagem de generalistas com o isolamento dos fragmentos em cada um dos anos

Tabela 6 Resultados encontrados para a análise de covariância (ANCOVA) ao testar se a porcentagem de espécies restritas de floresta e generalistas é afetada pelos fatores ano, área dos fragmentos, isolamento e interação área-ano e isolamento-ano

Fator	DF	F	p
Porcentagem de especialistas de floresta			
Área	1	28,997	<0,001
Ano	3	0,7441	0,5296
Área x Ano	3	0,0469	0,9864
<hr/>			
Isolamento	1	43,147	<0,001
Ano	3	0,854	0,4694
Isolamento x Ano	3	0,2131	0,8869
<hr/>			
Porcentagem de generalistas			
Área	1	29,016	<0,001
Ano	3	0,691	0,5607
Área x Ano	3	0,0416	0,9886
<hr/>			
Isolamento	1	37,865	<0,001
Ano	3	0,7549	0,5234
Isolamento x Ano	3	0,1472	0,9311

Fragmentos menores e mais isolados compartilharam um menor número de espécies de Scarabaeinae com a Mata do Paraíso (MPAR), o remanescente de maior tamanho e de maior riqueza deste estudo. Esse padrão permaneceu constante ao longo do tempo, já que a interação área-ano e isolamento-ano não foi significativa para a análise de ANCOVA (Gráfico 6, Tabela 7). Em todos os anos, a porcentagem de espécies compartilhadas com a MPAR foi altamente relacionada com o tamanho dos fragmentos (1994: $p = 0,0001$, $r^2 = 0,7889$, $F = 24,73$; 1995: $p = 0,001$, $r^2 = 0,6963$, $F = 14,12$; 1996: $p = 0,0004$, $r^2 = 0,7529$, $F = 19,63$; 2010: $p = 0,003$; $r^2 = 0,6735$; $F = 12,45$) e com o isolamento (1994: $p = 0,009$, $r^2 = -0,6099$, $F = 8,88$; 1995: $p = 0,02$, $r^2 = -0,5419$, $F = 6,23$; 1996: $p = 0,01$, $r^2 = -0,5852$, $F = 7,81$; 2010: $p = 0,006$; $r^2 = -0,633$, $F = 10,07$). A análise

de covariância também não mostrou significância para o fator ano, ao considerar esta variável resposta (Tabela 7).

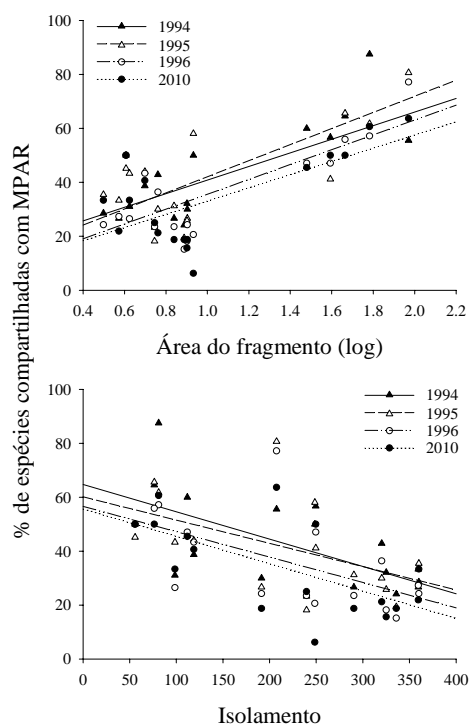


Gráfico 6 Relação entre a porcentagem de espécies de escarabeíneos compartilhadas com a Mata do Paraíso (fragmento de maior tamanho e maior riqueza deste estudo) com a área e o isolamento dos fragmentos nos anos de 1994, 1995, 1996 e 2010

Tabela 7 Resultados encontrados para a análise de covariância (ANCOVA) ao testar se a porcentagem de espécies de Scarabaeinae compartilhadas com o fragmento mais rico e de maior tamanho (MPAR) é afetada pelos fatores ano, área dos fragmentos, isolamento e interação área-ano e isolamento-ano

Fatores	% de espécies compartilhadas com MPAR		
	DF	F	p
Área	1	63,475	<0,001
Ano	3	2,1082	0,1086
Área x Ano	3	0,1049	0,9569
Isolamento	1	33,6363	<0,001
Ano	3	1,6223	0,1931
Isolamento x Ano	3	0,0822	0,9695

O número médio de espécies exclusivas por fragmento apresentou correlação positiva com a área destes ($r = 0,6932$; $p = 0,001$) (Gráfico 7). Assim, remanescentes de maior tamanho sempre apresentaram espécies exclusivas, porém, apenas três fragmentos de tamanho pequeno contabilizaram espécies exclusivas ao longo dos anos. Não foram detectadas mudanças temporais neste padrão ($\chi^2 = 3,0062$; $p = 0,3907$). A riqueza média de espécies exclusivas não apresentou correlação com o isolamento dos remanescentes ($r = -0,1591$; $p = 0,5282$).

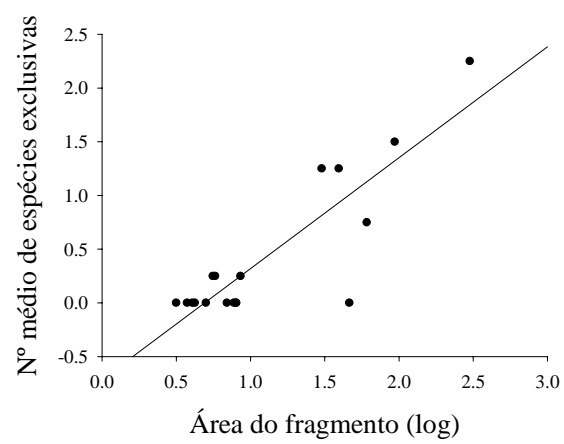


Gráfico 7 Relação entre o número médio de espécies exclusivas de Scarabaeinae com a área dos fragmentos florestais da região de Viçosa, MG, Brasil

4 DISCUSSÃO

Os resultados deste trabalho indicam que a riqueza média de escarabeíneos permaneceu constante ao longo do tempo, no contexto de paisagem, assim também como na maioria dos fragmentos estudados. Observou-se, contudo, uma variação temporal da composição de espécies nestas duas escalas espaciais. Neste caso, seria procedente questionar porque as mudanças na composição não resultaram em alterações na riqueza ao longo dos anos? A explicação para esta questão foi proposta há décadas por MacArthur e Wilson (1967) por meio da Teoria da Biogeografia de Ilhas. De acordo com o modelo criado por estes autores, um balanço das constantes extinções e imigrações que ocorrem em uma ilha cria um equilíbrio dinâmico em seu número de espécies, fazendo com que a riqueza permaneça constante, mas que a identidade das espécies varie com o tempo.

Embora este modelo tenha sido proposto para ilhas oceânicas, alguns estudos com fragmentos de hábitat terrestre já relataram esta mesma situação. Escobar et al. (2008), ao avaliarem as mudanças temporais da comunidade de Scarabaeinae em uma área protegida de floresta tropical úmida, verificaram que a riqueza permaneceu constante ao longo de 35 anos, porém, observaram mudanças na composição de espécies. Schmiegelow, Machtans e Hannon (1997) também obtiveram esta mesma resposta ao estudar a comunidade de pássaros antes e dois anos depois de ocorrer o processo de fragmentação. Em outras pesquisas também já foi relatado este padrão na natureza, como, por exemplo, Brown et al. (2001), com roedores, pássaros e registros de pólen, Diamond (1969) e Parody, Cuthbert e Decker (2001), com aves. Contudo, o equilíbrio temporal do número de espécies em fragmentos de hábitat nem sempre é encontrado, podendo a riqueza sofrer variações ao longo do tempo, por meio de declínios e, até mesmo, de aumento do número de espécies (e.g. BROWN;

DINSMORE, 1988; FERRAZ et al., 2003; GASCON et al., 1999; GILBERT, 1980; LEIDNER; HADDAD; LOVEJOY, 2010; WHITFIELD et al., 2007).

No último ano de coleta, a única mudança observada na estrutura da paisagem em relação aos anos anteriores foi que alguns fragmentos pequenos regeneraram e, por fim, conectaram-se com fragmentos mais próximos, resultando em um aumento de suas áreas. Esta condição, contudo, não gerou um aumento da riqueza de espécies destes locais. Como não se tem conhecimento de quando a regeneração aconteceu, fica difícil encontrar uma explicação sobre os motivos que fizeram com que estas áreas seguissem na mesma condição anterior. Uma explicação plausível é que houve conexão com outros fragmentos, igualmente pequenos e pobres em espécies, o que não possibilitou um aumento da riqueza, mas talvez apenas um aumento no tamanho populacional. Além disso, estes podem se encontrar distantes de remanescentes que são fontes de colonizadores, não havendo, dessa forma, imigração de espécies para estes locais.

Quintero e Roslin (2005) e Quintero e Halffer (2010) encontraram o oposto em fragmentos de floresta tropical na Amazônia Central. Estes autores verificaram que o crescimento de vegetação secundária entre os remanescentes ao longo do tempo proporcionou um aumento de 36% na riqueza de escarabeíneos da região, possibilitando também a homogeneização da comunidade entre os fragmentos e a floresta contínua. Contudo, o contexto de paisagem encontrado na área de estudo destes autores é completamente diferente do encontrado em áreas de Mata Atlântica da Zona da Mata mineira, pois o primeiro está imerso em uma vasta extensão de floresta contínua, que pode servir como fonte de colonizadores. As regiões de Mata Atlântica geralmente se encontram sob forte influência antrópica (TABARELLI et al., 2010) e, muito provavelmente, obedecem mais a um padrão metapopulacional (ou

metacomunitário) de manchas interligadas do que a de um continente/ilha, como provavelmente acontece na Amazônia.

No contexto de troca temporal de espécies, foi observado que a comunidade de Scarabaeinae pode ser separada em dois componentes: as espécies que persistem com o passar dos anos e aquelas que são transitórias, podendo ou não estar presente entre os anos. As espécies persistentes representaram 97% da abundância total obtida ao longo deste estudo, sendo, portanto, consideradas comuns, enquanto as transitórias representaram apenas 3% desta abundância total, sendo, portanto, espécies raras. Magurran e Henderson (2003) relatam que a raridade das espécies está relacionada com a sua persistência na paisagem. Este padrão pode também ser gerado por dificuldade amostral.

Das 25 espécies que não persistiram entre os anos (transitórias), 6 delas *Anomiopus alexandrei* (Canhedo, 2006), *A. germani* (Harold, 1867), *Ateuchus alipioi* (Pereira, 1954), *Deltochillum* aff. *valgum* (Burmeister, 1873), *Holocephalus eridanus* (Olivier, 1789) e *Trichillum* aff. *depilatum* (Balthasar, 1942) foram, provavelmente, coletadas ao acaso ao longo deste trabalho, já que apresentam hábitos alimentares diferentes das iscas que foram utilizadas para as coletas (observação pessoal Fernando Z. Vaz-de-Mello). Outras 5 espécies, *Dichotomius bos* (Blanchard, 1845), *D. carbonarius* (Mannerheim, 1829), *Onthophagus* aff. *hirculus* (Mannerheim, 1829) e *Onthophagus* aff. *ranunculus* (Arrow, 1913) apresentam preferência por ambientes de pastagem (observação pessoal Fernando Z. Vaz-de-Mello; LOUZADA; CARVALHO, 2009) e, dessa forma, podem ser consideradas espécies turistas no interior dos fragmentos. Espécies turistas não estabelecem populações viáveis, encontrando-se na comunidade por períodos breves (HALFFTER; MORENO, 2005).

Não houve mudanças no padrão de distribuição de espécies na paisagem fragmentada ao longo do tempo, tendo os fragmentos de maior tamanho e menor

isolamento sempre sustentado uma maior riqueza de espécies. Remanescentes grandes possuem maior riqueza por apresentar maior heterogeneidade de habitats, maior quantidade de recursos e, devido seu interior estar mais distante da matriz, o que diminui o efeito de borda e aumenta sua integridade (COLLINGE, 1996; FISHER; LINDENMAYER, 2007). Fragmentos menos isolados ficam mais susceptíveis à colonização, já que quanto menor o índice de isolamento, maior é a proximidade desses fragmentos com outros remanescentes de habitats apropriados, que podem ser fonte de colonizadores (SAUNDERS; HOBBS; MARGULES, 1991). Eventos de colonização auxiliam a diminuir os riscos de extinção das espécies devido ao efeito resgate (BROWN; KODRIC-BROWN, 1977; HANSKI; GILPIN, 1991).

Filgueiras, Ianuzzi e Leal (2011), ao estudarem os efeitos da fragmentação na comunidade de Scarabaeinae de Floresta Atlântica, também verificaram que a riqueza destes besouros é bastante influenciada pela área e isolamento dos fragmentos. Contudo, ainda não se sabia se esta resposta persistia ao longo do tempo.

Além dos fragmentos de menor tamanho sempre apresentarem uma menor riqueza, outro padrão encontrado foi que mais da metade das espécies comuns (abundantes) da paisagem não conseguiram persistir no interior destes fragmentos ao longo dos anos, se comportando como espécies transitórias. Isso mostra que as comunidades de Scarabaeinae nestes remanescentes pequenos são mais instáveis do que aquelas encontradas em fragmentos de maior tamanho, já que nesses fragmentos maiores grande parte das espécies comuns apresentou alta persistência temporal.

Em remanescentes de tamanho pequeno, os besouros se deparam com a disponibilidade de alimento reduzida (ESTRADA; ANZURES; COATES-ESTRADA, 1999), devido ao desaparecimento de grandes mamíferos e ao declínio da população de pássaros (LAURANCE et al., 2002), o que implica em

uma menor quantidade de fezes e carcaça. Além disso, os fragmentos pequenos possuem alta relação perímetro-área, sendo seu contato com a matriz circundante muito maior, o que faz com que o efeito de borda praticamente domine o interior do fragmento (COLLINGE, 1996). Estas condições podem, portanto, gerar a instabilidade populacional das espécies comuns nestas áreas. Isso acontece porque, dentre as espécies comuns, existem aquelas que toleram o ambiente de matriz e, portanto, apresentam maior capacidade de dispersão (HANSSON, 1991; JONSEN; FAHRIG, 1997), podendo sair desses fragmentos em busca de recursos, assim como recolonizá-los (HANSKI, 1994; TSCHARNTKE et al., 2002). Já aquelas espécies comuns, que são especialistas do ambiente florestal, evitam os ambientes abertos (HOWDEN; NEALIS, 1975; KLEIN, 1989), ficando muitas vezes restritas aos fragmentos pequenos (LARSEN; LOPERA; FORSYTH, 2008). Nesses remanescentes, estas geralmente não conseguem estabelecer grandes populações (TURNER, 1996), ficando susceptíveis a eventos estocásticos e, desse modo, podem declinar ou desaparecer ao longo do tempo (LAURANCE et al., 2002).

Dentro deste contexto de especialidade de hábitat e da habilidade de dispersão das espécies, verificou-se que os escarabeíneos especialistas de floresta e generalistas respondem de maneira diferente ao tamanho e ao isolamento dos fragmentos, e que esta resposta persiste ao longo do tempo. A porcentagem de especialistas aumenta à medida que se aumenta o tamanho e diminui o isolamento dos remanescentes, enquanto a porcentagem de generalistas é maior em fragmentos de menor tamanho e maior isolamento.

Somente fragmentos de maior tamanho apresentam condições ambientais apropriadas para sustentar uma grande proporção de escarabeíneos especialistas, já que, como relatado anteriormente, estes não toleram ambientes semelhantes ao da matriz (HOWDEN; NEALIS, 1975; KLEIN, 1989) e necessitam estar em locais que apresentem características típicas de florestas.

Por este motivo, os remanescentes de maior tamanho representam habitats insubstituíveis para as espécies restritas de florestas (TABARELLI et al., 2010). Estas espécies também apresentam uma capacidade de dispersão limitada (LARSEN; LOPERA; FORSYTH, 2008), o que é capaz de explicar sua alta porcentagem em remanescentes menos isolados. Dessa forma, estes representam ambientes mais apropriados para a sobrevivência dos escarabeíneos especialistas de floresta em sistemas fragmentados.

Já as espécies generalistas, por tolerar o ambiente de matriz e apresentar maior facilidade para se movimentar na paisagem (TSCHARNTKE et al., 2002), são capazes de dominar fragmentos pequenos e de maior isolamento. Além disso, a pequena porcentagem de escarabeíneos especialistas nos remanescentes menores e mais isolados faz com que estes locais apresentem menor competição (HUXEL; HASTINGS, 1998; NEE; MAY, 1992), o que facilita a invasão das espécies generalistas.

O grau de aninhamento em relação ao tamanho e ao isolamento dos fragmentos também obteve consistência temporal, com fragmentos menores e mais isolados contendo subamostras das espécies encontradas no fragmento maior e de maior riqueza. Patterson (1990) também verificou que o padrão de aninhamento de vários grupos taxonômicos prevaleceu em diferentes escalas temporais.

Ao longo do tempo, apenas três fragmentos pequenos apresentaram espécies exclusivas. Contudo, estas eram típicas de pastagens e deviam estar nestes locais como espécies turistas. Segundo Saunders, Hobbs e Margules (1991), remanescentes pequenos são mais susceptíveis a invasões de espécies de matriz do que os fragmentos grandes. Já os remanescentes de maior tamanho sustentaram espécies exclusivas em todos os anos. Fragmentos grandes abrigam espécies exclusivas porque, muitas vezes, são os únicos que mostram condições inerentes aos ambientes florestais mais intactos, apresentando características

ambientais distintas da matriz circundante (FILGUEIRAS; IANNUZZI; LEAL, 2011).

5 CONCLUSÃO

Apenas a hipótese 1 foi refutada, já que a riqueza de espécies não sofreu variação ao longo do tempo; contudo, as outras hipóteses foram confirmadas.

A comunidade de Scarabaeinae encontrada nos fragmentos de floresta Atlântica exibe características de hiperdinamismo em relação à troca temporal de espécies.

Os resultados deste trabalho mostram que fragmentos de maior tamanho e de menor isolamento devem ser prioridade nas iniciativas de conservação, já que sempre sustentaram uma maior riqueza de espécies. Além disso, estes remanescentes demonstraram ser habitats insubstituíveis para os escarabeíneos especialistas de floresta. O padrão de aninhamento encontrado em todos os anos serve para enfatizar esta ideia, já que fragmentos pequenos e mais isolados contêm apenas subamostras das espécies encontradas no remanescente mais rico.

Fragmentos de menor tamanho não tiveram espécies exclusivas ao longo do tempo e as comunidades encontradas nestes locais apresentaram grande instabilidade, pois nem as espécies comuns no contexto de paisagem obtiveram persistência entre os anos. Entretanto, a conservação destes não pode ser negligenciada, já que o que restou da Mata Atlântica está distribuído principalmente em fragmentos muito pequenos.

A restauração de fragmentos pequenos, dessa forma, deve ser uma realidade, mas, antes de elaborar este tipo de estratégia de conservação, é preciso olhar o contexto da paisagem. Os resultados deste trabalho demonstram que a regeneração de fragmentos pequenos não serviu para aumentar a riqueza de espécies, provavelmente porque estes situavam-se longe de fragmentos fontes de colonizadores.

Escarabeíneos especialistas de floresta e generalistas distribuem-se de maneira diferente nas paisagens fragmentadas, sendo os especialistas aqueles mais sensíveis à redução da área e ao isolamento.

Este estudo demonstra a importância do monitoramento das comunidades biológicas ao longo do tempo em paisagens fragmentadas, pois dados como estes são críticos para o entendimento dos efeitos da fragmentação.

REFERÊNCIAS

ANDRESEN, E. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. **Ecography**, Copenhagen, v. 26, n. 1, p. 87-97, fev. 2003.

ATMAR, W.; PATTERSON, B. D. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitats. **Oecologia**, Berlin, v. 96, n. 3, p. 373-382, dez. 1993.

AYRES, M.; AYRES JÚNIOR, M.; AYRES, D. L.; SANTOS, A. S. **Bioestat 5.0: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas**. Belém: IDSM/MCT/CNPq, 2007. 364 p.

BROWN, M.; DINSMORE, J. J. Habitat islands and the equilibrium theory of island biogeography: testing some predictions. **Oecologia**, Berlin, v. 75, n. 2, p. 426-429, primavera 1988.

BROWN, J. H.; KODRIC-BROWN, A. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. **Ecology**, Cambridge, v. 58, n. 2, p. 445-449, primavera 1977.

BROWN, J. H.; ERNEST, S. K. M.; PARODY, J. M.; HASKELL, J. P. Regulation of diversity: maintenance of species richness in changing environments. **Oecologia**, Berlin, v. 126, n. 3, p. 321-332, maio. 2001.

CEMIG. **Levantamento aerofotogramétrico: Ortofotos Monocromáticas**. Ponte Nova: Companhia Energética de Minas Gerais, 1987. 1 mapa. Escala: 1: 10.000.

CLARKE, K. R.; GORLEY, R. N. **Primer v.6: User manual / Tutorial**. Plymouth: PRIMER-E Ltd, 2009.

CLARKE, K. R.; WARWICK, R. M. **Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation**. 2 ed. Plymouth: Primer-E, 2001. 172 p.

COLLINGE, S. K. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. **Landscape and Urban Planning**, Amsterdam, v. 36, n. 1, p. 59-77, out. 1996.

COLWELL, R. K. **EstimateS**: statistical estimation of species richness and shared species from samples, v. 8.0. Storrs: Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, 2005. Disponível em: <<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>>. Acesso em: 25 fev. 2009.

DAVIES, K. F.; MARGULES, C. R.; LAWRENCE, J. F. Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? **Ecology**, Cambridge, v. 81, n. 5, p. 1450-1461, maio. 2000.

DAVIS, A. L. V.; PHILIPS, T. K. Regional fragmentation of rain forest in West Africa and its effect on local dung beetle assemblage structure. **Biotropica**, Washington, v. 41, n. 2, p. 215-220, mar. 2009.

DEBINSKI, D. M.; HOLT, R. D. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. **Conservation Biology**, Boston, v. 14, n. 2, p. 342-355, abr. 2000.

DESOUZA, O.; SCHOEREDER, J. H.; BROWN, V.; BIERREGAARD, R. O. A theoretical overview of the processes determining species richness in forest fragments. In: BIERREGAARD, R. O.; GASCON, C.; LOVEJOY, T.; MESQUITA, R. (Eds.). **Lessons from Amazonia**: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven & London: Yale University Press, 2001. p. 13-21.

DIAMOND, J. M. Avifaunal equilibria and species turnover rates on the Channel Islands of California. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 64, n. 1, p. 57-63, set. 1969.

ESCOBAR, F.; HALFFTER, G.; SOLÍS, A.; HALFFTER, V.; NAVARRETE, D. 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**, Oxford, v. 45, n. 6, p. 1584-1592, dez. 2008.

ESTRADA, A.; ANZURES, A. D.; COATES-ESTRADA, R. Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*), and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. **American Journal of Primatology**, New York, v. 48, n. 4, p. 253-262, jun. 1999.

ESTRADA, A.; COATES-ESTRADA, R.; ANZURES, A.; CAMMARANO, P. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 14, n. 4, p. 557-593, jul. 1998.

EWERS, R. M.; DIDHAM, R. K. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 81, n. 4, p.117-142, nov. 2006.

FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, Palo Alto, v. 34, p. 487-515, ago. 2003.

FEER, F.; HINGRAT, Y. Effects of forest fragmentation on a dung beetle community in French Guiana. **Conservation Biology**, Boston, v. 19, n. 4, p. 1103-1112, ago. 2005.

FERRAZ, G.; RUSSEL, G. J.; STOUFFER, P. C.; BIERREGAARD JR., R. O.; PIMM, S. L.; LOVEJOY, T. E. Rates of species loss from Amazonian forest fragments. **PNAS**, Washington, v. 100, n. 24, p. 14069-14073, nov. 2003.

FILGUEIRAS, B. K. C.; IANNUZZI, L.; LEAL, I. R. Habitat fragmentation alters the structure of dung beetles communities in the Atlantic Forest. **Biological Conservation**, Essex, v. 144, n. 1, p. 362 – 369, jan. 2011.

FISCHER, J.; LINDENMAYER, D. B. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 16, n. 3, p. 265-280, maio. 2007.

FUKAMI, T.; WARDLE, D. A. Long-term ecological dynamics: reciprocal insights from natural and anthropogenic gradients. **Proceedings of the Royal Society Biological Sciences**, London, v. 272, n. 1577, p. 2105-2115, out. 2005.

GASCON, C.; LOVEJOY, T. E.; BIERREGAARD JR., R. O.; MALCOLM, J. R.; STOUFFER, P. C.; VASCONCELOS, H. L.; LAURANCE, W. F.; ZIMMERMAN, B.; TOCHER, M.; BORGES, S. Matrix habitat and species richness in tropical forests remnants. **Biological Conservation**, Essex, v. 91, n. 2/3, p. 223-229, dez. 1999.

GILBERT, F. S. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 7, n. 3, p. 209-235, set. 1980.

GOTELLI, N.; COWELL, R. K. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. **Ecology Letters**, Oxford, v. 4, n. 4, p. 379 – 391, jul. 2001.

HALFFTER, G.; FAVILA, M. E. The Scarabaeidae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. **Biology International**, Paris, v. 27, p. 15-21, jul. 1993.

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

HALFFTER, G.; MORENO, C. E. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. In: HALFFTER, G.; SOBERÓN, J.; KOLEFF, P.; MELIC, A. (Eds). **Sobre diversidad biológica**: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma. Zaragoza: Monografías Tercer, 2005. p. 5-18.

HANSKI, I. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. **Trends in ecology and evolution**, Amsterdam, v. 9, n. 4, p. 131-135, abr. 1994.

HANSKI, I.; GILPIN, M. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. **Biological Journal of the Linnean Society**, London, v. 42, n. 1/2, p. 3-16, jan. 1991.

HANSSON, L. Dispersal and connectivity in metapopulations. **Biological Journal of the Linnean Society**, London, v. 42, n. 1/2, p. 89-113, jan. 1991.

HOWDEN, H. F.; NEALIS, V. G. Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). **Biotropica**, Washington, v. 7, n. 2, p. 77-85, jul. 1975.

HUXEL, G. R.; HASTINGS, A. Population size dependence, competitive coexistence and habitat destruction. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 67, n. 3, p. 446 – 453, maio. 1998.

JONSEN, I. D.; FAHRIG, L. Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. **Landscape Ecology**, Dordrecht, v. 12, n. 3, p. 185-197, jun. 1997.

KLEIN, B. C. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. **Ecology**, Tempe, v. 70, n. 6, p. 1715-1725, dez. 1989.

KRAUSS, J.; STEFFAN-DEWENTER, I.; TSCHARNTKE, T. Local species immigration, extinction, and turnover of butterflies in relation to habitat area and habitat isolation. **Oecologia**, Berlin, v. 137, n. 4, p. 591-602, dez. 2003.

LARSEN, T. H.; LOPERA, A.; FORSYTH, A. Understanding trait-dependent community disassembly: dung beetles, density functions, and forest fragmentation. **Conservation Biology**, Boston, v. 22, n. 5, p. 1288-1298, out. 2008.

LAURANCE, W. F. Hyperdynamism in fragmented landscapes. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 13, n. 4, p. 595-602, ago. 2002.

LAURANCE, W. F.; BIERREGAARD, R. O. **Tropical forests remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities**. Chicago: University of Chicago Press, 1997. 592 p.

LAURANCE, W. F.; LOVEJOY, T. E.; VASCONCELOS, H. L.; BRUNA, E. M.; DIDHAM, R. K.; STOUFFER, P. C.; GASCON, C.; BIERREGAARD, R. O.; LAURANCE, S. G.; SAMPAIO, E. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. **Conservation Biology**, Boston, v. 16, n. 3, p. 605-618, jun. 2002.

LEIDNER, A. K.; HADDAD, N. M.; LOVEJOY, T. E. Does tropical forest fragmentation increase long-term variability of butterfly communities? **PLoS ONE**, Cambridge, v. 5, n. 3, p. 1-8, mar. 2010.

LOBO, J. M.; MARTIN-PIERA, F.; VEIGA, C. M. Las trampas com cebo, sus posibilidades em el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. **Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol**, Montrouge, v. 25, n. 1, p. 77-100, 1988.

LOUZADA, J. N. C. **Efeitos da fragmentação florestal sobre a comunidade de Scarabaeidae (Insecta, Coleoptera)**. 2000. 97p. Tese (Doutorado em Entomologia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2000.

LOUZADA, J. N. C.; SILVA, P. R. C. Utilisation of introduced Brazilian pastures ecosystems by native dung beetles: diversity patterns and resource use. **Insect Conservation and Diversity**, Oxford, v. 2, n. 1, p. 45-52, fev. 2009.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The theory of island biogeography**. Princeton: Princeton University Press, 1967. 203 p.

MAGURRAN, A. E.; BAILLIE, S. R.; BUCKLAND, S. T.; DICK, J. M.; ELSTON, D. A.; SCOTT, E. M.; SMITH, R. I.; SOMERFIELD, P. J.; WATT, A. D. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. **Trends in ecology and evolution**, Amsterdam, v. 25, n. 10, p. 574-582, out. 2010.

MAGURRAN, A. E.; HENDERSON, P. A. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. **Nature**, London, v. 422, n. 6932, p. 714-716, abr. 2003.

MCGARIGAL, K.; CUSHMAN, S. A. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. **Ecological Applications**, Tempe, v. 12, n. 2, p. 335-345, abr. 2002.

NEE, S.; MAY, R. M. Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 61, n. 1, p. 37-40, fev. 1992.

PANIAGO, M. C. T. **Viçosa: mudanças socioculturais, evolução histórica e tendências**. Viçosa: Editora da UFV, 1990. 300 p.

PARODY, J. M.; CUTHBERT, F. J.; DECKER, E. H. The effect of 50 years of landscape change on species richness and community composition. **Global Ecology & Biogeography**, Oxford, v. 10, n. 3, p. 305-313, maio. 2001.

PATTERSON, B. C. The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. **Conservation Biology**, Boston, v. 1, n. 4, p. 323-334, dez. 1987.

PATTERSON, B. C. On the temporal development of nested subset patterns of species composition. **Oikos**, Copenhagen, v. 59, n. 3, p. 330-342, dez. 1990.

PEREIRA, R. A.; REIS, G. G.; REIS, M. G. F.; BRITES, R. S. Caracterização da paisagem, com ênfase em fragmentos florestais, do município de Viçosa, Minas Gerais. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 25, n. 3, p. 327-333, jul/set. 2001.

QUINTERO, I.; HALFFTER, G. Temporal changes in a community of dung beetles (Insecta: Coleoptera: Scarabaeinae) resulting from the modification and fragmentation of tropical rain forests. **Acta Zoológica Mexicana**, México, v. 25, n. 3, p. 625-649, 2009.

QUINTERO, I.; ROSLIN, T. Rapid recovery of dung beetle communities following habitat fragmentation in Central Amazonia. **Ecology**, Tempe, v. 86, n. 12, p. 3303-3311, dez. 2005.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R**: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2007. Disponível em: <<http://www.R-project.org>>. Acesso em: 25 fev. 2010.

RICKLEFS, R. E.; LOVETTE, I. J. The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 68, n. 6, p. 1142-1160, nov. 1999.

SAUNDERS, D. A.; HOBBS, R. J.; MARGULES, C. R. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. **Conservation Biology**, Boston, v. 5, n. 1, p. 18-32, mar. 1991.

SCHMIEGELOW, F. K. A.; MACHTANS, C. S.; HANNON, S. J. Are boreal birds resilient to forest fragmentation? An experimental study of short-term community responses. **Ecology**, Oxford, v. 78, n. 6, p. 1914-1932, set. 1997.

SCHOEREDER, J. H.; GALBIATI, C.; RIBAS, C. R.; SOBRINHO, T. G.; SPERBER, C. F.; DESOUZA, O.; LOPES-ANDRADE, C. Should we use proportional sampling for species-area studies? **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 31, n. 8, p. 1219-1226, ago. 2004.

TABARELLI, M.; AGUIAR, A. V.; RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; PERES, C. A. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: lesson from aging human-modified landscapes. **Biological Conservation**, Essex, v. 143, n. 10, p. 2328-2340, out. 2010.

TSCHARNTKE, T.; STEFFAN-DEWENTER, I.; KRUESS, A.; THIES, C. Characteristics of insect populations on habitat fragments: a mini review. **Ecological Research**, Tsukuba, v. 17, n. 2, p. 229-239, mar. 2002.

TURNER, I. M. Species loss in fragments of tropical rain forest: A review of evidence. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 33, n. 2, p. 200-209, aug. 1996.

TURNER, M. G.; COLLINS, S. T.; LUGO, A. E.; MAGNUSON, J. J.; RUPP, T. S.; SWANSON, F. J. Disturbance dynamics and ecological response: the contribution of long-term ecological research. **BioScience**, Washington, v. 53, n. 1, p. 46-56, jan. 2003.

VALVERDE, O. Estudo regional da Zona da Mata de Minas Gerais. **Revista Brasileira de Geografia**, Rio de Janeiro, v. 20, n. 1, p. 3-79, jan/mar. 1958.

WHITFIELD, S. M.; BELL, K. E.; PHILIPPI, T.; SASA, M.; BOLAÑOS, F.; CHAVES, G.; SAVAGE, J. M.; DONNELLY, M. A. Amphibian and reptile decline over 35 years at La Selva, Costa Rica. **PNAS**, Washington, v. 104, n. 20, p. 8352-8356, maio. 2007.

YAACOBI, G.; ZIV, Y.; ROSENZWEIG, M. L. Habitat fragmentation may not matter to species diversity. **Proceedings of the Royal Society B**, London, v. 274, n. 1624, p. 2409-2412, out. 2007.

CAPÍTULO 3

Taxas de imigração, extinção e de *turnover* de escarabeíneos em fragmentos de floresta Atlântica, em escala temporal curta e longa

RESUMO

A fragmentação de habitats tem sido um dos principais focos da biologia da conservação e o estudo da dinâmica temporal das comunidades presentes em fragmentos de hábitat, uma das grandes prioridades de pesquisa dentro desta problemática atual. Portanto, este trabalho foi realizado com o objetivo de testar se as taxas de imigração, extinção e *turnover* (troca) das espécies de Scarabaeinae mudam com a área e o isolamento de fragmentos de Floresta Atlântica, em escala temporal curta (intervalo de um a dois anos) e longa (intervalo de 14 a 16 anos). Os besouros Scarabaeinae foram capturados nos fragmentos florestais através de *pitfalls* iscados com fezes humanas e carcaça, sendo as coletas realizadas no verão dos anos de 1994, 1995, 1996 e 2010. No curto intervalo de tempo, as taxas de *turnover* e extinção foram menores com o aumento do tamanho dos remanescentes. Contudo, com o passar dos anos, a dinâmica das comunidades encontradas nos fragmentos de maior tamanho se tornou semelhante à dos remanescentes pequenos, devido a um aumento das taxas de extinção e de *turnover* nestes fragmentos maiores. Os remanescentes pequenos foram caracterizados por apresentar instabilidade temporal, enquanto os de maior tamanho foram mais estáveis ao longo do tempo. O isolamento influenciou somente as taxas de imigração dos escarabeíneos, tendo os fragmentos menos isolados apresentado as maiores taxas de colonização. Os besouros considerados especialistas de floresta foram aqueles mais afetados pelos efeitos da fragmentação florestal ao longo do tempo, apresentando as maiores taxas de extinção e *turnover* com a diminuição da área e as maiores taxas de imigração e *turnover* (este estando mais relacionado com a extinção) com a diminuição e aumento do isolamento, respectivamente. Os resultados deste trabalho documentam, pela primeira vez, os processos de extinção, imigração e *turnover* das espécies de Scarabaeinae em fragmentos de floresta tropical. Além disso, demonstram aspectos importantes para serem considerados em estratégias de conservação, pois revelam que, embora os fragmentos de maior tamanho sejam prioridade de preservação, devido à sua maior riqueza e maior estabilidade temporal, estes apresentam capacidade de conservação limitada em longo prazo. Além disso, os resultados confirmam que o isolamento

é um aspecto de suma importância para ser levado em consideração no planejamento de reservas, em qualquer escala temporal.

Palavras-chave: Teoria da Biogeografia de Ilhas. Fragmentação florestal. Rolobostas. Metapopulação. Estudos temporais.

ABSTRACT

Habitat fragmentation has been one of the main focuses in conservation biology, and the study of temporal dynamics of the communities active in these habitat remnants currently is placed in the core of this research goal. Thus, the aim of this study was to test the effects remnant area and isolation in the immigration, extinction and turnover rates of Scarabaeinae communities active in Atlantic Forest fragments. The study cover both short (interval of one to two years) and long term (interval of 14 to 16 years) scales. Dung beetles were surveyed in forest fragments using pitfall traps baited with human feces and carcass. The sampling was carried out on the summer of the years of 1994, 1995, 1996 and 2010. In short term scale, there was a negative relationship between turnover and extinction rates with the remnants size. However, over the years, the dynamic of communities found in larger fragments became similar to the dynamic of the small remnants, due to an increase of turnover and extinction rates in these large fragments. Smaller remnants were characterized by having temporal instability, while the larger ones were more stable over time. Isolation influenced the dung beetles immigration rates, with less isolated fragments showing the highest colonization rates. Forest specialist dung beetles were the most affected by forest fragmentation effects over time, having the highest extinction and turnover rates with the decrease of area, and the highest immigration and turnover rates (this being more related with extinction) with the decrease and increase of isolation, respectively. Our results report for the first time the extinction, immigration and turnover process in dung beetles communities in tropical forest fragments. Additionally, it shows important issues to be considered in conservation strategies, although larger fragments should be a preservation priority, because of their highest richness and temporal stability, but they present a limited conservation capacity in long term. Moreover, our results corroborate that isolation is an important aspect to be considered in the planning of protected areas, in any temporal scale.

Keywords: Island Biogeography Theory. Forest fragmentation. Dung beetles. Metapopulation. Temporal studies.

1 INTRODUÇÃO

A diversidade biológica atual está distribuída em paisagens que são verdadeiros mosaicos ambientais, com remanescentes do hábitat original de diferentes tamanhos, isolados uns dos outros por manchas de ambientes modificados pelo homem (COLLINGE, 1996; FAHRIG, 2003). Estas paisagens fragmentadas afetam direta e indiretamente populações e comunidades, levando muitas espécies ao declínio e à extinção (LAURANCE; BIERREGAARD, 1997; TURNER, 1996). Contudo, a elaboração de estratégias efetivas de conservação para minimizar a perda da biodiversidade depende do conhecimento sobre a dinâmica temporal e espacial das comunidades que vivem nestas paisagens fragmentadas.

A Teoria da Biogeografia de Ilhas, TBI (MACARTHUR; WILSON, 1967), formalizou a ideia de que a biota encontrada em ilhas é extremamente dinâmica, com espécies desaparecendo por meio de extinções locais e aparecendo, através de imigrações, com relativa frequência. Esta também postula que as taxas de imigração e extinção são altamente governadas pelo tamanho e o isolamento das ilhas. As ideias desta teoria serviram como base para guiar os estudos sobre a fragmentação de habitats. Neste contexto, já foi verificado que fragmentos maiores e mais isolados apresentam uma menor troca de espécies (*turnover*) em relação aos fragmentos de tamanho pequeno e menos isolados (LAURANCE, 2008; TURNER, 1996). O tamanho do remanescente está relacionado com disponibilidade de recursos, persistência das interações entre espécies e quantidade e heterogeneidade de habitats e microclimas, o que influencia o tamanho das populações, a persistência das espécies e a variação temporal das comunidades (EWERS; DIDHAM, 2006; FAHRIG, 2003; LAURANCE, 2008; TURNER, 1996). O isolamento refere-se à indisponibilidade de habitats adequados que circundam um fragmento

(TISCHENDORF et al., 2003). Dessa forma, é um fator fundamental para determinar as taxas de imigração, influenciando diretamente a colonização e a recolonização de espécies para um determinado remanescente (HUXEL; HASTINGS, 1998; LAURANCE, 2008; TURNER, 1996). A teoria de metapopulações (HANSKI, 1994; LEVINS, 1969) e, mais recentemente, a teoria de metacomunidades (GILPIN; HANSKI, 1991; LEIBOLD et al., 2004) forneceram novas ideias sobre os efeitos potenciais da imigração e extinção sobre a riqueza de espécies encontrada em remanescentes de hábitat.

Algumas premissas da TBI não se aplicam a paisagens fragmentadas, pois, ao contrário de ilhas, fragmentos de hábitat são circundados por uma matriz de ambientes antropizados (LOMOLINO, 2000), não necessariamente inóspitos. Esta matriz pode, eventualmente, ser uma fonte de espécies para os remanescentes, podendo influenciar a dinâmica e a composição de suas comunidades (DE SOUZA et al., 2001). Além disso, as espécies de um fragmento responderão de maneira diferente ao ambiente de matriz, podendo considerar este completamente inóspito ou, até mesmo, utilizar este ambiente para dispersar entre remanescentes (DRISCOLL, 2005; GASCON et al., 1999). A matriz, portanto, influencia a conectividade das paisagens fragmentadas (RICKETTS, 2001). Em função disso, Soinenen (2010) argumenta que um dos fatores que governam o *turnover* de espécies no espaço e no tempo é a capacidade de dispersão das espécies.

Embora já se tenha um amplo conhecimento sobre os efeitos da área e do isolamento de fragmentos na riqueza de espécies e na estrutura da comunidade, em poucos estudos testaram-se as mudanças temporais das taxas de imigração, extinção e *turnover* de espécies de comunidades biológicas (e.g. KRAUSS; STEFFAN-DEWENTER; TSCHARNTKE, 2003; SCHOEREDER et al., 2004). A obtenção de informações sobre como estes processos atuam ao longo do tempo é de extrema importância, pois aumenta a nossa habilidade de

generalizar e prever respostas futuras, além de permitir uma correta interpretação dos efeitos da área e isolamento em paisagens fragmentadas.

Os besouros da subfamília Scarabaeinae são um excelente grupo modelo para o estudo de padrões e processos em ecologia de comunidades (SPECTOR, 2006). Estes besouros são responsáveis por uma série de funções ecológicas em ecossistemas (NICHOLS et al., 2008), e tem demonstrado ser extremamente sensíveis aos efeitos da fragmentação (FEER; HINGRAT, 2005; LARSEN; LOPERA; FORSYTH, 2008; NICHOLS et al., 2007). Assim, os Scarabaeinae foram utilizados para avaliar como as taxas de imigração, extinção e *turnover* de espécies se comportam em relação à área e ao isolamento de fragmentos de Floresta Atlântica em curta e longa escala temporal. As seguintes hipóteses foram testadas:

H1) a troca (*turnover*) de espécies da comunidade de Scarabaeinae será menor com o aumento do tamanho e do isolamento dos fragmentos;

H2) fragmentos menores e mais isolados apresentarão menores taxas de imigração;

H3) fragmentos menores irão apresentar maiores taxas de extinção local;

H4) os Scarabaeinae especialistas de floresta apresentarão maiores taxas de *turnover* em fragmentos menores e mais isolados e maiores taxas de imigração em fragmentos maiores e de menor isolamento. Já as taxas de extinção serão maiores com o declínio do tamanho dos fragmentos;

H5) fragmentos menores e mais isolados apresentarão maior *turnover* e maior taxa de imigração de espécies generalistas, sendo a taxa de extinção maior nos fragmentos menores;

H6) estes padrões serão os mesmos, tanto em escala temporal curta como em escala temporal longa.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O trabalho foi realizado em Viçosa, MG, Brasil (20°45'S, 42°51'W), durante os meses de verão do ano de 2010, dando continuidade à pesquisa de Louzada (2000), que, em 1994, 1995 e 1996, fez um estudo no mesmo local, tratando dos efeitos da fragmentação florestal sobre a estrutura da comunidade de Scarabaeinae. Maiores detalhes sobre a região de estudo podem ser obtidos na seção 2.1, do capítulo 1, desta dissertação.

2.2 Fragmentos florestais estudados

Os fragmentos florestais utilizados para este estudo foram os mesmos usados por Louzada (2000). Estes compreendem 18 fragmentos de Mata Atlântica de diferentes tamanhos, com área variando entre 3,1 e 298,9 ha, e diferentes graus de isolamento. Maiores detalhes sobre os fragmentos florestais estudados podem ser obtidos na seção 2.2, do capítulo 1 desta dissertação.

2.3 Amostragem dos Scarabaeinae

Este trabalho seguiu metodologia de coleta semelhante à de Louzada (2000), a fim de realizar uma posterior comparação de dados. Os Scarabaeinae foram coletados por meio de armadilhas de queda do tipo *pitfall* iscadas com fezes humanas e carcaça (baço de boi apodrecido após dois dias em temperatura ambiente). Nos 18 fragmentos florestais, foram distribuídas parcelas e cada parcela apresentava um total de 8 *pitfalls*. Maiores detalhes sobre a metodologia

de amostragem de Scarabaeinae podem ser obtidos na seção 2.3, do capítulo 1, desta dissertação.

2.4 Identificação dos Scarabaeinae

Todos os Scarabaeinae capturados foram identificados no menor nível taxonômico possível. Maiores informações sobre como foi realizada a identificação dos besouros podem ser obtidas na seção 2.4, do capítulo 1, desta dissertação.

2.5 Reconhecimento das espécies generalistas e especialistas de floresta

As espécies de Scarabaeinae foram caracterizadas como especialistas de floresta ou generalistas. Esta caracterização objetivou verificar a habilidade das espécies em utilizar os ambientes abertos de matriz e das espécies de matriz em entrar nos fragmentos. Maiores informação sobre esta caracterização podem ser obtidas na seção 2.5, do capítulo 1, desta dissertação.

2.6 Análise dos dados

As taxas de imigração, extinção e *turnover* de espécies foram calculadas para cada fragmento em cada um dos intervalos de anos: 1994 vs 1995; 1995 vs 1996; 1994 vs 2010; 1995 vs 2010 e 1996 vs 2010.

O evento de imigração (I) foi definido pelo aparecimento de espécies de um ano para outro em um determinado fragmento, por exemplo, quando as espécies não foram encontradas em um remanescente no ano de 1996, mas estavam presentes no ano de 2010. O cálculo da taxa de imigração foi feito por meio da seguinte fórmula: $I/(P - S_{ANO1})$ (CROOKS et al., 2001; KRAUSS;

STEFFAN-DEWENTER; TSCHARNTKE, 2003), em que (I) representa o valor absoluto de imigrações de um determinado fragmento, ou seja, o número de espécies que apareceram de um ano para outro; (P) representa o total de espécies encontradas em todos os fragmentos nos dois eventos de coleta, do intervalo de tempo considerado para a análise e (S_{ANO1}), o número de espécies capturadas no fragmento durante o primeiro evento de coleta. Portanto, a taxa de imigração é expressa como uma proporção do número de espécies imigrantes em relação ao número de espécies que estavam disponíveis na paisagem para colonizar aquele fragmento, durante o intervalo de tempo considerado para o cálculo (THORNTON; ZANN; STEPHENSON, 1990).

O evento de extinção (E) foi definido pelo desaparecimento de espécies de um ano para outro em um determinado fragmento, por exemplo, quando as espécies foram encontradas em um remanescente no ano de 1996, mas não estavam presentes no ano de 2010. O cálculo da taxa de extinção foi feito por meio da seguinte fórmula: (E/S_{ano1}) (CROOKS et al., 2001; KRAUSS; STEFFAN-DEWENTER; TSCHARNTKE, 2003), em que (E) representa o valor absoluto de extinção de um determinado fragmento, ou seja, o número de espécies que desapareceram de um ano para outro e (S_{ANO1}), a riqueza de espécies do fragmento obtida no primeiro evento de coleta. Esta taxa expressa a proporção de extinções em relação ao número de espécies que já se encontravam no fragmento, assim também como mostra a importância que cada evento de extinção pode ter em relação à riqueza de espécies do remanescente (SHOEREDER et al., 2004).

O cálculo do *turnover* de espécies foi feito por meio da seguinte fórmula: $(I + E)/(S_{ano1} + S_{ano2})$ (KRAUSS; STEFFAN-DEWENTER; TSCHARNTKE, 2003).

Com o objetivo de conhecer as taxas de imigração que ocorreram nos fragmentos de floresta Atlântica em escala temporal curta, foi feita uma média

das taxas de imigração de cada fragmento obtidas nos intervalos de anos de 1994 vs 1995 e 1995 vs 1996. O mesmo foi feito para se obter a taxa de imigração média em escala temporal longa, porém, os intervalos de anos considerados para o cálculo foram os seguintes: 1994 vs 2010, 1995 vs 2010 e 1996 vs 2010. Este mesmo processo foi realizado para conhecer as taxas de *turnover* e de extinção média de cada fragmento nas duas escalas temporais.

Os valores médios das taxas de imigração e *turnover* de espécies em escala temporal curta e longa foram correlacionados com o tamanho e o isolamento dos fragmentos, enquanto os valores médios das taxas de extinção foram correlacionados apenas com o tamanho dos fragmentos, por meio da análise de correlação de Spearman, realizada no programa Bioestat 5.0 (AYRES et al., 2007).

Foram calculadas também as taxas de extinção, imigração e de *turnover* das espécies generalistas e especialistas de floresta para cada remanescente. Estes cálculos foram feitos da mesma forma descrita anteriormente e as taxas obtidas em escala temporal curta e longa também correlacionadas com o tamanho e isolamento dos fragmentos.

Como o isolamento não apresenta efeito direto na taxa de extinção de espécies, estas duas variáveis não foram correlacionadas. O isolamento interfere somente na possibilidade de colonização para os fragmentos, o que auxilia a diminuir os riscos de extinção das espécies devido ao efeito de resgate. Dessa forma, qualquer explicação sobre os efeitos do isolamento sobre a riqueza de espécies poderá ser obtida por meio das correlações deste isolamento com as taxas de imigração e *turnover* (SCHOEREDER et al., 2004).

A análise de correlação de Spearman foi também realizada para verificar se a área dos fragmentos estava correlacionada com o isolamento. A importância de fazer esta análise está no fato de conhecer a estrutura do sistema fragmentado, já que as áreas de estudo não foram manipuladas experimentalmente e sim

representam uma paisagem real. Dessa forma, é possível saber se fragmentos de maior tamanho são mais ou menos isolados que os de menor tamanho ou se não existe tal correlação.

3 RESULTADOS

Ao longo dos quatro eventos de coleta, foram contabilizadas 53 espécies de Scarabaeinae nos fragmentos de floresta Atlântica da região de Viçosa, MG. Deste total, 39 espécies foram consideradas especialistas de floresta e 14 generalistas em relação ao hábitat. Maiores detalhes sobre o padrão de distribuição das espécies entre os anos de coleta e entre os fragmentos estudados encontram-se nos APÊNDICES, Tabelas 1A, 1B, 1C, 1D e 1E.

3.1 Efeito da área e isolamento dos fragmentos nas taxas de imigração, extinção e *turnover* de espécies

Em escala temporal curta, as taxas de *turnover* e de extinção das espécies de Scarabaeinae foram significativamente correlacionadas com a área do fragmento, apresentando correlação negativa com esta (*turnover*: $r = -0,7481$; $p = 0,0003$; Extinção: $r = -0,7337$; $p = 0,0005$) (Gráfico 1). Contudo, em escala temporal longa, foi observado que estas correlações deixam de existir, não sendo mais encontradas diferenças significativas nas taxas de *turnover* e de extinção de espécies entre fragmentos de maior e menor tamanho (*turnover*: $r = -0,3457$; $p = 0,15$; Extinção: $r = -0,0980$; $p = 0,69$) (Gráfico 1). As taxas de imigração não apresentaram correlação com a área dos remanescentes em nenhuma das escalas temporais (escala temporal curta: $r = 0,2569$; $p = 0,30$; escala temporal longa: $r = 0,3808$; $p = 0,11$). Porém, a imigração de escarabeíneos foi significativamente correlacionada ao isolamento, com fragmentos mais isolados apresentando menores taxas de imigração em escala temporal curta ($r = -0,5149$; $p = 0,02$) e longa ($r = -0,6264$; $p = 0,005$) (Gráfico 1). As taxas de *turnover* não apresentaram correlação com o isolamento dos remanescentes, nem em escala

temporal curta ($r = 0,3023$; $p = 0,22$) e nem em escala temporal longa ($r = 0,2002$; $p = 0,31$).

Não foi encontrada correlação entre a área dos fragmentos e o isolamento ($r = -0,3250$; $p = 0,18$).

3.2 Efeito da área e isolamento dos fragmentos nas taxas de imigração, extinção e *turnover* das espécies especialistas de floresta

A taxa de *turnover* das espécies de Scarabaeinae restritas de floresta sempre diminuiu com o aumento da área dos fragmentos. Em escala temporal curta, esta correlação foi altamente significativa ($r = -0,7626$; $p = 0,0002$), quando comparada com a análise de correlação realizada para escala temporal longa ($r = -0,4922$; $p = 0,03$) (Gráfico 2). A taxa de extinção se comportou da mesma forma descrita anteriormente, quando todas as espécies foram consideradas, apresentando correlação negativa com a área dos fragmentos em curto prazo ($r = -0,7440$; $p = 0,0003$) e perdendo esta correlação em longo prazo ($r = -0,1785$; $p = 0,47$) (Gráfico 2). A taxa de imigração dos escarabeíneos especialistas não foi correlacionada com o tamanho dos fragmentos em nenhuma das escalas temporais (Curta: $r = 0,2136$; $p = 0,39$; Longa: $r = 0,2033$; $p = 0,41$).

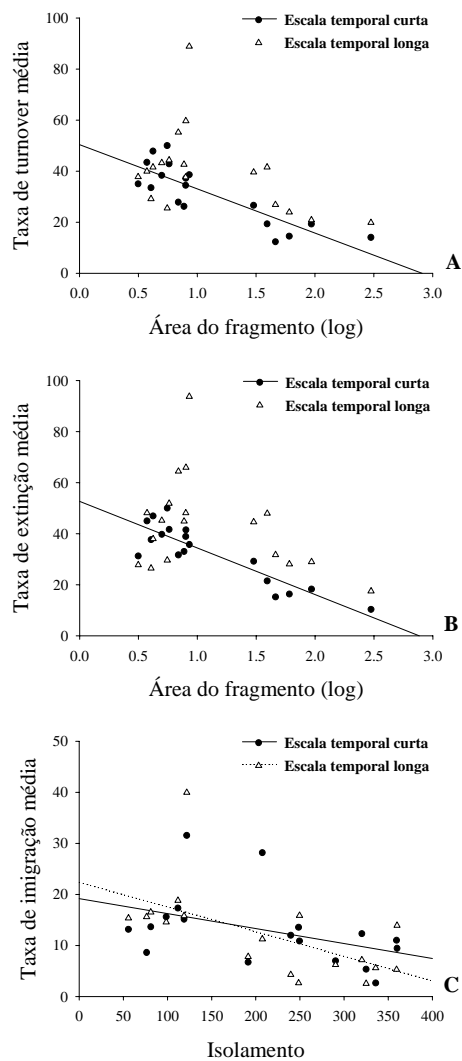


Gráfico 1 (A) Relação entre taxa de *turnover* média com a área dos fragmentos de floresta Atlântica em escala temporal curta (1-2 anos) ($r = -0,7481$; $p = 0,0003$) e longa (14-16 anos) ($r = -0,3457$; $p = 0,15$); (B) Relação entre taxa de extinção média com a área dos fragmentos florestais em escala temporal curta ($r = -0,7337$; $p = 0,0005$) e longa ($r = -0,0980$; $p = 0,69$); (C) Relação entre taxa de imigração média com o isolamento dos fragmentos florestais em escala temporal curta ($r = -0,5149$; $p = 0,02$) e longa ($r = -0,6264$; $p = 0,005$)

As taxas de *turnover* e de imigração dos Scarabaeinae restritos de floresta foram significativamente correlacionadas ao isolamento dos fragmentos, com remanescentes mais isolados sempre apresentando maiores taxas de *turnover* (escala temporal curta: $r = 0,4943$; $p = 0,03$; escala temporal longa: $r = 0,4881$; $p = 0,03$) e os menos isolados sempre com maiores taxas de imigração de escarabeíneos especialistas (escala temporal curta: $r = -0,4489$; $p = 0,049$; escala temporal longa: $r = -0,5479$; $p = 0,01$) (Gráfico 3).

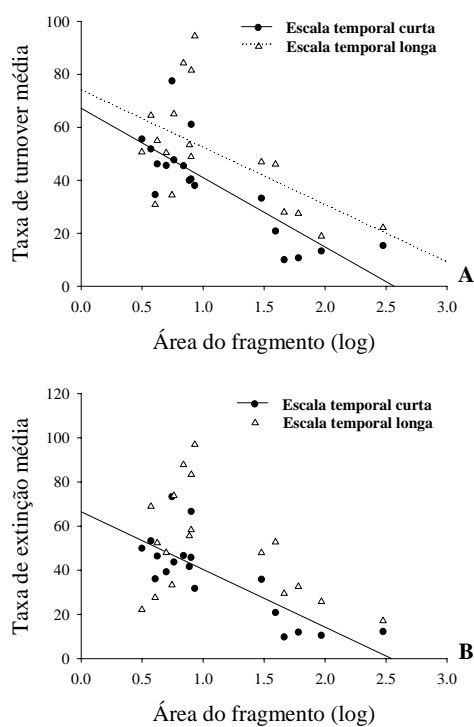


Gráfico 2 (A) Relação entre a taxa de *turnover* média dos escarabeíneos especialistas de floresta com a área dos fragmentos de floresta Atlântica da região de Viçosa, MG em escala temporal curta ($r = -0,7626$; $p = 0,0002$) e longa ($r = -0,4922$; $p = 0,03$); (B) Relação entre a taxa de extinção média dos escarabeíneos especialistas de floresta com a área dos fragmentos em escala temporal curta ($r = -0,7440$; $p = 0,0003$) e longa ($r = -0,1785$; $p = 0,47$)

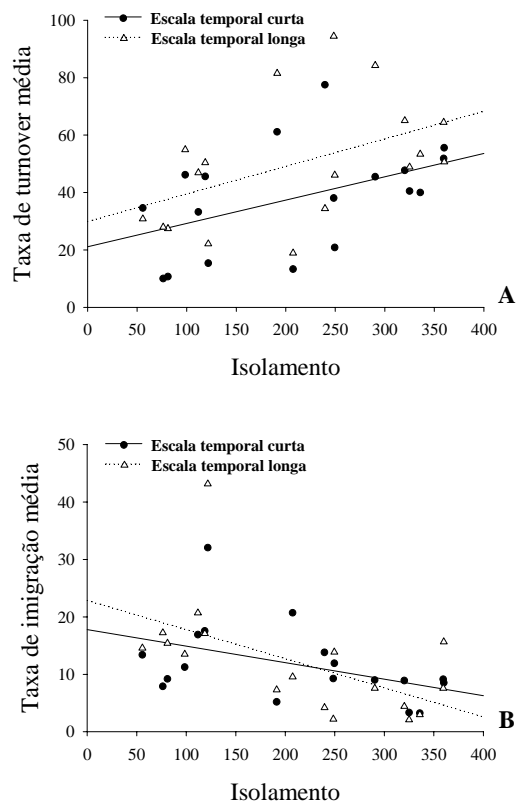


Gráfico 3 (A) Relação entre a taxa de *turnover* média dos Scarabaeinae especialistas de floresta com o isolamento dos fragmentos de floresta Atlântica da região de Viçosa, MG, em escala temporal curta ($r = 0,4943$; $p = 0,03$) e longa ($r = 0,4881$; $p = 0,03$); (B) Relação entre a taxa de imigração média dos especialistas de floresta com o isolamento dos fragmentos em escala temporal curta ($r = -0,4489$; $p = 0,049$) e longa ($r = -0,5479$; $p = 0,01$)

3.3 Efeito da área e isolamento dos fragmentos nas taxas de imigração, extinção e *turnover* das espécies generalistas

Diferentemente dos especialistas de floresta, as taxas de imigração, extinção e *turnover* dos escarabeíneos generalistas em relação ao hábitat não foram correlacionadas a área e ao isolamento dos fragmentos.

Não foi encontrada correlação entre a taxa de *turnover* das espécies generalistas com a área (escala temporal curta: $r = -0,3665$; $p = 0,13$; escala temporal longa: $r = 0,1083$; $p = 0,66$) e com o isolamento dos fragmentos (escala temporal curta: $r = -0,0495$; $p = 0,84$; escala temporal longa: $r = 0,0897$; $p = 0,72$). A taxa de extinção não foi afetada significativamente pela área dos fragmentos (escala temporal curta: $r = -0,2728$; $p = 0,27$; escala temporal longa: $r = 0,1413$; $p = 0,57$) e a taxa de imigração dos generalistas não apresentou correlação com a área (escala temporal curta: $r = 0,2136$; $p = 0,11$; escala temporal longa: $r = 0,4275$; $p = 0,07$) e nem com o isolamento dos remanescentes (escala temporal curta: $r = -0,1655$; $p = 0,51$; escala temporal longa: $r = -0,4285$; $p = 0,07$).

4 DISCUSSÃO

Os resultados deste trabalho documentam, pela primeira vez, os processos de *turnover*, extinção e imigração da comunidade de Scarabaeinae em fragmentos de floresta tropical. Além disso, neste estudo retratam-se os efeitos da fragmentação florestal na dinâmica da comunidade de escarabeíneos em escala temporal, mostrando padrões encontrados tanto em um curto intervalo de tempo (1 ano) como em um longo intervalo (14 a 16 anos).

Várias pesquisas já relataram que fragmentos de hábitat de menor tamanho apresentam um maior *turnover* de espécies em relação a fragmentos de maior tamanho (e.g: KRAUSS; STEFFAN-DEWENTER; TSCHARNTKE, 2003; LAURANCE, 2008; TSCHARNTKE et al., 2002; TURNER, 1996). Este mesmo padrão foi encontrado em escala temporal curta, para todas as espécies de Scarabaeinae e para as especialistas de floresta. Contudo, isso é perdido em longa escala temporal, em que apenas as especialistas de floresta continuam apresentando a mesma resposta anterior.

A explicação para a perda desta correlação em longo prazo está no fato de que as taxas de *turnover* das espécies de Scarabaeinae aumentaram em todos os remanescentes de maior tamanho, se igualando às taxas que ocorreram em alguns fragmentos pequenos. Por sua vez, as taxas de *turnover* dos fragmentos de menor tamanho apresentaram grande variação em valores e, embora os escarabeíneos especialistas de floresta tenham continuado a responder da mesma forma, foi observado que a correlação já não foi mais altamente significativa, havendo um aumento do *turnover* destas espécies nos fragmentos de maior tamanho ao longo do tempo.

Existem evidências de que ecossistemas fragmentados são hiperdinâmicos. Um dos parâmetros encontrados é o aumento no *turnover* de espécies destes locais, principalmente naqueles fragmentos de tamanho

reduzido, podendo, marcadamente, aumentar o risco de extinção das populações presentes (LAURANCE, 2002, 2008). Os resultados aqui apresentados mostram que os fragmentos de floresta Atlântica de maior tamanho da região de Viçosa também estão submetidos a este elevado dinamismo, característico dos ecossistemas fragmentados. Porém, estes remanescentes apresentam maior estabilidade temporal em relação aos fragmentos menores, já que o aumento das taxas de *turnover* foi somente observado em escala temporal longa.

Assim como os padrões documentados para o processo de *turnover*, fragmentos de menor tamanho também estão submetidos a uma maior taxa de extinção de espécies (CROOKS et al., 2001; KRAUSS; STEFFAN-DEWENTER; TSCHARNTKE, 2003; TURNER, 1996). Os resultados mostraram que, em escala temporal curta, os remanescentes menores caracterizaram-se por apresentar as maiores taxas de extinção de Scarabaeinae.

Schoereder et al. (2004), ao estudarem as taxas de extinção e colonização de formigas nos mesmos fragmentos deste estudo, também encontraram esta resposta. Porém, foi verificado que apenas os escarabéneos especialistas de floresta responderam dessa maneira, enquanto os generalistas não apresentaram correlação entre suas taxas de extinção e a área dos fragmentos.

As altas taxas de extinção encontradas em fragmentos de tamanho pequeno estão relacionadas às condições adversas encontradas nestas áreas, como a perda da qualidade e da quantidade de habitats. Neste contexto, estes também não conseguem manter grandes populações e pequenas populações são mais susceptíveis à extinção (COLLINGE, 1996; DE SOUZA et al., 2001; ROBINSON; QUINN, 1988). Os besouros Scarabaeinae de remanescentes pequenos ainda se deparam com uma grande diminuição de seus recursos alimentares, devido ao declínio de vertebrados nestes locais (ESTRADA;

ANZURES; COATES-ESTRADA, 1999; FILGUEIRAS; IANUZZI; LEAL, 2011).

Em longa escala temporal, as taxas de extinção também deixaram de apresentar correlação com a área dos fragmentos, até mesmo para as espécies restritas de floresta. Portanto, da mesma forma que o *turnover*, observou-se um aumento no valor das taxas de extinção em todos os remanescentes de maior tamanho, fazendo com que estas se iguallassem às taxas de alguns fragmentos pequenos, assim também como as taxas de extinção dos fragmentos de menor tamanho apresentaram grande variação em valores. Este é um resultado alarmante, pois mostra que nem mesmo os remanescentes de maior tamanho são capazes de sustentar a fauna de Scarabaeinae ao longo de 16 anos. E, até para os escarabeíneos especialistas de floresta, esses remanescentes apresentaram pequeno valor de conservação em longo prazo. É importante ressaltar que os fragmentos maiores aqui citados variam de 30 a 300 ha, não sendo, de fato, grandes. Contudo, esta é a realidade atual da Mata Atlântica, em que mais de 80% dos remanescentes apresentam área menor que 50 ha (RIBEIRO et al., 2009).

Ferraz et al. (2003), ao estudarem as taxas de perda de espécies de pássaros em fragmentos florestais na Amazônia, verificaram que, em menos de 15 anos, remanescentes de 100 hectares perderam metade das suas espécies. Além disso, relataram que um aumento de 10.000 vezes na área gera um aumento de 10 vezes no tempo em que os fragmentos levarão para perder metade das espécies que eles irão eventualmente perder. Portanto, as estratégias de conservação devem ser voltadas para os maiores fragmentos, já que estes conseguem sustentar as espécies por mais tempo e, ao longo deste tempo, o fragmento pode regenerar por meio do crescimento de floresta secundária e, dessa forma, garantir um aumento da sua estabilidade temporal (FERRAZ et al., 2003).

Os resultados deste estudo, assim como os encontrados por Ferraz et al. (2003), levam a pensar na verdadeira eficácia de áreas protegidas para a conservação da biodiversidade. Mas, são descobertas como estas que possibilitam aprimorar o desenho e o manejo das unidades de conservação (LOVEJOY, 2006).

É importante ressaltar que o significado de taxa de extinção deste trabalho remete apenas para a questão da espécie não ter sido capturada de um ano para o outro, portanto, não significa que ela esteja realmente extinta. Contudo, os resultados aqui obtidos nos colocam a par da dinâmica que possivelmente está ocorrendo no interior dos fragmentos.

Ao contrário do esperado, fragmentos de maior tamanho não tiveram as maiores taxas de imigração, em nenhuma das escalas temporais. Esta resposta foi a mesma, tanto para os escarabeíneos restritos de floresta como para os generalistas. Schoereder et al. (2004) também constataram que a taxa de colonização da comunidade de formigas não foi influenciada pelo tamanho dos fragmentos. Teoricamente, áreas maiores são mais facilmente encontradas por colonizadores do que áreas menores (DE SOUZA et al., 2001; MACARTHUR; WILSON, 1967). Contudo, os resultados deste trabalho demonstraram que o fator que realmente influencia as taxas de imigração de escarabeíneos é o isolamento dos fragmentos, sendo o tamanho da área não tão importante para este processo. Tanto em escala temporal curta como em escala temporal longa, a taxa de imigração dos Scarabaeinae foi maior nos fragmentos menos isolados.

Neste contexto, apenas os especialistas de floresta foram afetados pelo isolamento, enquanto os generalistas apresentaram taxas de imigração semelhantes, tanto nos fragmentos mais isolados como nos menos isolados. Estes resultados evidenciam a importância potencial de corredores de floresta para atuar como uma fonte de conectividade entre dois ou mais remanescentes isolados e, dessa forma, permitir a movimentação dos escarabeíneos

especialistas entre esses fragmentos. A inclusão de corredores no projeto de reservas tem se tornado uma importante tática de conservação para proteção da diversidade biológica, já que pode diminuir os riscos de extinção e aumentar a probabilidade de sobrevivência das espécies (BEIER; NOSS, 1998; BENNETT, 2003; CHETKIEWICZ; ST. CLAIR; BOYCE, 2006). Além do uso de corredores, ressalta-se também a importância do incentivo a matrizes mais permeáveis aos fluxos biológicos. Gascon et al. (1999) relatam que a matriz da paisagem influencia enormemente na dinâmica das comunidades encontradas em fragmentos florestais e, portanto, o manejo da matriz é uma abordagem que deve ser inserida nos planos para a conservação das populações de paisagens fragmentadas.

O isolamento dos remanescentes influenciou a taxa de *turnover* apenas das espécies restritas de floresta, sendo esta taxa maior nos fragmentos mais isolados. O cálculo do *turnover* é feito por meio de uma proporção da soma das extinções e imigrações que ocorreram em determinado fragmento com a soma da riqueza de espécies obtida neste fragmento nos dois eventos de coleta considerados para o cálculo. Como as taxas de imigração destas espécies responderam de forma contrária, apresentando correlação negativa com o isolamento, possivelmente estas maiores taxas de *turnover* nos remanescentes mais isolados estão relacionadas a maiores valores absolutos de extinção nestes locais. Isso significa que fragmentos de maior isolamento apresentam poucas imigrações de espécies restritas de floresta, não possibilitando o efeito de resgate das populações ali já existentes e aumentando, dessa forma, o número de extinções.

Os resultados apresentados mostram que os escarabeíneos especialistas de floresta são muito mais afetados pela redução da área e aumento do isolamento dos fragmentos florestais em relação às espécies generalistas. Krauss, Steffan-Dewenter e Tschardt (2003) encontraram esta mesma resposta

ao estudar as taxas de *turnover*, extinção e imigração de borboletas, relatando que as especialistas de hábitat sustentam melhor as predições da Teoria da Biogeografia de Ilhas.

Já foi documentado que escarabeíneos especialistas de floresta evitam áreas abertas e geralmente ficam restritos ao ambiente florestal (FEER; HINGRAT, 2005; KLEIN, 1989), sendo, dessa forma, mais afetados pelos efeitos da fragmentação (GASCON et al., 1999; LARSEN; LOPERA; FORSYTH, 2008). Já as espécies generalistas em relação ao hábitat apresentam grande capacidade de dispersão (LARSEN; LOPERA; FORSYTH, 2008), podendo atravessar ambientes de matriz e ir de um fragmento a outro à procura de recursos (TSCHARNTKE et al., 2002). A habilidade de dispersão auxilia as espécies a lidar com ambientes fragmentados (DEN BOER, 1990; GASCON et al., 1999; THOMAS, 2000; TSCHARNTKE et al., 2002) e, por este motivo, estas são menos sensíveis à perda e à redução da área e isolamento de habitats. Isso corrobora com o que foi encontrado neste estudo, em que as espécies generalistas não foram afetadas pelo tamanho e pelo isolamento dos fragmentos em nenhuma escala temporal.

Frente aos dados apresentados neste estudo, os fragmentos pequenos e mais isolados sempre sustentaram populações caracterizadas por apresentar grande variabilidade ao longo do tempo, sendo estas, portanto, mais susceptíveis à extinção por eventos estocásticos e demográficos (LAURANCE, 2002, 2008; RICKLEFS; LOVETTE, 1999; TURNER, 1996).

5 CONCLUSÃO

Ao contrário do esperado, a dinâmica da comunidade dos Scarabaeinae encontrados em fragmentos de floresta Atlântica foi diferente em curto e em longo intervalo de tempo. Portanto, os resultados deste estudo corroboram a importância da realização de pesquisas em diferentes escalas temporais, já que isso possibilita o entendimento da resposta das populações e comunidades à pressão antrópica ao longo do tempo.

Apesar de os fragmentos de maior tamanho sustentarem uma maior riqueza de espécies (ver Capítulo 1), foi verificado que a dinâmica destes se torna semelhante à de fragmentos pequenos em longa escala temporal. Dentro do contexto de conservação, é possível concluir que o fator tempo tem uma importância maior que o tamanho da área em si, já que, em longo prazo, os remanescentes grandes não serão capazes de sustentar a riqueza que apresentam. Esta realidade acaba colocando incertezas na real eficácia das áreas protegidas para a conservação da biodiversidade. Contudo, fragmentos maiores garantem uma maior estabilidade temporal para as comunidades ali presentes e, por este motivo, ainda devem ser o foco das estratégias de conservação em áreas de Floresta Atlântica, já que remanescentes de menor tamanho sempre apresentam uma dinâmica elevada, independente da escala temporal.

Além do tamanho, o isolamento dos fragmentos também é um fator que deve ser levado em consideração no planejamento de reservas, já que afeta diretamente a capacidade de imigração dos besouros Scarabaeinae. Ressalta-se aqui a importância potencial de corredores ecológicos e do manejo da matriz para manter ou restabelecer a conectividade de uma paisagem fragmentada.

O conhecimento da dinâmica temporal de fragmentos florestais fornece subsídios para auxiliar na tomada de decisões referentes às práticas e às

estratégias de manejo e conservação de habitats fragmentados, já que possibilita generalizar e prever respostas futuras.

REFERÊNCIAS

- AYRES, M.; AYRES JÚNIOR, M.; AYRES, D. L.; SANTOS, A. S. **Bioestat 5.0**: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Belém: IDSM/MCT/CNPq, 2007. 364 p.
- BEIER, P.; NOSS, R. F. Do habitat corridors provide connectivity? **Conservation Biology**, Boston, v. 12, n. 6, p. 1241-1252, dez. 1998.
- BENNET, A. F. **Linkages in the landscape**: The role of corridors and connectivity in wildlife conservation. Gland, Switzerland and Cambridge: IUCN, 2003. 254 p.
- CHETKIEWICZ, C. B.; ST. CLAIR, C. C.; BOYCE, M. S. Corridors for conservation: integrating pattern and process. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 37, p. 317-342, dez. 2006.
- COLLINGE, S. K. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. **Landscape and Urban Planning**, Amsterdam, v. 36, n. 1, p. 59-77, out. 1996.
- CROOKS, K. R.; SUAREZ, A. V.; BOLGER, D. T.; SOULÉ, M. E. Extinction and colonization of birds on habitat islands. **Conservation Biology**, Boston, v. 15, n. 1, p. 159-172, fev. 2001.
- DEN BOER, P. J. The survival value of dispersal in terrestrial arthropods. **Biological Conservation**, Essex, v. 54, n. 3, p. 175-192, 1990.
- DESOUZA, O.; SCHOEREDER, J. H.; BROWN, V.; BIERREGAARD, R. O. A theoretical overview of the processes determining species richness in forest fragments. In: BIERREGAARD, R. O.; GASCON, C.; LOVEJOY, T.; MESQUITA, R. (Eds.). **Lessons from Amazonia**: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven & London: Yale University Press, 2001. p. 13-21.
- DRISCOLL, D. A. Is the matrix a sea? Habitat specificity in a naturally fragmented landscape. **Ecological Entomology**, London, v. 30, n. 1, p. 8-16, fev. 2005.

ESTRADA, A.; ANZURES, A. D.; COATES-ESTRADA, R. Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*), and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. **American Journal of Primatology**, New York, v. 48, n. 4, p. 253-262, jun. 1999.

EWERS, R. M.; DIDHAM, R. K. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 81, n. 4, p.117-142, nov. 2006.

FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, Palo Alto, v. 34, p. 487-515, ago. 2003.

FEER, F.; HINGRAT, Y. Effects of forest fragmentation on a dung beetle community in French Guiana. **Conservation Biology**, Boston, v. 19, n. 4, p. 1103-1112, ago. 2005.

FERRAZ, G.; RUSSEL, G. J.; STOUFFER, P. C.; BIERREGAARD JR., R. O.; PIMM, S. L.; LOVEJOY, T. E. Rates of species loss from Amazonian forest fragments. **PNAS**, Washington, v. 100, n. 24, p. 14069-14073, nov. 2003.

FILGUEIRAS, B. K. C.; IANNUZZI, L.; LEAL, I. R. Habitat fragmentation alters the structure of dung beetles communities in the Atlantic Forest. **Biological Conservation**, Essex, v. 144, n. 1, p. 362 – 369, jan. 2011.

GASCON, C.; LOVEJOY, T. E.; BIERREGAARD JR., R. O.; MALCOLM, J. R.; STOUFFER, P. C.; VASCONCELOS, H. L.; LAURANCE, W. F.; ZIMMERMAN, B.; TOCHER, M.; BORGES, S. Matrix habitat and species richness in tropical forests remnants. **Biological Conservation**, Essex, v. 91, n. 2/3, p. 223-229, dez. 1999.

GILPIN, M. E.; HANSKI, I. **Metapopulations dynamics**: empirical and theoretical investigations. London: Academic Press: London, 1991, 336 p.

HANSKI, I. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. **Trends in ecology and evolution**, Amsterdam, v. 9, n. 4, p. 131-135, abr. 1994.

HUXEL, G. R.; HASTINGS, A. Population size dependence, competitive coexistence and habitat destruction. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 67, n. 3, p. 446 – 453, maio. 1998.

KLEIN, B. C. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. **Ecology**, Tempe, v. 70, n. 6, p. 1715-1725, dez. 1989.

KRAUSS, J.; STEFFAN-DEWENTER, I.; TSCHARNTKE, T. Local species immigration, extinction, and turnover of butterflies in relation to habitat area and habitat isolation. **Oecologia**, Berlin, v. 137, n. 4, p. 591-602, dez. 2003.

LARSEN, T. H.; LOPERA, A.; FORSYTH, A. Understanding trait-dependent community disassembly: dung beetles, density functions, and forest fragmentation. **Conservation Biology**, Boston, v. 22, n. 5, p. 1288-1298, out. 2008.

LAURANCE, W. F. Hyperdynamism in fragmented landscapes. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 13, n. 4, p. 595-602, ago. 2002.

LAURANCE, W. F. Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. **Biological Conservation**, Essex, v. 141, n. 7, p. 1731-1744, jul. 2008.

LEIBOLD, M. A.; HOLYOAK, M. MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J. M.; HOOPES, M. F.; HOLT, R. D.; SHURIN, J. B.; LAW, R.; TILMAN, D.; LOREAU, M.; GONZALEZ, A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, Oxford, v. 7, n. 7, p. 601-613, jul. 2004.

LEVINS, R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. **Bulletin of the Entomological Society of America**, Washington, v. 15, n. 3, p. 237-240, set. 1969.

LOMOLINO, M. V. A call for a new paradigm of island biogeography. **Global Ecology & Biogeography**, Oxford, v. 9, n. 1, p. 1 – 6, jan. 2000.

LOUZADA, J. N. C. **Efeitos da fragmentação florestal sobre a comunidade de Scarabaeidae (Insecta, Coleoptera)**. 2000. 97p. Tese (Doutorado em Entomologia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2000.

LOVEJOY, T. E. Protected areas: a prism for a changing world. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 21, n. 6, p. 329-333, jun. 2006.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The theory of island biogeography**. Princeton: Princeton University Press, 1967. 203 p.

NICHOLS, E.; LARSEN, T.; SPECTOR, S.; DAVIS, A. L.; ESCOBAR, F.; FAVILA, M.; VULINEC, K. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analyses. **Biological Conservation**, Essex, v. 137, n. 1, p. 1-19, jun. 2007.

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

RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining Forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, Essex, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, jun. 2009.

RICKETTS, T. H. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. **The American Naturalist**, Chicago, v. 158, n. 1, p. 87-99, jul. 2001.

RICKLEFS, R. E.; LOVETTE, I. J. The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 68, n. 6, p. 1142-1160, nov. 1999.

ROBINSON, G. R.; QUINN, J. F. Extinction, turnover and species diversity in an experimentally fragmented California annual grassland. **Oecologia**, Berlin, v. 76, n. 1, p. 71-82, jun. 1988.

SCHOEREDER, J. H.; SOBRINHO, T. G.; RIBAS, C. R.; CAMPOS, R. B. F. Colonization and extinction of ant communities in a fragmented landscape. **Austral Ecology**, Carlton, v. 29, n. 4, p. 391-398, ago. 2004.

SOININEN, J. Species turnover along abiotic and biotic gradients: patterns in space equal patterns in time? **BioScience**, Washington, v. 60, n. 6, p. 433-439, jun. 2010.

SPECTOR, S. Scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. **The Coleopterists Bulletin**, Washington, v. 60, n. 5, p. 71-83, dez. 2006.

THOMAS, C. D. Dispersal and extinction in fragmented landscapes. **Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences**, Edinburgh, v. 267, n. 1439, p. 139-145, jan. 2000.

THORNTON, I. W. B.; ZANN, R. A.; STEPHENSON, D. G. Colonization of the Krakatau islands by land birds, and the approach to an equilibrium number of species. **Philosophical Transactions of the Royal Society, Biological Sciences**, London, v. 328, n. 1245, p. 55-93, maio. 1990.

TISCHENDORF, L.; BENDER, D. J.; FAHRIG, L. Evaluation of patch isolation metrics in mosaic landscapes for specialist vs. generalist dispersers. **Landscape Ecology**, Dordrecht, v. 18, n. 1, p. 41-50, jan. 2003.

TSCHARNTKE, T.; STEFFAN-DEWENTER, I.; KRUESS, A.; THIES, C. Characteristics of insect populations on habitat fragments: a mini review. **Ecological Research**, Tsukuba, v. 17, n. 2, p. 229-239, mar. 2002.

TURNER, I. M. Species loss in fragments of tropical rain forest: A review of evidence. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 33, n. 2, p. 200-209, aug. 1996.

APÊNDICES

Tabela 1A Lista de espécies de Scarabaeinae capturadas nos fragmentos de floresta Atlântica do município de Viçosa, MG, Brasil e suas respectivas abundâncias, nos anos de 1994, 1995, 1996 e 2010

Espécies	1994	1995	1996	2010	Total
<i>Anomiopus alexandrei</i> Canhedo, 2006	0	3	0	1	4
<i>Anomiopus germari</i> (Harold, 1867)	0	1	1	0	2
<i>Ateuchus alipioi</i> (Pereira, 1954)	0	1	1	0	2
<i>Canthidium aterrimum</i> Harold, 1867	1469	3053	564	3012	8098
<i>Canthidium cavifrons</i> Balthasar, 1939	49	10	35	10	104
<i>Canthidium depressum</i> Boucomont, 1928	22	87	30	97	236
<i>Canthidium korschefskyi</i> Balthasar, 1939	7	9	9	20	45
<i>Canthidium</i> aff. <i>sulcatum</i> Perty, 1830	0	1	0	3	4
<i>Canthidium</i> sp1	0	0	0	3	3
<i>Canthon amabilis</i> Balthasar, 1939	2	3	0	10	15
<i>Canthon</i> (<i>Glaphyrocanthon</i>) sp. nov	162	1587	319	213	2281
<i>Canthonella barrerai</i> (Halfpter & Martinez, 1968)	7	32	31	17	87
<i>Canthonella catharinensis</i> (P. & Martinez, 1956)	0	0	1	0	1
<i>Canthonella lenkoi</i> (Pereira & Martinez, 1956)	0	1	1	1	3
<i>Chalcocopris hesperus</i> (Olivier, 1789)	973	2381	513	599	4466
<i>Coprophanaeus bellicosus</i> (Olivier, 1789)	141	177	158	29	505
<i>Coprophanaeus cyanescens</i> (Olsoufieff, 1924)	4	0	4	0	8
<i>Coprophanaeus dardanus</i> (MacLeay, 1819)	0	0	0	12	12
<i>Deltochilum brasiliense</i> Castelnau, 1840	75	88	71	4	238
<i>Deltochilum</i> aff. <i>calcaratum</i> Bates, 1870	17	19	15	16	67
<i>Deltochilum dentipes</i> Eschscholtz, 1822	1	0	0	0	1
<i>Deltochilum furcatum</i> Castelnau, 1840	312	374	412	281	1379
<i>Deltochilum morbillosus</i> Burmeister, 1848	66	53	66	56	241
<i>Deltochilum orbigny</i> (Blanchard, 1845)	3	8	5	8	24
<i>Deltochilum</i> aff. <i>valgum</i> Burmeister, 1873	0	1	0	12	13
<i>Dichotomius</i> aff. <i>ascanius</i> (Harold, 1869)	17	10	15	1	43
<i>Dichotomius assifer</i> (Eschscholtz, 1822)	123	111	31	23	288
<i>Dichotomius bos</i> (Blanchard, 1845)	0	0	1	0	1
<i>Dichotomius carbonarius</i> (Mannerheim, 1829)	22	44	0	0	66
<i>Dichotomius depressicollis</i> (Harold, 1867)	40	46	5	7	98
<i>Dichotomius fissus</i> (Harold, 1867)	6	0	9	4	19
<i>Dichotomius mormon</i> (Ljungh, 1799)	636	376	210	200	1422

Tabela 1A, continuação

Espécies	1994	1995	1996	2010	Total
<i>Dichotomius</i> aff. <i>mundus</i> (Harold, 1869)	0	0	4	5	9
<i>Dichotomius muticus</i> (Luederwaldt, 1922)	137	218	195	433	983
<i>Dichotomius quadrinodosus</i> (Felsche, 1901)	401	150	70	112	733
<i>Dichotomius</i> (<i>Selenocopris</i>) sp.1	1	0	0	6	7
<i>Dichotomius</i> (<i>Selenocopris</i>) sp.2	0	0	0	1	1
<i>Dichotomius</i> sp3 (grupo <i>carbonarius</i>)	0	0	0	1	1
<i>Eurysternus calligrammus</i> Dalman, 1824	43	45	33	45	166
<i>Eurysternus cyanescens</i> Balthasar, 1939	43	96	93	137	369
<i>Eurysternus hirtellus</i> Dalman, 1824	31	46	38	79	194
<i>Eurysternus parallelus</i> Castelnau, 1840	152	210	322	179	863
<i>Eutrichillum hirsutum</i> (Boucomont, 1928)	46	13	1	10	70
<i>Holocephalus eridanus</i> Olivier, 1789	0	1	0	0	1
<i>Ontherus azteca</i> Harold, 1869	64	41	43	15	163
<i>Onthophagus</i> aff. <i>hirculus</i> Mannerheim, 1829	0	1	1	0	2
<i>Onthophagus</i> aff. <i>ranunculus</i> Arrow, 1913	3	3	0	0	6
<i>Phanaeus splendidulus</i> Fabricius, 1781	0	8	4	0	12
<i>Sylvicanthon foveiventris</i> (Schmidt, 1920)	1	8	10	35	54
<i>Trichillum</i> aff. <i>depilatum</i> Balthasar, 1942	4	7	1	0	12
<i>Trichillum</i> sp. Nov	166	425	71	0	662
<i>Uroxys</i> sp.1	140	185	430	276	1031
<i>Uroxys</i> sp.2	95	200	189	443	927
Número de indivíduos	7475	12128	6008	8426	26042
Número de espécies	37	42	40	40	53

Tabela 1B Abundância das espécies de Scarabaeinae, no ano de 1994, em 18 fragmentos de Mata Atlântica da região de Viçosa, MG, Brasil

Espécies	Mpar	SG	Mbio	Mbu	Cxd	Palf	P1	P2	P3	P4	P6	P8	P9	P12	P13	P14	P15	P17
<i>Anomiopus alexandrei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anomiopus germani</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ateuchus alipioi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthidium aterrimum</i>	433	138	252	255	12	77	1	63	1	31	13	1	57	9	43	2	9	72
<i>Canthidium cavifrons</i>	22	4	1	5	2	3	2	1	0	0	0	0	2	0	0	7	0	0
<i>Canthidium depressum</i>	12	0	6	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthidium korschefskyi</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Canthidium aff. sulcatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthidium</i> sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthon amabilis</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthon (Glaphyr.)</i> sp. nov	36	2	17	10	1	1	0	11	0	17	12	0	53	0	0	0	0	2
<i>Canthonella barrerae</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>Canthonella catarinensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthonella lenkoi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chalcocopris hesperus</i>	84	23	81	53	142	197	90	5	23	3	12	109	76	4	3	1	12	55
<i>Coprophanaeus bellicosus</i>	51	57	1	13	1	5	0	11	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coprophanaeus</i> <i>cyanescens</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Coprophanaeus dardanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Deltochilum brasiliense</i>	0	34	0	10	0	0	0	15	0	11	0	0	0	1	0	3	1	0

Tabela 1B, continuação

Espécies	Mpar	SG	Mbio	Mbu	Cxd	Palf	P1	P2	P3	P4	P6	P8	P9	P12	P13	P14	P15	P17
<i>Deltochilum</i> aff.																		
<i>calcaratum</i>	0	6	0	3	1	0	0	0	0	2	0	1	0	1	3	0	0	0
<i>Deltochilum dentipes</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Deltochilum furcatum</i>	72	101	54	40	1	8	0	13	3	17	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Deltochilum morbillosus</i>	25	25	14	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Deltochilum orbigny</i>	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Deltochilum</i> aff. <i>valgum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius</i> aff. <i>ascanius</i>	0	11	0	1	0	4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius assifer</i>	32	14	17	15	5	7	2	10	6	10	0	0	0	0	0	3	0	2
<i>Dichotomius bos</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius carbonarius</i>	2	1	0	1	1	1	1	6	1	2	0	1	0	3	2	0	0	0
<i>Dichotomius depressicollis</i>	30	0	4	1	0	3	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius fissus</i>	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius mormon</i>	144	57	114	23	56	48	10	18	19	1	6	46	17	15	20	3	33	6
<i>Dichotomius</i> aff. <i>mundus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius muticus</i>	26	27	3	18	12	10	4	0	2	2	2	8	2	0	2	2	2	15
<i>Dichotomius</i>																		
<i>quadrinodosus</i>	111	78	80	41	16	66	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	2
<i>Dichotomius</i> (Seleno.) sp.1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius</i> (Seleno.) sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius</i> sp3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabela 1B, conclusão

Espécies	Mpar	SG	Mbio	Mbu	Cxd	Palf	P1	P2	P3	P4	P6	P8	P9	P12	P13	P14	P15	P17
<i>Eurysternus calligrammus</i>	17	0	18	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eurysternus cyanescens</i>	16	20	3	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Eurysternus hirtellus</i>	3	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	6	9	0	0	0	0	0
<i>Eurysternus parallelus</i>	48	47	9	23	3	1	0	5	0	1	0	0	0	1	6	4	2	2
<i>Eutrichilum hirsutum</i>	20	7	5	6	0	6	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Holocephalus eridanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ontherus azteca</i>	13	8	9	3	10	1	3	1	3	0	1	1	7	0	0	0	2	2
<i>Onthophagus aff. hirculus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O. aff. ranunculus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Phanaeus splendidulus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Silvicanthus foveiventris</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trichillum aff. depilatum</i>	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trichillum sp. nov</i>	100	23	5	0	0	27	0	2	0	4	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Uroxys sp.1</i>	62	24	6	1	0	0	36	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0
<i>Uroxys sp.2</i>	9	6	5	3	14	6	38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	2
Total de indivíduos	1378	719	720	532	284	474	192	167	58	104	55	173	224	50	83	27	75	166
Total de espécies	28	28	24	23	19	20	12	17	8	15	11	8	9	10	9	10	10	12

Tabela 1C Abundância das espécies de Scarabaeinae, no ano de 1995, em 18 fragmentos de Mata Atlântica da região de Viçosa, MG, Brasil

Espécies	Mpar	SG	Mbio	Mbu	Cxd	Palf	P1	P2	P3	P4	P6	P8	P9	P12	P13	P14	P15	P17
<i>Anomiopus alexandrei</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Anomiopus germani</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ateuchus alipioi</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthidium aterrimum</i>	903	375	177	642	11	153	12	211	8	2	9	0	76	176	226	5	10	57
<i>Canthidium cavifrons</i>	4	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Canthidium depressum</i>	35	0	46	2	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthidium korschevskyi</i>	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	2	0	0	0
<i>Canthidium aff. sulcatum</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthidium sp.1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthon amabilis</i>	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthon (Glaphyr.) sp. nov</i>	421	255	65	440	12	23	1	221	0	8	14	9	51	6	8	5	36	12
<i>Canthonella barrerai</i>	6	4	15	2	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Canthonella catarinensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthonella lenkoi</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chalcocopris hesperus</i>	260	126	774	94	361	117	79	3	7	26	29	104	66	45	186	3	53	48
<i>Coprophanaeus bellicosus</i>	85	41	0	29	0	15	0	5	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Coprophanaeus cyanescens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coprophanaeus dardanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Deltochilum brasiliense</i>	1	58	0	16	0	0	1	5	1	3	0	0	0	2	1	0	0	0

Tabela 1C, continuação

Espécies	Mpar	SG	Mbio	Mbu	Cxd	Palf	P1	P2	P3	P4	P6	P8	P9	P12	P13	P14	P15	P17
<i>Deltochilum aff. calcaratum</i>	0	0	1	1	1	1	2	7	2	2	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Deltochilum dentipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Deltochilum furcatum</i>	163	87	24	52	0	16	0	17	0	12	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Deltochilum morbillosus</i>	17	25	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>Deltochilum orbigny</i>	2	1	4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Deltochilum aff. valgum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius aff. ascanius</i>	1	0	2	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
<i>Dichotomius assifer</i>	25	6	26	17	3	10	3	12	1	1	1	0	0	1	0	0	3	2
<i>Dichotomius bos</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius carbonarius</i>	2	15	0	1	0	0	2	4	2	5	0	2	1	1	0	4	3	2
<i>Dichotomius depressicollis</i>	23	0	15	0	0	5	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Dichotomius fissus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius mormon</i>	102	47	49	14	10	65	8	7	7	2	2	19	1	26	3	8	6	0
<i>Dichotomius aff. mundus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius muticus</i>	51	63	3	41	1	6	12	5	8	0	2	8	1	4	3	2	2	6
<i>Dichotomius quadrinodosus</i>	42	35	3	24	7	36	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Dichotomius (Seleno.) sp.1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius (Seleno.) sp.2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius sp.3</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabela 1C, conclusão

Espécies	Mpar	SG	Mbio	Mbu	Cxd	Palf	P1	P2	P3	P4	P6	P8	P9	P12	P13	P14	P15	P17
<i>Eurysternus calligrammus</i>	15	6	18	2	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eurysternus cyanescens</i>	27	25	13	14	13	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eurysternus hirtellus</i>	3	11	20	0	3	0	0	0	0	0	0	4	5	0	0	0	0	0
<i>Eurysternus parallelus</i>	61	43	4	57	2	1	2	35	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eutrichilum hirsutum</i>	8	2	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Holocephalus eridanus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ontherus azteca</i>	3	1	13	1	8	2	8	0	2	0	0	0	1	0	0	2	0	0
<i>Onthophagus aff. hirculus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O. aff. ranunculus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Phanaeus splendidulus</i>	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Silvicanthus foveiventris</i>	5	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trichillum aff. depilatum</i>	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trichillum sp. nov</i>	300	119	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0
<i>Uroxys sp.1</i>	96	35	39	0	0	0	6	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	6
<i>Uroxys sp.2</i>	44	51	8	7	2	27	10	0	0	1	0	0	0	0	0	0	50	0
Total de indivíduos	2707	1434	1336	1462	449	489	154	537	42	68	59	147	204	272	431	39	167	136
Total de espécies	30	26	25	23	18	21	19	15	12	13	8	7	9	12	9	13	10	9

Tabela 1D Abundância das espécies de Scarabaeinae, no ano de 1996, em 18 fragmentos de Mata Atlântica da região de Viçosa, MG, Brasil

Espécies	Mpar	SG	Mbio	Mbu	Cxd	Palf	P1	P2	P3	P4	P6	P8	P9	P12	P13	P14	P15	P17
<i>Anomiopus alexandrei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anomiopus germani</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ateuchus alipioi</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthidium aterrimum</i>	174	212	29	36	2	14	0	31	2	0	1	0	3	6	39	0	4	11
<i>Canthidium cavifrons</i>	16	8	0	4	4	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Canthidium depressum</i>	8	0	10	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthidium korschefskyi</i>	2	1	1	0	0	0	0	0	0	3	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Canthidium aff. sulcatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthidium sp.1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthon amabilis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthon (Glaphyr.) sp. nov</i>	24	84	2	48	6	89	0	40	0	0	4	5	0	0	5	2	1	9
<i>Canthonella barrerae</i>	9	2	2	3	5	0	0	0	0	1	0	0	0	9	0	0	0	0
<i>Canthonella catarinensis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthonella lenkoi</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chalcocopris hesperus</i>	41	82	146	26	68	14	13	2	2	23	2	55	6	14	8	1	5	5
<i>Coprophanaeus bellicosus</i>	82	34	0	27	0	13	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coprophanaeus cyanescens</i>	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coprophanaeus dardanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Deltochilum brasiliense</i>	0	48	0	9	0	0	0	6	0	6	0	0	0	1	0	1	0	0

Tabela 1D, continuação

Espécies	Mpar	SG	Mbio	Mbu	Cxd	Palf	P1	P2	P3	P4	P6	P8	P9	P12	P13	P14	P15	P17
<i>Deltochilum</i> aff.																		
<i>calcaratam</i>	2	1	0	1	0	1	2	0	1	0	2	0	0	1	1	1	1	1
<i>Deltochilum dentipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Deltochilum furcatum</i>	101	181	25	82	3	4	0	8	1	6	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Deltochilum morbillosus</i>	19	35	6	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>Deltochilum orbigny</i>	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Deltochilum</i> aff. <i>valgum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius</i> aff. <i>ascanius</i>	1	6	1	1	0	0	1	1	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius assifer</i>	7	1	6	2	3	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	3
<i>Dichotomius bos</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius carbonarius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius depressicollis</i>	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius fissus</i>	1	4	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Dichotomius mormon</i>	55	52	38	11	2	26	0	0	1	3	2	2	5	4	0	1	3	5
<i>Dichotomius</i> aff. <i>mundus</i>	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius muticus</i>	8	85	1	32	15	5	1	8	2	5	0	15	2	2	0	3	0	11
<i>Dichotomius</i> <i>quadrinodosus</i>	16	9	26	9	2	7	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Dichotomius</i> (<i>Seleno.</i>) sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius</i> (<i>Seleno.</i>) sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius</i> sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabela 1D, conclusão

Espécies	Mpar	SG	Mbio	Mbu	Cxd	Palf	P1	P2	P3	P4	P6	P8	P9	P12	P13	P14	P15	P17
<i>Eurysternus calligrammus</i>	11	1	7	2	5	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	2
<i>Eurysternus cyanescens</i>	17	25	11	15	22	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Eurysternus hirtellus</i>	7	12	8	0	8	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Eurysternus parallelus</i>	51	106	0	131	5	4	0	8	2	3	0	0	0	0	5	5	1	1
<i>Eutrichilum hirsutum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Holocephalus eridanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ontherus azteca</i>	5	5	5	5	6	6	1	1	0	1	1	0	0	0	2	3	0	2
<i>Onthophagus aff. hirculus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>O. aff. ranunculus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phanaeus splendidulus</i>	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Silvicanthus foveiventris</i>	2	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trichillum aff. depilatum</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trichillum sp. nov</i>	34	37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uroxys sp.1</i>	291	108	14	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	4	0	0	0	9
<i>Uroxys sp.2</i>	57	77	4	2	1	41	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0
Total de indivíduos	1051	1228	346	458	161	237	22	112	12	59	14	80	22	42	63	20	25	60
Total de espécies	33	29	22	20	17	17	8	13	8	14	8	5	6	9	9	10	9	12

Tabela 1E Abundância das espécies de Scarabaeinae, no ano de 2010, em 18 fragmentos de Mata Atlântica da região de Viçosa, MG, Brasil

Espécies	Mpar	SG	Mbio	Mbu	Cxd	Palf	P1	P2	P3	P4	P6	P8	P9	P12	P13	P14	P15	P17
<i>Anomiopus alexandrei</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anomiopus germani</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ateuchus alipioi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthidium aterrimum</i>	821	276	153	813	22	397	1	70	1	10	0	6	2	222	76	44	72	26
<i>Canthidium cavifrons</i>	3	0	0	2	0	0	0	0	4	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Canthidium depressum</i>	10	0	37	44	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthidium korschefskyi</i>	4	1	0	10	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0
<i>Canthidium aff. sulcatum</i>	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthidium</i> sp.1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthon amabilis</i>	3	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthon (Glaphyr.)</i> sp. nov	45	40	3	33	0	1	0	22	0	1	0	0	0	11	15	0	42	0
<i>Canthonella barrerae</i>	0	0	0	4	9	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthonella catarinensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthonella lenkoi</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chalcocopris hesperus</i>	148	140	85	37	59	21	0	14	11	18	1	20	3	16	3	4	16	3
<i>Coprophanæus bellicosus</i>	17	7	0	0	0	0	0	1	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coprophanæus cyanescens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coprophanæus dardanus</i>	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Deltochilum brasiliense</i>	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabela 1E, continuação

Espécies	Mpar	SG	Mbio	Mbu	Cxd	Palf	P1	P2	P3	P4	P6	P8	P9	P12	P13	P14	P15	P17
<i>Deltochilum</i> aff. <i>calcaratum</i>	3	2	0	0	0	0	0	3	1	1	3	1	0	0	1	1	0	0
<i>Deltochilum dentipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Deltochilum furcatum</i>	58	87	48	34	17	4	0	4	1	13	1	0	0	0	3	11	0	0
<i>Deltochilum morbillosus</i>	20	24	4	0	0	4	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Deltochilum orbigny</i>	3	1	0	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Deltochilum</i> aff. <i>valgum</i>	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Dichotomius</i> aff. <i>ascanius</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius assifer</i>	7	1	5	1	0	2	0	5	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Dichotomius bos</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius carbonarius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius depressicollis</i>	2	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius fissus</i>	2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius mormon</i>	34	25	53	13	8	7	0	5	3	20	1	0	0	5	9	3	12	2
<i>Dichotomius</i> aff. <i>mundus</i>	1	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius muticus</i>	116	159	1	52	18	37	0	15	1	0	1	3	1	0	7	1	8	13
<i>Dichotomius quadrinodosus</i>	7	40	51	0	0	11	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius</i> (Seleno.) sp.1	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Dichotomius</i> (Seleno.) sp.2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabela 1E, continuação

Espécies	Mpar	SG	Mbio	Mbu	Cxd	Palf	P1	P2	P3	P4	P6	P8	P9	P12	P13	P14	P15	P17
<i>Dichotomius</i> sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Eurysternus calligrammus</i>	3	0	19	3	19	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eurysternus cyanescens</i>	15	45	37	11	21	7	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eurysternus hirtellus</i>	29	28	2	0	11	0	0	0	0	0	0	6	2	0	0	0	0	1
<i>Eurysternus parallelus</i>	52	61	7	12	0	14	0	12	2	4	2	1	0	3	3	4	0	2
<i>Eutrichilum hirsutum</i>	6	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Holocephalus eridanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ontherus azteca</i>	2	0	4	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	0
<i>Onthophagus</i> aff. <i>hirculus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.</i> aff. <i>ranunculus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phanaeus splendidulus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Silvicanthus foveiventris</i>	2	31	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trichillum</i> aff. <i>depilatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trichillum</i> sp. nov	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uroxys</i> sp.1	80	67	0	23	1	2	0	43	47	0	0	0	0	0	0	0	13	0
<i>Uroxys</i> sp.2	108	322	8	0	0	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total de indivíduos	1605	1366	541	1113	189	514	2	205	82	78	9	37	9	258	117	75	167	49
Total de espécies	32	22	21	19	14	16	2	16	12	13	6	6	5	6	8	12	7	8