

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS**

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre

PPG – ECMVS

Vinicius Silva Ferraz

**DIVERSIDADE FUNCIONAL DE BESOUROS ESCARABEÍNEOS EM UM  
GRADIENTE ELEVACIONAL E TEMPORAL DE UMA MONTANHA TROPICAL**

Belo Horizonte

2024

Vinicius Silva Ferraz

**DIVERSIDADE FUNCIONAL DE BESOUROS ESCARABEÍNEOS EM UM  
GRADIENTE ELEVACIONAL E TEMPORAL DE UMA MONTANHA TROPICAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito para obtenção do título de Mestre.

Orientador: Prof. Dr. Ricardo Ribeiro de Castro Solar

Coorientadores: Prof. Dr. Frederico de Siqueira Neves e Prof. Dr. Pedro Giovâni da Silva

Belo Horizonte

2024

043

Ferraz, Vinicius Silva.

Diversidade funcional de besouros escarabeíneos em um gradiente elevacional e temporal de uma montanha tropical [manuscrito] / Vinicius Silva Ferraz. – 2024.

50 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Prof. Dr. Ricardo Ribeiro de Castro Solar. Coorientadores: Prof. Dr. Frederico de Siqueira Neves e Prof. Dr. Pedro Giovâni da Silva.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

1. Ecologia. 2. Mudança Climática. 3. Clima de Montanha. 4. Besouros. 5. Biodiversidade. I. Solar, Ricardo Ribeiro de Castro. II. Neves, Frederico de Siqueira. III. Silva, Pedro Giovâni da. IV. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. V. Título.

CDU: 502.7



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
COLEGIADO DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E  
MANEJO DA VIDA SILVESTRE

## FOLHA DE APROVAÇÃO

"Diversidade funcional de besouros escarabeíneos em um gradiente elevacional e  
temporal de uma montanha tropical "

VINICIUS SILVA FERRAZ

Dissertação de Mestrado defendida e aprovada, no dia **29 de novembro de 2024**, pela Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre da Universidade Federal de Minas Gerais constituída pelos seguintes professores:

**Doutor(a) Ana Margarida Coelho dos Santos**  
(UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID)

**Doutor(a) Vanessa Soares Ribeiro**  
(UFV)

**Doutor(a) Ricardo Ribeiro de Castro Solar**  
(Presidente da Banca)

Belo Horizonte, 29 de novembro de 2024.

Assinatura dos Membros da Banca Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Ana Margarida Coelho dos Santos, Usuária Externa**, em 03/12/2024, às 03:32, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Vanessa Soares Ribeiro, Usuária Externa**, em 04/12/2024, às 10:48, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Ricardo Ribeiro de Castro Solar, Professor do Magistério Superior**, em 20/01/2025, às 15:28, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

A autenticidade deste documento pode ser conferida no site



[https://sei.ufmg.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **3778750** e o código CRC **387BFAEF**.

---



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA SILVESTRE



### Ata da Defesa de Dissertação

Nº 471  
Entrada: 2022/2

### Vinicius Silva Ferraz

No dia 29 de novembro de 2024, às 10:30 horas, por videoconferência, teve lugar a defesa de dissertação de mestrado no Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, de autoria do(a) mestrando(a) Vinicius Silva Ferraz, orientando(a) do Professor Ricardo Ribeiro de Castro Solar, intitulada: **“Diversidade funcional de besouros escarabeíneos em um gradiente elevacional e temporal de uma montanha tropical”**. Abrindo a sessão, o(a) Presidente da Comissão, Doutor(a) Ricardo Ribeiro de Castro Solar, após dar a conhecer aos presentes o teor das normas regulamentares do trabalho final, passou a palavra para o(a) candidato(a) para apresentação de seu trabalho. Estiveram presentes a Banca Examinadora composta pelos Doutores: Ana Margarida Coelho dos Santos (Universidad Autónoma de Madrid), Vanessa Soares Ribeiro (UFV) e demais convidados. Seguiu-se a arguição pelos examinadores, com a respectiva defesa do(a) candidato(a). Após a arguição, apenas os senhores examinadores permaneceram no recinto para avaliação e deliberação acerca do resultado final, sendo a decisão da banca pela:

Aprovação da dissertação, com eventuais correções mínimas e entrega de versão final pelo orientador diretamente à Secretaria do Programa, no prazo máximo de 30 dias;

Reprovação da dissertação (marcar se é a primeira ou segunda reprovação):  \*primeira reprovação  segunda reprovação

\*Conforme o disposto no Artigo 80 da Resolução Complementar do CEPE/UFMG Nº 02/2017, de 04 de julho de 2017, caso seja a primeira reprovação, poderá ser concedido, a critério do Colegiado de Curso, um prazo para a realização de nova defesa de tese.

Nada mais havendo a tratar, o Presidente da Comissão encerrou a reunião e lavrou a presente ata, que será assinada por todos os membros participantes da Comissão Examinadora.

Belo Horizonte, 29 de novembro de 2024.

Assinaturas dos Membros da Banca Examinadora



Documento assinado eletronicamente por **Ana Margarida Coelho dos Santos, Usuária Externa**, em 03/12/2024, às 03:31, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **Vanessa Soares Ribeiro, Usuária Externa**, em 04/12/2024, às 10:48, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **Ricardo Ribeiro de Castro Solar, Professor do Magistério Superior**, em 20/01/2025, às 15:28, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

---



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://sei.ufmg.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **3778578** e o código CRC **ADD1A210**.

---

## AGRADECIMENTOS

Ser grato é um ensinamento clichê, mas fundamental no processo de formação do ser humano, pelo menos dos bons. Digo isso porque, independente do seu comprometimento consigo mesmo, de todas as suas capacidades e força de vontade, você não seria nada disso sem passar pelo processo de formação humana que é, essencialmente, a interação com outros humanos durante o fenômeno que chamamos de vida. Dito isso, expresso aqui a minha gratidão.

Agradeço à CAPES pelo financiamento de bolsa e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, e a todos os professores e trabalhadores que o compõem, por me formarem ecólogo.

Agradeço ao meu orientador, Dr. Ricardo Solar, que além do árduo trabalho de me direcionar ao longo do mestrado, muitas vezes foi também amigo, muitas vezes foi humano. As manhãs ouvindo Emicida, Milton Nascimento e outras referências no laboratório foram tão importantes quanto as aulas de ecologia e as reuniões sobre o projeto.

Agradeço aos meus coorientadores Dr. Frederico Neves e Dr. Pedro Giovâni da Silva que participaram ativamente da minha formação e construção como pesquisador. As dicas sobre como me portar em situações acadêmicas não me pareceram obrigatórias, mas conselhos de bom grado. Muito obrigado!

Aos colegas (amigos) e professores do Centro de Síntese Ecológica e Conservação, a descontração do lab tornou um processo difícil muito mais suave. As conversas na varanda e outros momentos de confraternização asseguraram que o trabalho continuasse a ser feito, proporcionaram descanso para a mente e sensação de pertencimento, importantes para continuar amando a pesquisa e o mestrado em tempos difíceis para a profissão pesquisador.

Agradeço ao Dr. Fernando Zagury Vaz-de-Mello e sua equipe pela recepção em seu laboratório e ensinamentos no processo de montagem e identificação dos besouros. Agradeço especialmente aos amigos que tornaram a estadia em Cuiabá uma experiência humana tão importante quanto a profissional.

Agradeço aos alunos e estagiários de iniciação científica do laboratório que me ajudaram na montagem e construção do material. Sem vocês, não teria projeto terminado.

Agradeço aos amigos e amigas de vida, vocês sempre estiveram por mim em momentos bons e ruins da vida. Vocês também são parte disso aqui.

Agradeço a minha companheira, Larissa. Você me amou em dias que eu mesmo não amei. Participou de tudo, foi meu ponto de referência emocional e profissional. Sem você eu definitivamente eu talvez não teria chegado até aqui, ou pelo menos não teria chegado inteiro.

Por fim, agradeço à minha família pelo maior sacrifício, especialmente minha mãe, minha avó (mãe duas vezes) e minhas tias. Vocês fizeram muito mais que o básico, investiram na minha curiosidade desde a infância, na minha segurança, me criando em outra cidade. Me deram muito mais do que vocês tiveram e com amor e uma fé genuína me formaram. Eu sou o que sou porque vocês foram para mim antes.

*“Eu sou a continuação de um sonho  
Da minha mãe do meu pai  
De todos que vieram antes de mim  
Eu sou a continuação de um sonho  
Da minha vó, do meu vô  
Quem sangrou pra gente poder sorrir”*

**Abebe Bikila**

## RESUMO

As mudanças climáticas impactam fortemente os ecossistemas, especialmente em áreas montanhosas, onde as condições ambientais variam com a elevação. Neste estudo, investigamos a composição e a diversidade funcionais de besouros escarabeíneos ao longo de um gradiente elevacional durante 10 anos (2013-2023) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. Nosso objetivo foi avaliar se a diversidade e composição funcionais das assembleias de besouros respondem às mudanças de elevação e ao clima ao longo do tempo. Utilizamos traços morfológicos contínuos para calcular índices de diversidade funcional (riqueza funcional, equitabilidade funcional, dispersão funcional e divergência funcional) e realizamos análises RLQ e de *fourth-corner* com o objetivo de relacionar os traços funcionais com variáveis climáticas. A composição funcional foi analisada por meio de análise de variância permutacional (PERMANOVA) e NMDS, permitindo explorar as variações nas assembleias ao longo do gradiente. Nossos resultados indicaram que a elevação é o principal fator determinante tanto na variação da diversidade quanto na composição funcional. O aumento da elevação teve influência negativa na riqueza e na dispersão funcional e positiva na divergência funcional, sugerindo maior especialização funcional nessas regiões. Observamos diferenças entre assembleias ao longo do gradiente de elevação ( $p < 0,005$ ). Não encontramos relação entre os traços funcionais e as variáveis climáticas analisadas, tampouco variações temporais na diversidade funcional. Esses achados sugerem que, apesar de variar com a elevação, as assembleias de besouros mantêm uma estabilidade funcional ao longo do tempo, com maior redundância funcional em baixas elevações. Isso pode indicar um mecanismo de resiliência em elevações entre 800 e 900 m, enquanto em áreas acima de 1000 m de elevação a baixa redundância funcional resulta em maior vulnerabilidade. Este estudo reforça a importância do monitoramento de áreas montanhosas para entender as respostas da biodiversidade às mudanças climáticas.

Palavras-chave: ecologia funcional; gradiente de elevação; besouros rola-bosta.

## ABSTRACT

Climate change strongly impacts ecosystems, especially in mountainous areas where environmental conditions vary with elevation. In this study, we investigated the diversity and functional composition of scarabaeinae beetles along an elevational gradient over ten years (2013-2023) in the Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. Our goal was to assess whether the diversity and functional composition of beetle assemblages respond to changes in elevation and climate over time. We used continuous morphological traits to calculate functional diversity indices (richness, evenness, dispersion, and functional divergence) and performed RLQ and fourth-corner analyses to link functional traits with climatic variables. Functional composition was analyzed using permutational variance analysis (PERMANOVA) and NMDS, allowing us to explore variations in assemblages along the gradient. Our results indicated that elevation is the main determining factor in the variation of both diversity and functional composition. Increased elevation negatively affected functional richness and dispersion and positively affected functional divergence, suggesting greater functional specialization in these regions. Differences were observed between assemblages along the elevational gradient. We found no relationship between the functional traits and the climatic variables analyzed, nor any temporal variations in functional diversity. These findings suggest that, although varying with elevation, beetle assemblages maintain functional stability over time, with greater functional redundancy at lower elevations. This may indicate a resilience mechanism at elevations between 800 and 900 meters, while areas above 1,000 meters show greater vulnerability. This study underscores the importance of monitoring mountainous areas to understand biodiversity responses to climate change.

Keywords: functional ecology; elevational gradient; dung beetles.

## SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO .....	13
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	17
2.1 Área de Estudo .....	17
2.2 Desenho Amostral.....	18
2.3 Traços Funcionais.....	19
2.4 Variáveis Climáticas.....	21
2.5 Análises de Dados .....	22
2.5.1 Estrutura Funcional da Assembleia.....	22
2.5.2 Índices de Diversidade Funcional ao Longo do Gradiente de Elevação e Tempo.....	23
2.5.3 RLQ e Fourth-corner .....	23
2.5.4 Composição Funcional.....	28
3 RESULTADOS .....	29
3.1 Análise de Correlação.....	29
3.2 Estrutura Funcional da Assembleia.....	30
3.3 Índices de Diversidade Funcional ao Longo do Gradiente de Elevação e Tempo.....	32
3.4 RLQ e <i>Fourth-Corner</i> .....	34
3.5 Composição Funcional.....	36
4 DISCUSSÃO .....	38
5 CONCLUSÕES .....	40
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	42

## 1 INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas aceleradas pelas atividades antrópicas têm levado a um aumento da temperatura média mundial (Allen *et al.*, 2018). Dados do *Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC) publicados em 2018 indicam que a temperatura média do planeta aumentou em cerca de 1,5 °C se comparada ao período pré-industrial, estimativas mais atuais fazem uma correção para 1,45 °C (Romanello *et al.*, 2024). Além disso, os modelos do último relatório indicam a possibilidade de aumento da temperatura entre 2,2 e 3,5 °C até o ano de 2100 (Lee *et al.*, 2023). Estima-se que o aumento da temperatura média também irá aumentar a instabilidade climática e a ocorrência de eventos climáticos extremos (Madakumbura *et al.*, 2019; Li *et al.*, 2021).

As mudanças no clima têm gerado impactos amplos e variados na ecologia e biologia de muitos organismos, afetando desde comportamentos até a estrutura de comunidades (Hughes, 2000; Walther *et al.*, 2002; Parmesan & Yohe, 2003). Estudos mostram que essas mudanças resultam em alterações na distribuição taxonômica, abundância e riqueza de espécies, como os deslocamentos de área de ocorrência em borboletas para o Norte na Europa (Parmesan, 1999) e mudanças rápidas na distribuição de organismos em direção a latitudes mais altas e maiores elevações (Chen *et al.*, 2011; Root *et al.*, 2003). Além disso, mudanças climáticas globais afetam a fenologia e as interações ecológicas, como a intensificação de surtos de abundância de lagartas em florestas mediterrâneas devido a invernos mais quentes (Hódar & Zamora, 2004) e o adiantamento de eventos comportamentais associados a primavera em insetos, que também tem se expandido para outras áreas (Menéndez, 2007).

Embora variáveis climáticas em ambientes montanhosos, como velocidade do vento, radiação solar e precipitação, sejam influenciadas por características regionais e não sigam uma tendência global única (Körner, 2007), as montanhas são um modelo ótimo para o estudo das respostas da biodiversidade às mudanças climáticas (Perrigo *et al.*, 2020). Isso ocorre porque a redução da temperatura do ar e as mudanças na pressão atmosférica mudam gradualmente com a elevação (Körner, 2007; Körner, 2022), contribuindo para gerar alta variabilidade de fatores bióticos e abióticos ao longo do gradiente ambiental (Tito *et al.*, 2020). Três padrões principais de riqueza

taxonômica de espécies são observados nesses gradientes: uma diminuição linear com o aumento da elevação, um aumento seguido de diminuição em forma de 'U' invertida em elevações intermediárias, e um aumento linear em maiores elevações, sendo esses padrões mais consistentes em montanhas com maior cobertura amostral e um número maior de amostras, o que minimiza vieses de superestimação (Costa *et al.*, 2023). Entre os organismos de ecossistemas montanhosos, os insetos são particularmente vulneráveis às mudanças climáticas por suas diferentes sensibilidades às variações de temperatura e umidade do ar, que afetam diretamente sua fisiologia e comportamento (González-Tokman *et al.*, 2020; John *et al.*, 2024). Em regiões de maior elevação, onde os efeitos do aquecimento são mais acentuados, algumas espécies de borboletas têm experimentado declínios severos devido à combinação de temperaturas mais altas e mudanças nos padrões de precipitação (Halsch *et al.*, 2021). Além disso, o aumento nas temperaturas mínimas noturnas pode reduzir o tempo de recuperação fisiológica desses organismos, impactando sua sobrevivência e reprodução (John *et al.*, 2024). Assim, os ambientes de montanha oferecem uma oportunidade para se determinar o impacto das mudanças nas variáveis climáticas sobre os processos ecológicos e evolutivos de comunidades (Silveira *et al.*, 2019), especialmente para grupos como os insetos, que enfrentam desafios crescentes em um ambiente cada vez mais imprevisível (Sundqvist *et al.*, 2013).

Besouros escarabeíneos, membros da subfamília Scarabaeinae, são um grupo diverso e abundante de insetos possuindo espécies com diferentes formatos, cores e tamanhos (Hanski & Cambefort, 1991; Schultz & Kryger, 2009). A vasta maioria se alimenta predominantemente de fezes de mamíferos herbívoros ou onívoros, mas podendo haver espécies necrófagas, saprófagas, micetófagas ou mesmo predadoras (Simmons & Ridsdill-Smith, 2011). Esse grupo de besouros é de grande interesse nos estudos de bioindicação por sua coleta se dar por métodos rápidos, de baixo custo e por sua taxonomia razoavelmente bem resolvida (Halffter & Favila, 1993; Gardner *et al.*, 2007; Barlow, 2010). Eles têm sido crescentemente utilizados como bioindicadores pelo fato de possuírem alta sensibilidade às mudanças ambientais, inclusive climáticas (Tissiani, 2014), visto que respondem rapidamente a tais mudanças em termos de composição, riqueza e abundância taxonômica (Halffter & Favila, 1993; Larsen *et al.*, 2005; Fuzessy *et al.*, 2021), e também por possuírem grande importância em funções e serviços ecossistêmicos como fertilização, aeração do solo, ciclagem

de nutrientes e dispersão secundária de sementes (McGeoh *et al.*, 2002; Barlow *et al.*, 2007; Nichols *et al.*, 2008; Barlow *et al.*, 2010; Colares *et al.*, 2021; deCastro-Arazola *et al.*, 2022; da Silva *et al.*, 2023).

Na Serra do Cipó, cadeia montanhosa localizada na região sudeste do Brasil, os besouros escarabeíneos formam assembleias taxonomicamente, mas não funcionalmente, distintas no gradiente elevacional (Nunes *et al.*, 2016). Sabe-se, todavia, que sua composição está relacionada com a temperatura, umidade e radiação, e são caracterizadas principalmente pela substituição de espécies ao longo da montanha (Nunes *et al.*, 2016). Sabe-se também que funções e serviços ecossistêmicos realizados por besouros escarabeíneos, como a remoção de fezes, escavação e dispersão secundária de sementes (Nichols *et al.*, 2008), são relacionados com variáveis climáticas (precipitação, temperatura e umidades do ar e do solo) e que são reduzidas em pontos mais elevados ao longo de um gradiente em uma montanha tropical (Nunes *et al.*, 2018).

Previsões indicam uma redução no habitat adequado para espécies-chave de besouros escarabeíneos devido às mudanças climáticas na América do Sul (Maldaner *et al.*, 2021), além de alterações na distribuição desses organismos em ecossistemas globais, com contrações e expansões associadas a diferentes dimensões de nicho (Dortel *et al.*, 2013; Lim *et al.*, 2024). Contudo, a complexidade logística e os custos elevados têm limitado estudos temporais sobre o impacto da variação climática na diversidade desses besouros em ecossistemas montanhosos (Menéndez *et al.*, 2014). Em montanhas tropicais, por exemplo, não se identificou um padrão claro de perda ou ganho de espécies ao longo do tempo, embora a variação interanual da umidade tenha contribuído para o aumento da extinção local de algumas espécies (Neves *et al.*, 2024). Existem ainda estudos que abordam a diversidade funcional em gradientes de elevação (Castro *et al.*, 2020) e ao longo do tempo (Nunes *et al.*, 2020) para outros grupos de insetos em regiões montanhosas, bem como pesquisas focadas em besouros escarabeíneos em outros ecossistemas (Beiroz *et al.*, 2018; Correa *et al.*, 2020, 2021, 2024). Entretanto, o efeito das variações climáticas anuais na diversidade funcional desses besouros em gradientes elevacionais permanece pouco explorado.

A ecologia funcional tem como motivadora a compreensão dos papéis que os organismos desempenham nos ecossistemas em que estão inseridos (Calow, 1987), focando nos traços funcionais que indicam suas interações com o ambiente (Petchey & Gaston, 2006; Violle *et al.*, 2007). A diversidade funcional refere-se à variação

desses traços, que influenciam processos ecossistêmicos como ciclagem de nutrientes e resiliência a distúrbios (Diaz & Cabido, 2001; Cadotte *et al.*, 2011). Traços de efeito impactam diretamente as funções ecossistêmicas, enquanto traços de resposta determinam como as espécies reagem a mudanças ambientais (Lavorel & Garnier, 2002). Assim, a diversidade funcional é essencial para entender a dinâmica das comunidades e a resposta dos ecossistemas a mudanças ambientais (Mason & De Bello, 2013; Mammola *et al.*, 2021).

A funcionalidade dos besouros escarabeíneos é classicamente dividida de acordo com suas características de uso das fezes, sendo classificados como endocoprídeos (que depositam seus ovos diretamente nas fezes encontradas), paracoprídeos (depositam os ovos em bolas de fezes em túneis escavados abaixo das fezes encontradas), telecoprídeos (produzem a bola de fezes e a enterram com seus ovos à uma certa distância) e cleptocoprídeos (depositam seus ovos em bolas de fezes feitas por outros) (Halffter & Matthews, 1966; Doube, 1990). No entanto, essas classificações são arbitrárias e baseadas apenas em um escasso conhecimento de história natural, tornando-as subjetivas e voláteis à medida que entendemos melhor as nuances das espécies (Pessôa *et al.*, 2017; Vaz-de-Mello, 2007). Por isso, o uso de medições de características morfológicas das espécies que podem ser associadas a funções específicas pode ter um maior poder explicativo sobre a diversidade funcional das espécies (Wright *et al.* 2006; Villéger *et al.*, 2008, Maire *et al.*, 2015), inclusive por poderem separar aspectos interespecíficos em uma escala mais fina.

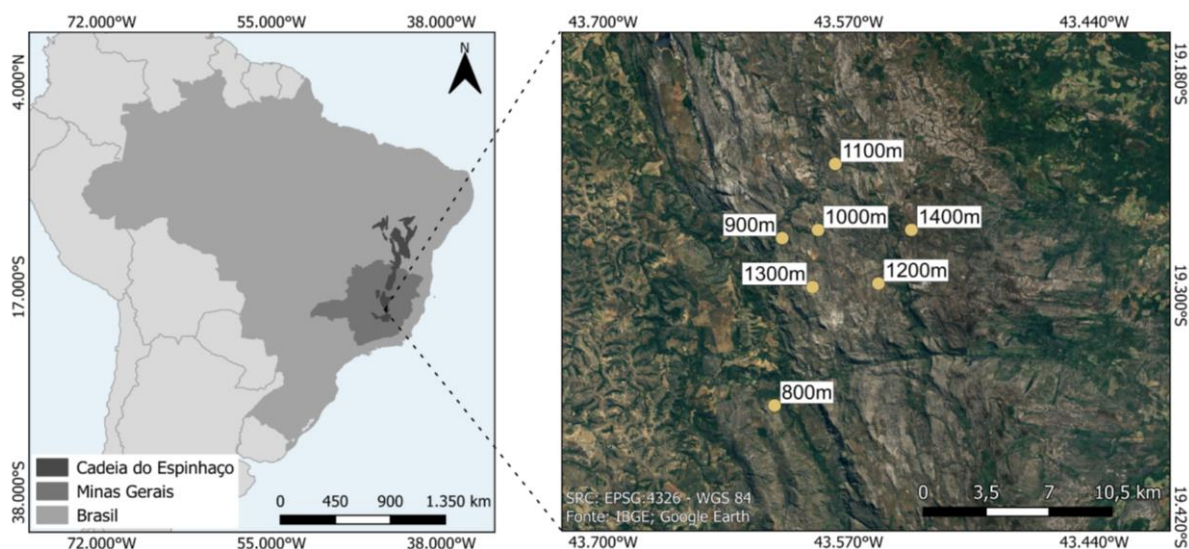
Neste estudo, através da medição de traços funcionais contínuos em espécies de besouros escarabeíneos ao longo de um gradiente de elevação e tempo na Serra do Cipó, temos o objetivo de responder à seguinte pergunta: i) Há um padrão de variação na diversidade funcional de besouros escarabeíneos, ao longo do gradiente elevacional durante 10 anos, em resposta às variáveis climáticas locais? Nossas hipóteses são: i) A diversidade funcional de besouros escarabeíneos diminui ao longo do tempo, principalmente em maiores elevações, em resposta às variáveis climáticas; ii) Com o tempo, haverá uma redução na diversidade de traços funcionais, predominando aqueles que favorecem a dispersão ou indicam menor demanda por recursos, especialmente nas áreas de maior elevação. Mesmo com a substituição de espécies ao longo do gradiente, os traços funcionais relacionados ao tamanho corporal e capacidade de dispersão estarão presentes em todas as faixas de elevação.

## 2 MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1 Área de Estudo

A área de estudo consiste em um gradiente de elevação localizado na parte sul da cadeia montanhosa do Espinhaço, no estado de Minas Gerais, Brasil ( $19^{\circ}12' - 19^{\circ}20' S$ ,  $43^{\circ}30' - 43^{\circ} W$ ) dentro da Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira (Figura 1). A região, conhecida como Serra do Cipó, é caracterizada por possuir período chuvoso de novembro a fevereiro e pela estação seca coincidir com o inverno, sendo classificada como clima subtropical úmido *Cwb* pelo sistema de classificação de Köppen-Geiger (Alvares *et al.*, 2014). Sua precipitação média anual varia entre 1250 e 1550 mm, e a temperatura média está entre  $15,1^{\circ}C$  e  $20,7^{\circ}C$  (Madeira & Fernandes, 1999).

A vegetação é diversificada, possuindo florestas de galeria do Cerrado junto de manchas de vegetação da Floresta Atlântica nas regiões baixas, e vegetação de Campo Rupestre, um ecossistema campestre que abriga 15% da flora brasileira (Silveira *et al.*, 2019) sobre solo quartzítico (Fernandes, 2016), com predominância de herbáceas e arbustivas e alto nível de endemismo (Silveira *et al.*, 2016, Morellato & Silveira, 2018) em elevações superiores a 1000 m, com manchas de floresta densa inseridas nessa matriz, conhecidas como “capões” (Giulietti *et al.*, 1987).



**Figura 1.** Mapa da Serra do Cipó, localizada na porção sul da Cadeia do Espinhaço, MG, dentro da Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira. Círculos indicam os pontos de amostragem ao longo do gradiente elevacional.

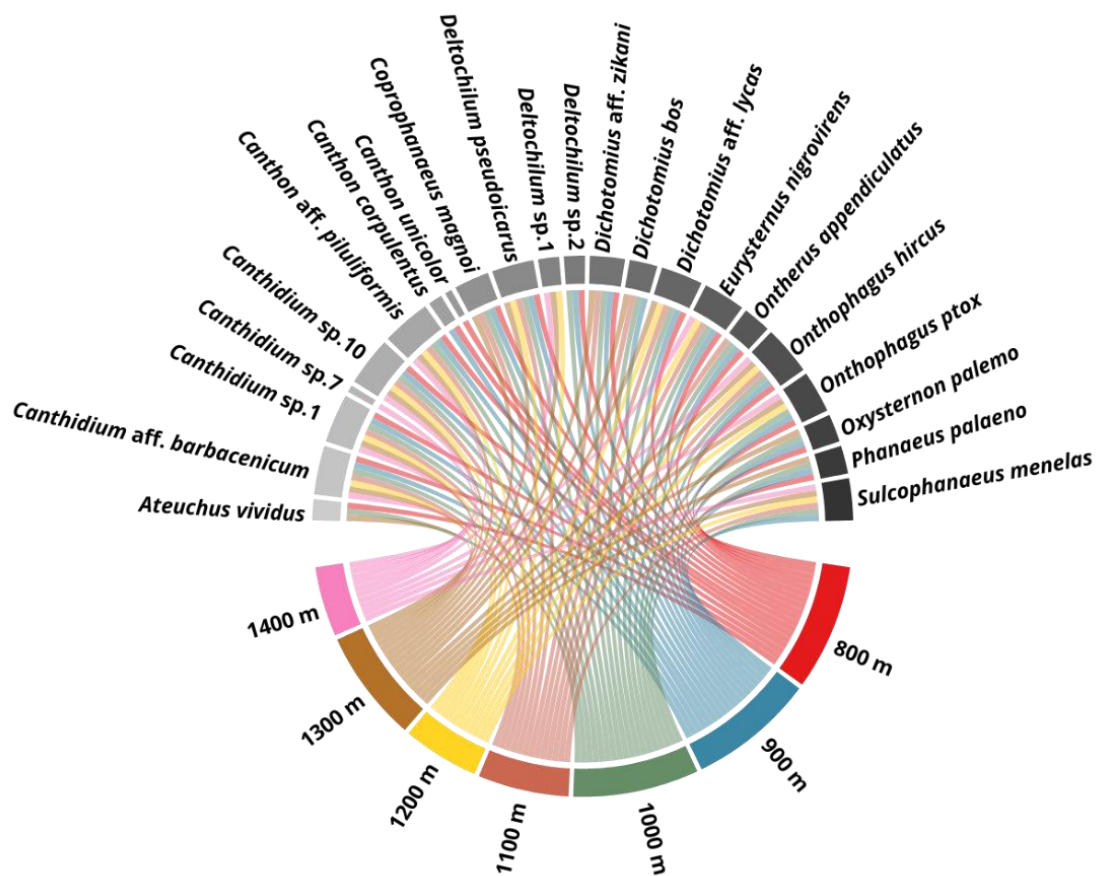
## 2.2 Desenho Amostral

Este estudo é parte do Projeto Ecológico de Longa Duração Sítio Campos Rupestres da Serra do Cipó (PELD-CRSC), onde os insetos foram amostrados nas elevações entre 800 e 1400 m conforme desenho amostral padrão do projeto (Fernandes, 2016; Silveira *et al.*, 2019). Os organismos foram amostrados nos anos de 2013, 2014, 2015, 2017, 2019 e 2023. Os locais de amostragem estão distribuídos a cada 100 m de elevação, totalizando sete áreas amostradas, com uma distância geográfica mínima de dois quilômetros entre elas. Em cada local de amostragem foram utilizados três transectos distantes por pelo menos 250 m. Em cada transecto foram distribuídas nove armadilhas de queda (*pitfall*), agrupadas em trios a cada 100 m (ver Nunes *et al.*, 2016). As armadilhas consistiram em potes de 9 cm de profundidade por 15 cm de diâmetro, contendo 250 ml de uma solução de água, sal e detergente, iscados com 25 g de fezes humanas (Nunes *et al.*, 2016). Em cada amostragem, as armadilhas permaneceram em campo por 48hr.. Todas as permissões de amostragem foram asseguradas pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade.

Após as amostragens, cada indivíduo foi identificado ao menor nível taxonômico possível utilizando uma chave taxonômica para gêneros e subgêneros de Scarabaeinae americanos (Vaz-de-Mello *et al.*, 2011) e consulta a especialista (ver Agradecimentos). Parte do material amostrado foi depositada no Centro de Coleções Taxonômicas do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais. Uma parte da coleção foi depositada na Coleção Entomológica de Mato Grosso Eurides Furtado, localizada na Universidade Federal do Mato Grosso.

Para o presente estudo, das 63 espécies amostradas ao longo de 10 anos no PELD (ver Neves *et al.*, 2024), selecionamos aquelas que tinham abundância igual ou maior a nove indivíduos durante os períodos amostrais. Assim, aqui utilizamos 22 espécies, amostradas nos períodos chuvosos de 2014, 2017, 2019 e 2023. Para complementar o número mínimo de nove indivíduos por espécie, utilizamos indivíduos de outros anos de coleta disponíveis no PELD (2013 e 2015), uma vez que não esperamos haver seleção de caracteres dentro das espécies durante o tempo de amostragem do projeto. Além disso, removemos indivíduos os quais não foi possível a correta identificação ou definição indubitável da morfoespécie. Utilizamos indivíduos que estavam armazenados em álcool, caixas ou mantas entomológicas.

Embora tenha sido necessário trabalhar com uma subamostra das espécies registradas, garantimos que essa subamostra fosse representativa de todo o gradiente de elevação. Para visualizar a distribuição espacial das espécies ao longo das elevações, foi construído um diagrama de cordas de presença/ausência (Figura 2) utilizando o pacote “circlize” (Gu *et al.*, 2014), que demonstra que as 22 espécies selecionadas estão distribuídas por todo o gradiente de elevação amostrado. Dessa forma, apesar da redução no número de espécies, a subamostra cobre adequadamente o gradiente de elevação, assegurando a representatividade espacial nas análises subsequentes.



**Figura 2.** Diagrama de cordas das espécies utilizadas no estudo ao longo do gradiente, que demonstra a representatividade da amostragem e reforça a cobertura espacial das espécies selecionadas para a análise. Cada cor corresponde a uma faixa de elevação específica, enquanto as linhas conectam as espécies às elevações nas quais foram encontradas, indicando sua ocorrência.

### 2.3 Traços Funcionais

Com o objetivo de abarcar a variação intraespecífica dentro de cada espécie através da média, entre nove e 10 indivíduos de cada espécie foram medidos para a obtenção dos seguintes traços funcionais:

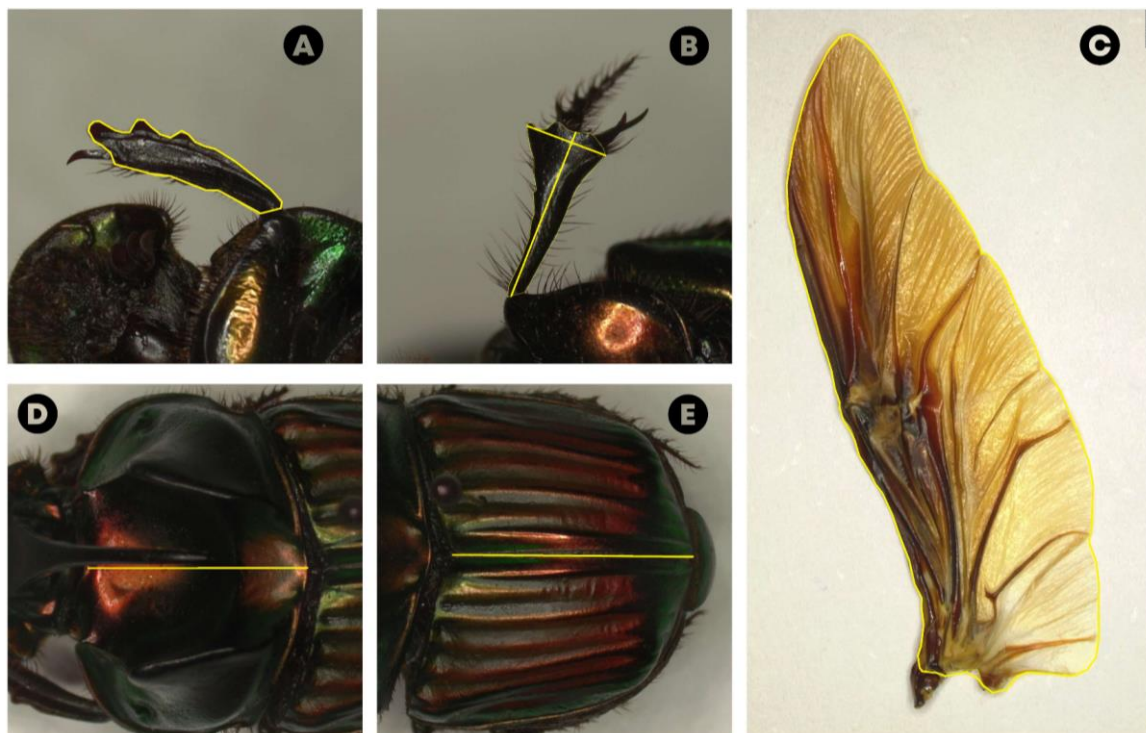
**Razão anterotibial:** razão entre a área da tíbia anterior (Figura 2A) pelo seu tamanho. Escolhemos a razão anterotibial, devido à grande variação interespecífica de tamanhos. Assumimos que besouros com maior área tibial, possuem maior capacidade muscular, sendo melhores escavadores (deCastro-Arrazola *et al.*, 2020).

As fotografias foram produzidas a partir do *software* Leica Application Suite X versão 5.2.0.26130 em lupa estereoscópica Leica S9i e as medidas foram realizadas através do *software* livre ImageJ versão 1.51j8.

**Razão mesotibial:** razão entre a largura apical da tíbia média pelo comprimento da tíbia média (Figura 3B). Besouros que rolam as fezes são caracterizados pelas tíbias médias e posteriores finas, enquanto besouros que enterram as fezes abaixo de onde encontram possuem tíbia alargada no ápice. Espécies que se reproduzem diretamente nas fezes encontradas ou que se apropriam de fezes enterradas por outras podem possuir qualquer uma das duas características. Escolhemos a mesotíbia devido às possíveis variações na metatíbia relacionadas ao dimorfismo sexual em algumas espécies (Nazaré-Silva & Silva, 2021; Vaz-de-Mello, comunicação pessoal, 2023).

**Razão alar:** representada pela razão entre a área da asa e o tamanho do indivíduo (Figura 3C). Assumimos que uma maior razão alar implica menos esforço para sustentar o voo (Pessôa *et al.*, 2017) e, conseqüentemente, melhor capacidade de se dispersar no ambiente. Realizamos a substituição da massa (carga alar) pelo comprimento (razão alar) no cálculo devido ao longo tempo de armazenamento de alguns besouros e por alguns já terem passado pelo processo de secagem em estufa, impossibilitando uma pesagem correta.

**Tamanho do indivíduo:** o tamanho foi representado pelo comprimento do pronoto (Figura 3D) somado ao comprimento dos élitros (Figura 3E), de modo a evitar variações produzidas por diferenças no posicionamento do pigídio e da cabeça. O tamanho do indivíduo pode determinar a quantidade de fezes que um besouro pode realocar (Gebert *et al.*, 2022) e é um *proxy* para a quantidade de recursos consumidos durante o estágio larval (Stanbrook *et al.*, 2021).



**Figura 3.** Traços funcionais avaliados e medidos no software ImageJ: (A) Área da tíbia anterior, (B) comprimento e largura apical da tíbia média, (C) área da asa, (D) comprimento do pronoto, (E) comprimento do élitro. Fotografias de um indivíduo macho da espécie *Sulcophanaeus menelas*.

## 2.4 Variáveis Climáticas

Em cada local, uma torre de monitoramento meteorológica equipada com um *datalogger* Onset HOBO U30 registrou os seguintes parâmetros climáticos a cada cinco minutos: temperatura do ar ( $^{\circ}\text{C}$ ), temperatura do solo ( $^{\circ}\text{C}$  estimada a 5 cm abaixo da superfície do solo) umidade do ar (%), umidade do solo ( $\text{m}^3/\text{m}^3$  estimada a 5 cm abaixo da superfície do solo), radiação solar ( $\text{W}/\text{m}^2$ ) e precipitação (mm). Utilizamos os dados de médias de temperatura e umidade médias do ar, umidade a 5 cm abaixo do solo, temperatura mínima e máxima, temperatura a 5 cm do solo e o acúmulo de precipitação do mês anterior à cada coleta. A temperatura e umidade médias do ar já se mostraram relevantes para a composição taxonômica de besouros escarabeíneos na Serra do Cipó (Nunes *et al.*, 2016). Precipitação e umidade a 5 cm abaixo do solo são importantes para as funções ecossistêmicas prestadas por besouros escarabeíneos nesse ecossistema (Nunes *et al.*, 2018). As temperaturas mínima e máxima já se mostraram importantes para o grupo Scarabaeinae em outro estudo realizado em gradiente de elevação e tempo (Menéndez *et al.*, 2014). E, por fim, a temperatura a 5 cm do solo foi adicionada porque grande parte dos besouros escarabeíneos se enterram em baixas profundidades nas áreas mais elevadas do

ecossistema estudado (Nunes *et al.*, 2018). Quando as variáveis climáticas estavam indisponíveis por eventuais problemas no equipamento durante o período ou elevação amostrados, utilizamos a média das variáveis das duas elevações acima e abaixo da elevação faltante no gradiente, exceto em 1400 m de elevação, onde repetimos a variável da elevação inferior, 1300 m, por não haver medições superiores que permitissem realizar o primeiro processo relatado. Os valores calculados por média entre elevações superior e inferior e os valores repetidos em 1400 m estão respectivamente sinalizados por \* e \*\* (Tabela 1).

## 2.5 Análises de Dados

Antes de iniciar as análises principais, realizamos uma análise exploratória utilizando a função `ggpairs` da extensão `GGally` (Schloerke *et al.*, 2021) para o pacote “`ggplot2`” (Wickhan, 2011). Essa função gerou uma matriz de correlação de Pearson para os traços funcionais (razão alar, razão mesotibial, razão anterotibial e tamanho do indivíduo). Essa análise permite verificar a existência de correlações significativas entre as variáveis, que poderiam afetar os testes subsequentes devido à multicolinearidade.

### 2.5.1 Estrutura Funcional da Assembleia

Para explorar a variação funcional entre as espécies de besouros escarabeíneos na Serra do Cipó, realizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA) com base nos traços morfológicos medidos (Maire *et al.*, 2015). A PCA foi utilizada para reduzir a dimensionalidade dos dados, facilitando a visualização das principais fontes de variação nos traços funcionais. Os seguintes traços contínuos foram incluídos na análise: razão alar, razão mesotibial e razão anterotibial. As variáveis foram padronizadas para média 0 e desvio padrão 1 antes da análise, garantindo que todas tivessem a mesma unidade de medida e evitando vieses devido a escalas diferentes. A posição das espécies no espaço de componentes principais foi então utilizada para identificar espécies funcionalmente similares, destacando padrões de convergência funcional.

Para complementar essa análise visual, calculamos a dissimilaridade funcional utilizando a distância de Gower e realizamos uma análise de agrupamentos pelo método UPGMA (*Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean*), que preserva

a estrutura original de dissimilaridade dos dados (Podani & Schmera, 2006). A qualidade do dendrograma resultante foi avaliada por meio de um teste de correlação cofenética (Sokal & Rohlf, 1962), para verificar a correspondência entre as distâncias observadas no espaço funcional e as representadas no agrupamento.

### **2.5.2 Índices de Diversidade Funcional ao Longo do Gradiente de Elevação e Tempo**

Inicialmente, calculamos índices de diversidade funcional (Villéger *et al.*, 2008) utilizando o pacote “fundiversity” (Grenié & Gruson, 2023), incluindo riqueza funcional (FRic), equitabilidade funcional (FEve), dispersão funcional (FDis) e divergência funcional (FDiv), para cada assembleia ao longo do gradiente de elevação e dos anos de coleta. Esses índices capturam diferentes facetas da diversidade funcional: a riqueza funcional mede o volume do espaço funcional ocupado pelas espécies, a equitabilidade funcional avalia a uniformidade na distribuição de traços entre as espécies, a dispersão funcional reflete a variação nos traços funcionais dentro da assembleia, e a divergência funcional quantifica a contribuição dos traços mais extremos para a diversidade funcional (Villéger *et al.*, 2008; Laliberté & Legendre 2010).

Para investigar os efeitos da elevação e do ano sobre cada componente da diversidade funcional (riqueza funcional, equitabilidade funcional, dispersão funcional e divergência funcional), ajustamos modelos lineares generalizados (GLMs) com distribuição Gaussiana, avaliadas através do pacote DHARMA (Hartig, 2022). O modelo incluiu a elevação (Elev), o ano de amostragem (Ano) e a interação entre eles (Elev:Ano) como variáveis preditoras. Os fatores foram considerados estatisticamente significativos quando  $p < 0,05$ .

### **2.5.3 RLQ e Fourth-corner**

Utilizamos o método RLQ (Dolédec & Chessel, 1994) para ordenar simultaneamente as variáveis climáticas para cada unidade amostral (Matriz R, Tabela 1), a distribuição em uma matriz de abundância das espécies por faixa de elevação em cada ano (Matriz L, Tabela 2) e os traços das espécies representados pela média dos indivíduos amostrados para cada uma (Matriz Q, Tabela 3).

De forma complementar, utilizamos a análise de *fourth-corner* (Legendre *et al.*, 1997) para avaliar a relação entre cada um dos traços com cada variável climática utilizada. Essa análise foi realizada considerando a faixa elevacional de cada ano como as unidades amostrais. Essa combinação de análises permite observar padrões gerais correlacionando a matriz de abundância das espécies, a matriz de traços funcionais e a matriz de variáveis climáticas para, em seguida, testar as relações específicas de cada traço com cada variável climática, melhorando a interpretação dos dados ecológicos (Dray *et al.*, 1994). Estas análises foram realizadas no software livre R (R Core Team, 2024) utilizando o pacote “ade4” (Dray & Dufour, 2007).

**Tabela 1.** Variáveis climáticas por ano de amostragem. Média das temperaturas do ar, do solo (5 cm de profundidade), máximos e mínimos de temperatura (°C). Médias da umidade do ar e do solo (5 cm de profundidade) e acúmulo de chuva (Matriz R). Devido à eventuais problemas nos equipamentos, \* representam valores produzidos a partir da média da elevação inferior e superior, \*\* representam valores de 1400 m que foram repetidos de 1300 m. Todas as variáveis são referentes ao mês anterior de cada coleta.

<b>Elevação/Ano</b>	<b>Temperatura do Ar</b>	<b>Máximo de Temperatura</b>	<b>Mínimo de Temperatura</b>	<b>Precipitação</b>	<b>Umidade do Ar</b>	<b>Temperatura do Solo (5cm)</b>	<b>Umidade do Solo (5cm)</b>
800m/2014	23,24	33,97	15,77	304,40	72,86	25,63	0,09
800m/2017	22,49	32,61	15,63	218,00	75,69	24,70	0,12
800m/2019	24,29	36,93	17,03	258,60	70,68	26,10	0,07
800m/2023	25,19	36,78	16,57	207,21	71,73	29,87	0,03
900m/2014	22,21	32,64	15,20	201,00	75,25	25,15	0,11
900m/2017	21,34*	30,08*	16,22*	147,13*	82,16*	24,17*	0,14*
900m/2019	23,46	39,29	16,58	240,60	73,95	25,77	0,11
900m/2023	23,91*	34,50*	16,59*	192,40	73,20	24,11	0,08
1000m/2014	21,72	31,84	14,89	241,20	78,01	25,58*	0,10*
1000m/2017	21,34*	30,08*	16,22*	147,13*	82,16*	23,63	0,14*
1000m/2019	29,51	35,05	24,97	201,80	74,90	29,82	0,19
1000m/2023	23,91*	34,50*	16,59*	218,40*	76,37*	25,13*	0,90*
1100m/2014	20,63	31,46	13,57	207,00	79,98	26,02	0,09
1100m/2017	20,19	27,55	16,82	76,26	88,63	25,23	0,16
1100m/2019	21,28	33,99	15,82	190,30*	81,59	26,12	0,13
1100m/2023	22,64	32,23	16,61	244,40	79,55	26,15	0,09
1200m/2014	20,31	31,00	13,57	255,80	82,88	24,03	0,08*
1200m/2017	19,46*	28,03*	15,20*	75,47	87,47*	23,23*	0,26
1200m/2019	23,22	33,73	16,11	190,30*	75,47*	32,47	0,01
1200m/2023	22,26*	31,77*	16,08*	152,70*	73,46*	25,57	0,16

1300m/2014	19,37	29,07	12,99	216,00	82,77	23,35	0,07
1300m/2017	18,72	28,52	13,57	156,80	86,31	21,22	0,08
1300m/2019	22,42	32,64	15,13	190,30*	69,36	25,02	0,06
1300m/2023	21,89	31,31	15,56	61,00	67,37	24,78	0,05
1400m/2014	19,37**	29,07**	12,99**	216,00**	82,77**	23,35**	0,07**
1400m/2017	17,13	22,80	14,98	7,47	98,81	20,83	0,13
1400m/2019	19,00	31,77	13,83	178,80	89,77	21,75	0,16
1400m/2023	21,89**	31,31**	15,56**	61,00**	67,37**	24,78**	0,05**

---

**Tabela 2.** Matriz de abundância das 22 espécies estudadas por elevação em cada ano (Matriz L).

Ano/Local	<i>Ateuchus vividus</i>	<i>Canthidium aff. barbaticum</i>	<i>Canthidium sp.1</i>	<i>Canthidium sp.7</i>	<i>Canthidium sp.10</i>	<i>Canthon aff. piluliformis</i>	<i>Canthon corpulentus</i>	<i>Canthon unicolor</i>	<i>Coprophanaeus magnoi</i>	<i>Deltochilum pseudoicarus</i>	<i>Deltochilum sp.1</i>	<i>Deltochilum sp.2</i>	<i>Dichotomius aff. zikani</i>	<i>Dichotomius bos</i>	<i>Dichotomius aff. lycas</i>	<i>Eurysternus nigrovirens</i>	<i>Ontherus appendiculatus</i>	<i>Onthophagus hircus</i>	<i>Onthophagus ptox</i>	<i>Oxysternon palemo</i>	<i>Phanaeus palaeno</i>	<i>Sulcophanaeus menelas</i>
800m/2014	0	9	8	0	0	1	10	1	1	9	0	2	2	0	15	0	1	2	0	37	4	0
800m/2017	0	15	0	0	7	6	3	3	0	10	0	0	30	0	8	0	0	0	2	77	23	0
800m/2019	0	0	0	0	3	3	0	0	0	2	0	0	3	0	6	7	0	0	2	27	4	0
800m/2023	2	17	0	0	0	9	0	25	0	5	0	5	6	0	6	10	1	0	0	60	2	0
900m/2014	0	2	15	0	0	18	0	0	1	10	0	2	0	0	23	0	0	1	0	8	1	0
900m/2017	0	8	0	0	20	65	0	0	0	7	0	0	1	1	29	0	1	21	15	70	0	2
900m/2019	0	1	0	0	0	16	1	0	0	4	0	1	0	0	10	0	1	2	4	13	0	0
900m/2023	0	0	0	0	0	17	0	0	0	8	0	3	0	0	17	13	0	1	0	26	0	0
1000m/2014	3	18	8	0	0	8	0	0	4	1	0	0	0	4	28	0	2	10	17	7	7	6
1000m/2017	1	48	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	21	0	22	10	17	5	7	1
1000m/2019	1	7	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	4	4	21	9	26	4	1	0
1000m/2023	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	5	7	5	1	16	2	1	0
1100m/2014	0	3	22	0	0	28	0	0	1	0	0	0	1	0	14	6	0	17	0	0	0	1
1100m/2017	0	45	0	0	16	51	0	0	2	2	0	0	0	0	9	0	0	10	0	0	0	3
1100m/2019	0	9	0	0	2	14	0	0	0	10	0	0	0	0	2	1	1	26	0	0	0	1
1100m/2023	0	9	0	0	0	30	0	0	1	3	0	0	1	3	4	0	2	7	0	0	0	0
1200m/2014	0	0	6	0	0	16	0	0	0	0	11	0	0	0	1	2	0	1	1	0	0	1
1200m/2017	0	0	1	0	0	24	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	3
1200m/2019	0	0	0	0	2	54	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0
1200m/2023	0	1	0	0	0	17	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1300m/2014	1	10	6	0	0	30	0	0	0	1	3	0	0	0	2	0	0	2	1	2	1	20
1300m/2017	0	0	0	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
1300m/2019	1	4	0	0	3	96	0	0	3	0	1	0	1	1	1	0	0	6	3	0	0	3
1300m/2023	0	0	0	0	0	225	0	0	0	7	0	0	0	0	1	0	0	4	5	0	0	1
1400m/2014	0	0	16	0	0	1	0	0	0	0	8	0	0	0	0	1	0	15	5	0	0	15
1400m/2017	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
1400m/2019	0	1	0	1	16	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	13	9	0	0	22

1400m/2023 0 0 1 2 0 0 0 0 0 0 8 0 0 0 0 0 4 0 0 0 0

**Tabela 3.** Médias dos atributos funcionais das 22 espécies utilizadas no estudo (Matriz Q).

<b>Espécie</b>	<b>Tamanho</b>	<b>Razão Alar</b>	<b>Razão Mesotibial</b>	<b>Razão Anterotibial</b>
<i>Ateuchus vividus</i>	6.08	4.27	0.48	0.10
<i>Canthidium aff. barbaticum</i>	5.21	3.52	0.40	0.10
<i>Canthidium sp.1</i>	4.80	2.77	0.44	0.10
<i>Canthidium sp.10</i>	4.73	2.88	0.43	0.10
<i>Canthidium sp.7</i>	4.61	2.57	0.40	0.11
<i>Canthon aff. piluliformis</i>	3.87	2.48	0.21	0.08
<i>Canthon corpulentus</i>	9.80	5.08	0.23	0.25
<i>Canthon unicolor</i>	9.21	4.42	0.18	0.23
<i>Coprophanæus magnoi</i>	20.43	8.93	0.41	0.48
<i>Deltochilum pseudoicarum</i>	21.03	11.55	0.16	0.22
<i>Deltochilum sp.1</i>	14.58	5.05	0.19	0.14
<i>Deltochilum sp.2</i>	11.99	5.47	0.19	0.10
<i>Dichotomius aff. zikani</i>	18.02	13.88	0.44	0.48
<i>Dichotomius bos</i>	13.20	15.98	0.44	0.35
<i>Dichotomius aff. lycas</i>	15.16	12.21	0.40	0.29
<i>Eurysternus nigrovirens</i>	6.24	2.25	0.20	0.06
<i>Ontherus appendiculatus</i>	8.94	6.45	0.47	0.18
<i>Onthophagus hircus</i>	4.68	2.37	0.41	0.11
<i>Onthophagus ptox</i>	4.38	2.07	0.39	0.11
<i>Oxysternon palemo</i>	13.89	6.22	0.41	0.27
<i>Phanaeus palaeno</i>	13.85	6.04	0.42	0.30
<i>Sulcophanaeus menelas</i>	16.54	6.34	0.43	0.39

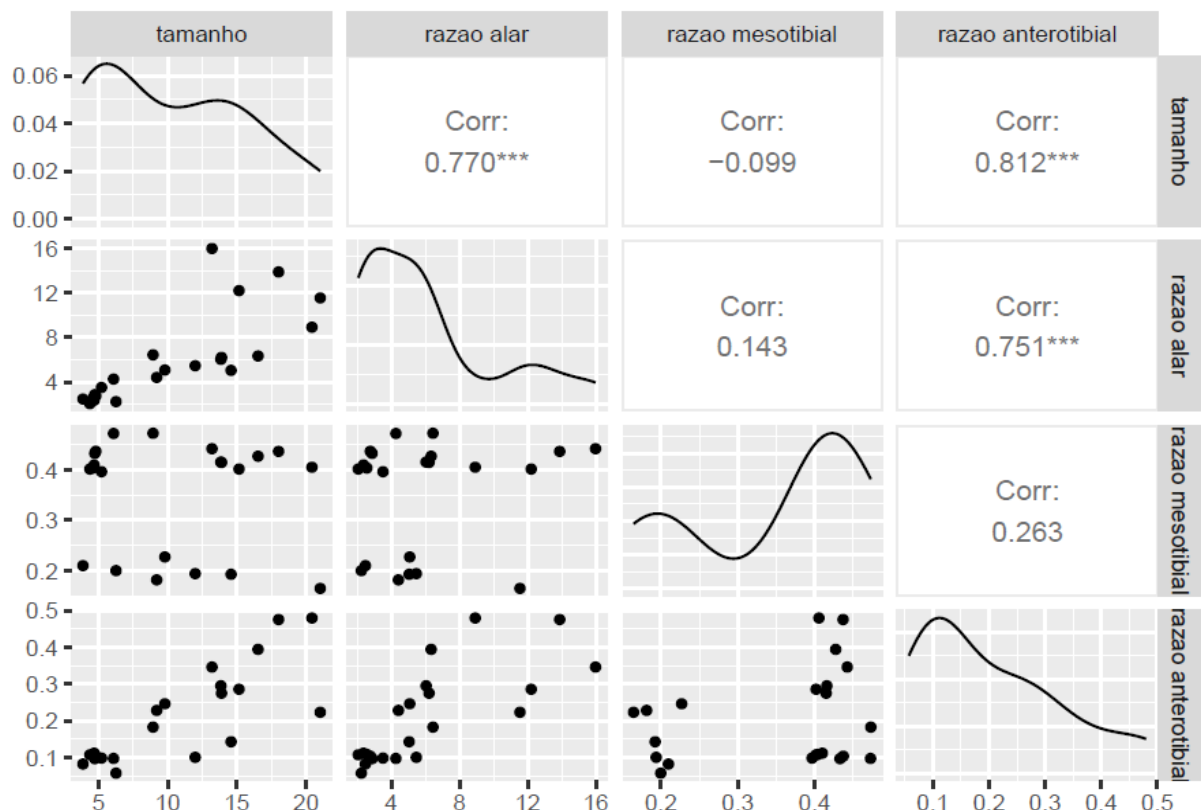
## 2.5.4 Composição Funcional

A composição funcional das assembleias foi estimada utilizando a função “functcomp”, que calcula a média ponderada dos traços funcionais com base na abundância das espécies. Posteriormente, foi realizada uma análise de variância permutacional multivariada (PERMANOVA) através da função “adonis2” do pacote “vegan” (Oksanen *et al.*, 2007) para testar a significância das variações na composição funcional em relação à elevação e ao ano de coleta. Em seguida, uma análise de NMDS (*Non-Metric Multidimensional Scaling*) foi conduzida para representar as diferenças na composição funcional das assembleias ao longo do gradiente de elevação.

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 Análise de Correlação

A partir da análise de correlação de Pearson (Figura 4) entre os traços funcionais observamos associações entre as variáveis. Verificamos uma correlação positiva entre o tamanho e a razão alar ( $r = 0,770$ ,  $p < 0,001$ ), entre o tamanho e a razão anterotibial ( $r = 0,812$ ,  $p < 0,001$ ), e entre a razão alar e a razão anterotibial ( $r = 0,751$ ,  $p < 0,001$ ), indicando que traços relacionados ao tamanho do corpo e à mobilidade estão fortemente correlacionados. Como o tamanho do indivíduo foi utilizado para calcular as razões alar e anterotibial, optamos por removê-lo nas análises seguintes de modo a não inflar o modelo. Por outro lado, não houve correlações significativas entre a razão mesotibial e os outros traços.

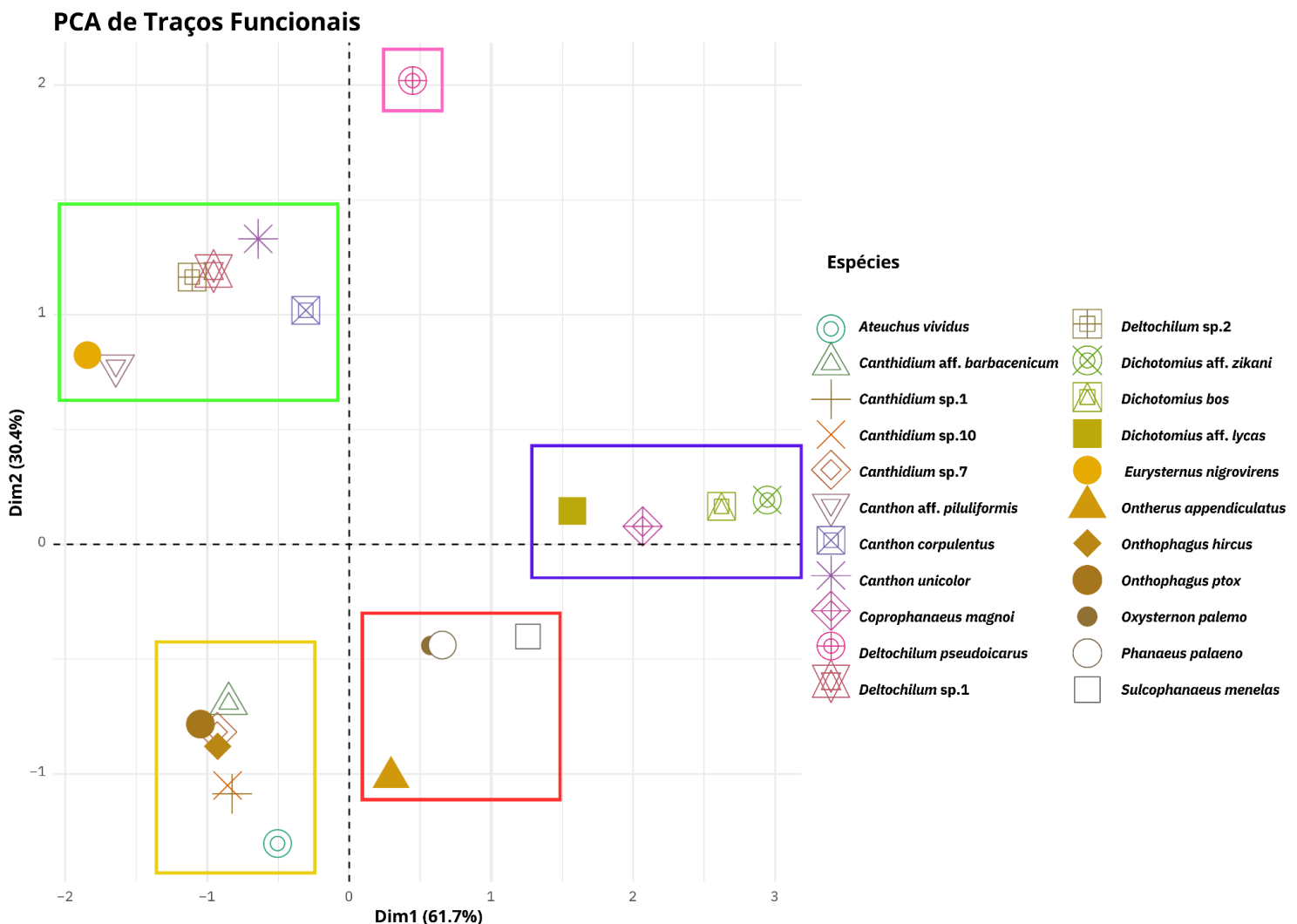


**Figura 4.** Análise de correlação entre os traços funcionais. Valores próximos de 1 indicam alta correlação positiva, valores próximos de zero indicam baixa correlação e valores próximos de -1 indicam alta correlação negativa. Os resultados indicaram uma correlação positiva entre tamanho e razão alar (0,770), tamanho e razão anterotibial (0,812) e razão anterotibial e razão alar (0,751). \*\*\* significam que  $p \leq 0,001$ .

### 3.2 Estrutura Funcional da Assembleia

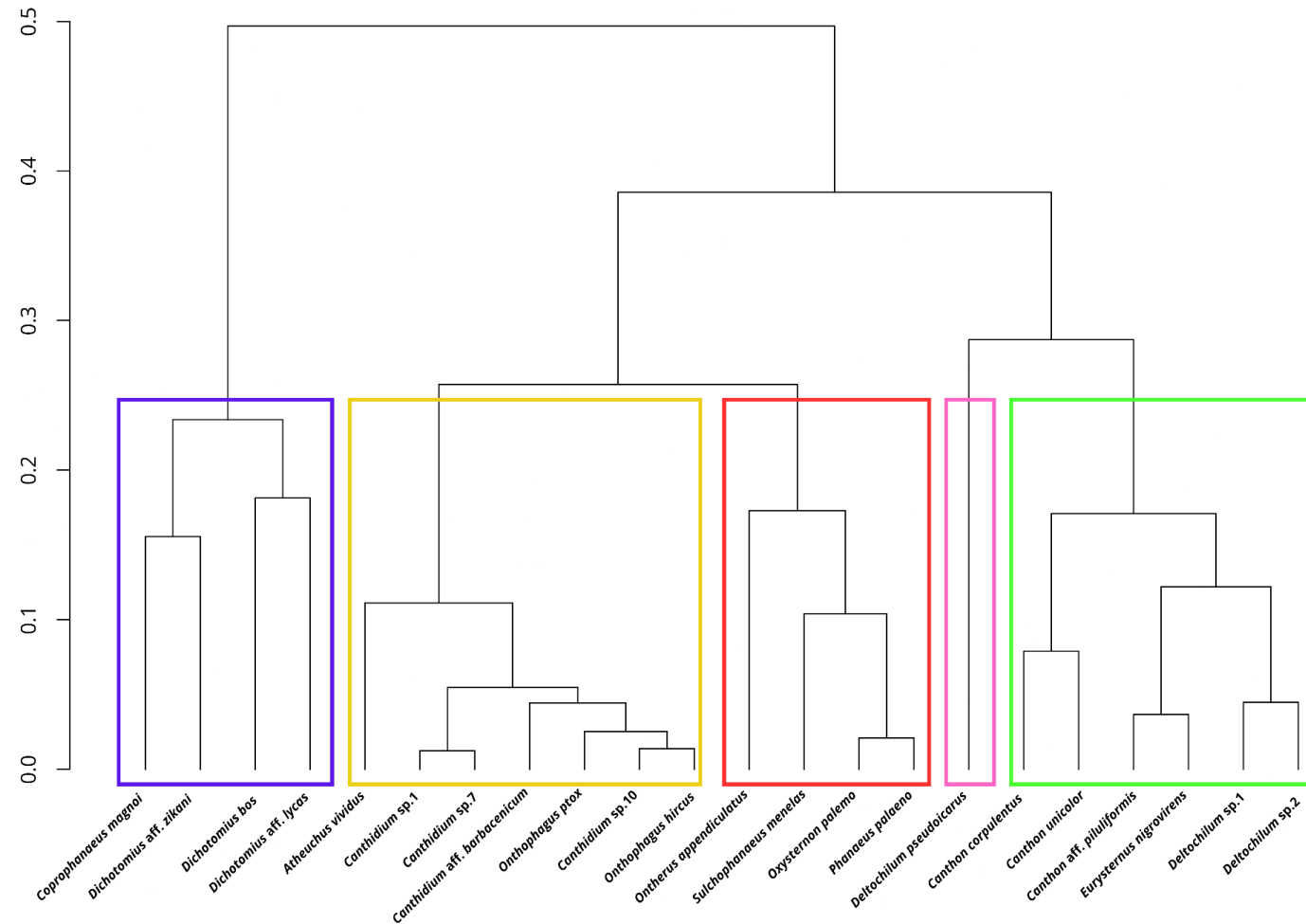
A Análise de Componentes Principais explicou uma parte significativa da variação funcional entre as espécies, com os dois primeiros eixos capturando 92,1% da variação total. Razão anterotibial e razão alar e razão anterotibial contribuíram respectivamente com 46,3%, 43,1% e 10,4% do primeiro eixo, enquanto a contribuição para o segundo eixo foi de 2,1%, 9,7% e 88,1%.

Para complementar esses resultados, o agrupamento hierárquico UPGMA foi utilizado para classificar as espécies com base nas distâncias de dissimilaridade funcional. O dendrograma resultante corroborou os padrões observados na PCA, indicando a existência de agrupamentos funcionais claramente definidos. O teste de correlação cofenética indicou uma boa preservação das distâncias originais representadas no dendrograma ( $r = 0,8$ ).



**Figura 5.** Análise de Componentes Principais (PCA) dos traços funcionais das 22 espécies de besouros. Os dois primeiros eixos explicam 61,7% e 30,4% da variação total, respectivamente. Os quadrados em volta dos pontos indicam espécies funcionalmente similares.

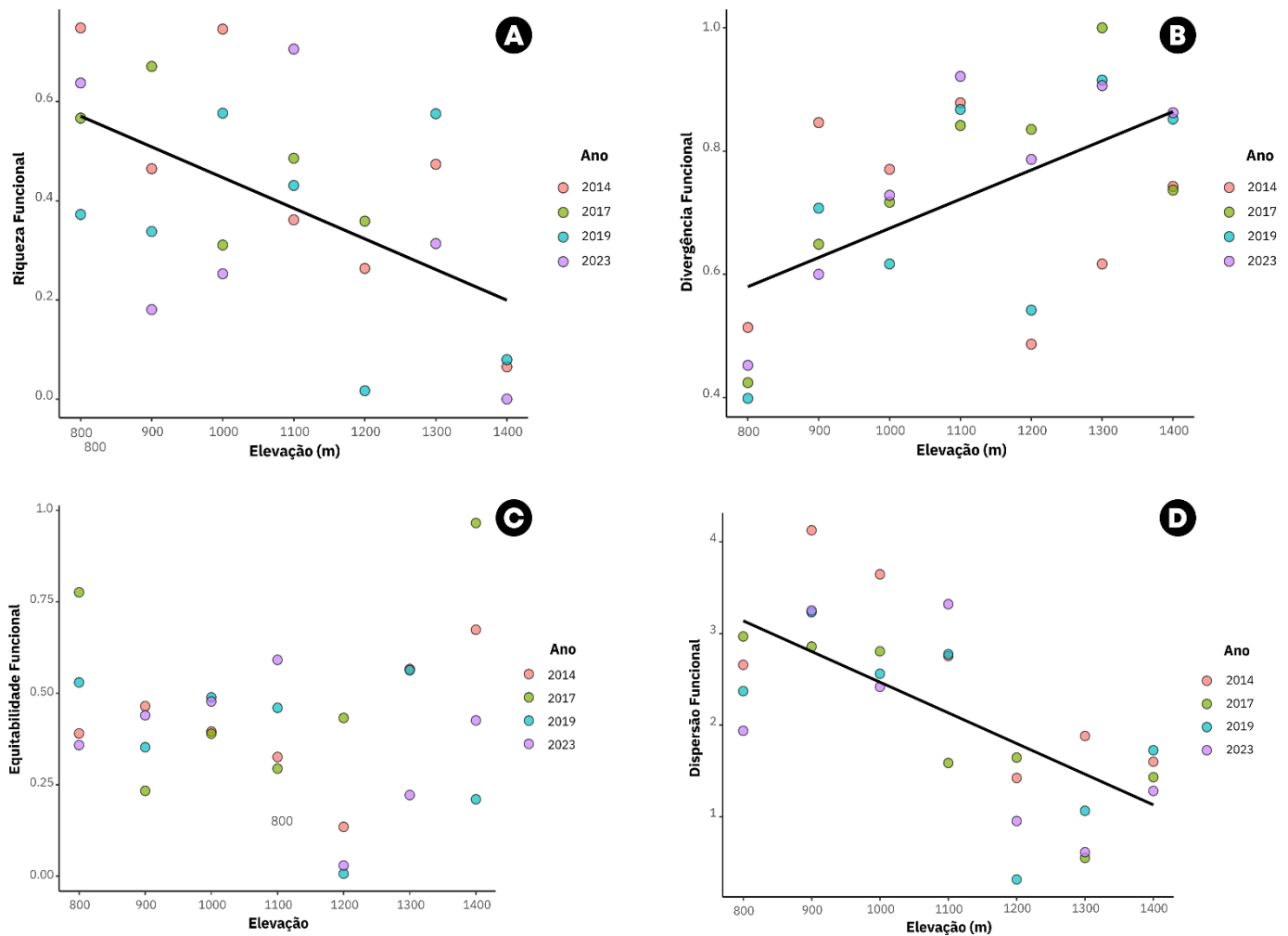
## Dendrograma de Agrupamento Hierárquico por Traços Funcionais



**Figura 6.** Dendrograma de agrupamento hierárquico dos traços funcionais das espécies analisadas. As cores indicam agrupamentos realizados com base na similaridade dos traços que também ocorreram na análise de componentes principais. Espécies mais próximas no dendrograma são mais semelhantes funcionalmente entre si com base nos traços medidos.

### 3.3 Índices de Diversidade Funcional ao Longo do Gradiente de Elevação e Tempo

A partir dos resultados do GLMs foi possível detectar padrões distintos das quatro métricas de diversidade funcional com a elevação (Figura 7), entretanto não observamos relação da diversidade funcional com o tempo (Tabela 4). A riqueza funcional (FRic) diminuiu com o aumento da elevação ( $p < 0,004$ ), indicando que as assembleias em faixas mais elevadas ocupam um espaço funcional menor. De forma oposta, a divergência funcional (FDiv) aumentou com a elevação ( $p < 0,004$ ), sugerindo uma maior diferenciação funcional das espécies nas áreas mais elevadas. A dispersão funcional (FDis) também diminuiu com o aumento da elevação ( $p < 0,004$ ), refletindo uma maior homogeneidade funcional em áreas mais elevadas. Por fim, não foi observada uma relação entre a equitabilidade funcional (FEve) e a elevação ( $p > 0,005$ ), o que indica uma distribuição uniforme de traços funcionais ao longo do gradiente de elevação.



**Figura 7.** Efeitos da elevação sobre as quatro métricas de diversidade funcional: (A) riqueza funcional (FRic;  $p < 0,005$ ), (B) divergência funcional (FDiv;  $p < 0,005$ ), (C) equitabilidade funcional (FEve;  $p = 0,436$ ) e (D) dispersão funcional (FDIs;  $p < 0,005$ ). Os gráficos permitem a comparação dos padrões de resposta funcional ao longo do gradiente de elevação, destacando as tendências específicas de cada métrica.

**Tabela 4** Resultados dos Modelos Lineares Generalizados (GLM) para as métricas de diversidade funcional. Os modelos incluem os efeitos de Elevação, Ano e a interação entre ambos (Elev \* Ano). A tabela apresenta os graus de liberdade (GL) para cada termo, os graus de liberdade residuais após o ajuste, a estatística F e o valor-p associado, indicando a significância estatística dos efeitos. Valores de p são indicados como \*\*\* ( $p \leq 0,001$ ), \*\* ( $p \leq 0,01$ ).

Modelo	Termo	GL	GL Resíduos	F	Valor-p
FRic	Elev * Ano	1	21	0,463	0,503
	Ano	1	22	1,277	0,271
	Elevação	1	23	10,044	0,004 **
FDiv	Elev * Ano	1	24	3,152	0,088
	Ano	1	25	0,411	0,527
	Elevação	1	26	13,607	0,001 **
FEve	Elev * Ano	1	23	1,368	0,254
	Ano	1	24	0,612	0,442
	Elevação	1	25	0,001	0,976

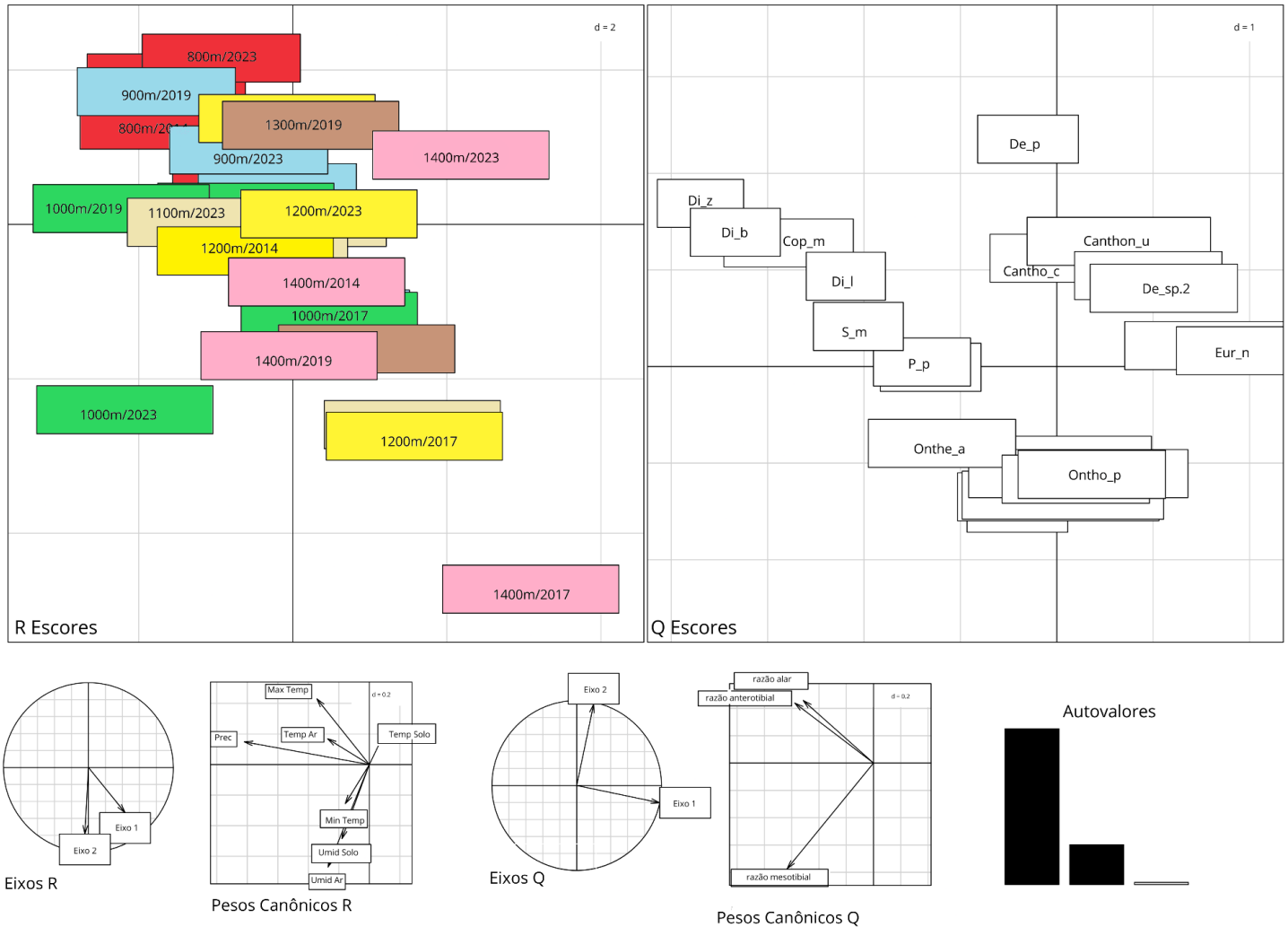
FDis	Elev * Ano	1	24	0,081	0,778
	Ano	1	25	2,057	0,164
	Elevação	1	26	23,256	6,524e-05 ***

### 3.4 RLQ e *Fourth-Corner*

A matriz R representou as variáveis climáticas (temperatura e umidade do ar, temperatura e umidade do solo, e precipitação), enquanto a matriz Q consistiu nos traços funcionais medidos (razão alar, razão mesotibial e razão anterotibial). Os dois primeiros eixos explicaram 99,04% da variação, capturando as principais correlações entre as variáveis climáticas e os traços funcionais das espécies.

Os escores canônicos, representados pelos gráficos no canto inferior, mostraram a influência de cada variável climática e traço funcional nos dois primeiros eixos (Fig. 8). As variáveis mais fortemente associadas ao primeiro eixo foram temperatura do solo e máxima de temperatura, enquanto no eixo Q os traços razão alar e razão mesotibial apresentaram maior peso canônico.

A análise *fourth-corner* foi utilizada para testar a significância das correlações entre cada traço funcional e as variáveis climáticas, permitindo uma interpretação mais detalhada das relações detectadas na RLQ. Nenhuma relação significativa foi encontrada entre os traços funcionais e as variáveis climáticas (Tabela 5, todos os valores de  $p > 0,05$ ).



**Figura 8.** Resultados da análise RLQ mostrando a relação entre as variáveis ambientais (Matriz R), traços funcionais das espécies (Matriz Q) e as abundâncias (Matriz L). O gráfico de R Escores (esquerda superior) e Q Escores (direita superior) apresentam as distribuições das variáveis ambientais e traços funcionais ao longo dos eixos da análise. As variáveis mais afastadas do centro contribuem mais para a variação explicada pelos respectivos eixos. A parte inferior do gráfico ilustra os pesos canônicos das variáveis ambientais (R) e traços funcionais (Q), enquanto as barras de autovalores (direita inferior) indicam a variação explicada por cada eixo. O primeiro eixo explica 81,12% da variação, enquanto o segundo eixo explica 17,92%.

**Tabela 5.** Resultados da análise de *fourth-corner*. Valores observados nos coeficientes de correlação de Pearson seguidos dos valores esperados ao acaso. Valores de  $p > 0,05$  indicam que as correlações observadas não são estatisticamente significativas. Obs. é o valor bruto da correlação, enquanto Obs. pad. corresponde ao valor padronizado que reflete a significância relativa do valor observado quando comparado com cenários aleatórios.

Variável Climática / Traço Funcional	Teste Est (r)	Obs.	Obs. pad.	p-valor
Temperatura do Ar / Razão Alar	r	0,126	0,983	0,360
Precipitação / Razão Alar	r	0,257	1,330	0,205
Umidade do Ar / Razão Alar	r	-0,016	-0,160	0,882
Umidade do Solo/ Razão Alar	r	0,007	0,002	0,998
Temperatura do Ar / Razão Mesotibial	r	0,067	0,470	0,648

Temperatura do Solo/ Razão Mesotibial	r	-0,047	-0,349	0,720
Máximo de Temperatura/ Razão Mesotibial	r	0,036	0,247	0,810
Mínimo de Temperatura/ Razão Mesotibial	r	0,115	0,870	0,367
Precipitação / Razão Mesotibial	r	0,275	1,474	0,145
Umidade do Ar / Razão Mesotibial	r	0,245	1,720	0,082
Umidade do Solo / Razão Mesotibial	r	0,170	1,450	0,123
Temperatura do Ar / Razão Anterotibial	r	0,090	0,730	0,503
Temperatura do Solo/ Razão Anterotibial	r	-0,018	-0,130	0,890
Máximo de Temperatura/ Razão Anterotibial	r	0,160	1,300	0,219
Mínimo de Temperatura/ Razão Anterotibial	r	-0,006	-0,040	0,961
Precipitação / Razão Anterotibial	r	0,310	1,590	0,090
Umidade do Ar / Razão Anterotibial	r	0,020	0,130	0,900
Umidade do Solo / Razão Anterotibial	r	-0,010	-0,070	0,933

### 3.5 Composição Funcional

A partir da análise de variância permutacional verificamos diferenças significativas na composição funcional das assembleias de besouros ao longo das diferentes elevações, especialmente em faixas mais distantes dentro do gradiente de elevação ( $p < 0,05$ , Tabela 6).

Esses resultados indicam que a elevação exerce um papel fundamental na variação da composição funcional das assembleias de besouros, com as maiores mudanças ocorrendo em elevações mais distantes, especialmente nas comparações envolvendo as elevações entre 800 e 900 m e as elevações acima de 1200 m.

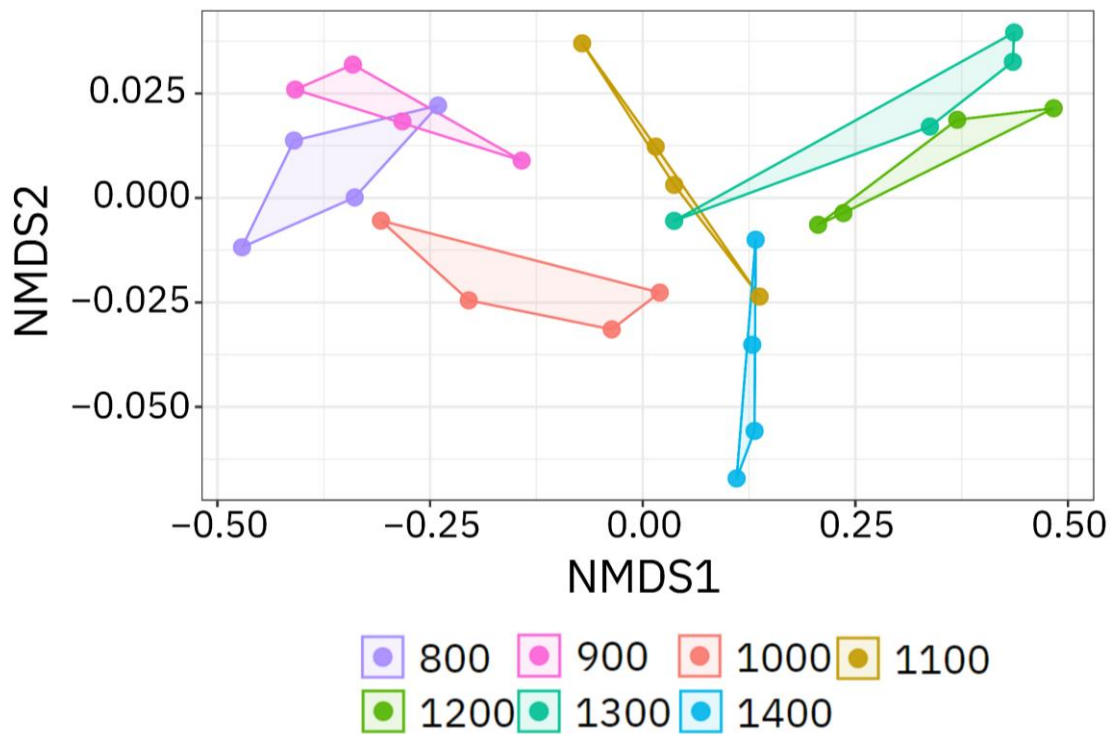
A análise de NMDS revelou padrões claros de variação na composição funcional das assembleias de besouros ao longo do gradiente de elevação (Figura 9). O NMDS foi realizado com dois eixos principais (NMDS1 e NMDS2), com um estresse de 0,0298, indicando um bom ajuste do modelo aos dados e uma excelente representatividade da variação funcional no espaço bidimensional.

As assembleias das elevações de 800 e 900 m estão mais agrupadas no lado esquerdo do gráfico, indicando uma maior similaridade funcional entre elas. Por outro lado, as elevações acima de 1200 m se agrupam no lado direito do gráfico, sugerindo uma maior divergência funcional entre as espécies presentes nessas elevações. As transições ao longo do gradiente elevacional são evidentes, com as elevações

intermediárias (entre 1000 e 1100 m) apresentando uma posição de transição entre as demais assembleias.

**Tabela 6.** Resultados da análise de variância comparando a composição funcional das assembleias de besouros ao longo de diferentes elevações. A tabela apresenta os pares de elevações comparados, o valor do F.Modelo, o coeficiente R<sup>2</sup> (explicando a proporção de variância associada a cada comparação), e o valor de p não ajustado (p < 0,05). Comparações significativas são indicadas com um asterisco.

Pares de Elevações	GL	F	R <sup>2</sup>	p-valor
800 vs 900	1	0,99	0,14	0,3413
800 vs 1000	1	6,69	0,53	0,0576
800 vs 1100	1	33,79	0,85	0,0296 *
800 vs 1200	1	64,94	0,92	0,0284 *
800 vs 1300	1	36,42	0,86	0,0303 *
800 vs 1400	1	85,89	0,93	0,0287 *
900 vs 1000	1	3,36	0,36	0,1687
900 vs 1100	1	19,31	0,76	0,0293 *
900 vs 1200	1	46,87	0,89	0,0277 *
900 vs 1300	1	27,36	0,82	0,0271 *
900 vs 1400	1	50,29	0,89	0,0291 *
1000 vs 1100	1	3,60	0,37	0,1462
1000 vs 1200	1	20,25	0,77	0,0269 *
1000 vs 1300	1	12,93	0,68	0,0269 *
1000 vs 1400	1	11,06	0,65	0,0279 *
1100 vs 1200	1	13,38	0,69	0,0298 *
1100 vs 1300	1	7,00	0,54	0,0821
1100 vs 1400	1	6,00	0,50	0,0585
1200 vs 1300	1	0,02	0,00	0,9695
1200 vs 1400	1	9,98	0,62	0,0315 *
1300 vs 1400	1	4,32	0,42	0,1466



**Figura 9.** Análise NMDS da composição funcional das assembleias de besouros ao longo do gradiente de elevação. Cada ponto representa uma assembleia em uma determinada elevação, e as cores indicam diferentes elevações. As linhas conectam as assembleias nas mesmas faixas de elevação ao longo dos anos.

#### 4 DISCUSSÃO

Investigamos a variação da diversidade funcional e da composição das assembleias de besouros escarabeíneos ao longo de um gradiente de elevação e em diferentes anos em função de variações climáticas em uma montanha tropical. Verificamos que, com o aumento da elevação, há uma diminuição na riqueza funcional, sugerindo que poucas estratégias ecológicas distintas são suportadas em elevações mais altas, possivelmente devido a condições ambientais mais extremas (Perrigo *et al.*, 2019; Rahbek *et al.*, 2019). A dispersão funcional também diminuiu, o que reflete uma maior homogeneidade nos traços funcionais das espécies de elevações maiores, apontando para uma convergência adaptativa em resposta a pressões similares. No entanto, o aumento da divergência funcional indica que as espécies em maiores elevações exibem traços mais extremos em relação à média, sugerindo que, apesar da homogeneidade geral na montanha, algumas espécies desenvolveram adaptações especializadas para lidar com os desafios únicos desses ambientes de maiores elevações, fenômeno já observado para artrópodes em ambientes montanhosos (Sømme, 1989). É relevante pontuarmos que essas análises

foram conduzidas com base nos traços de 22 das 63 espécies amostradas, garantindo representatividade ao longo do gradiente de elevação, mas ainda assim podendo subestimar variações causadas por espécies raras (Leitão *et al.*, 2016; Chapman *et al.*, 2018).

Ao longo do tempo, não identificamos variações na diversidade funcional, sugerindo estabilidade dessas funções frente a variações ambientais no período amostrado. Esse resultado contrasta com a variação da composição de espécies, observada em estudos taxonômicos (Neves *et al.*, 2024), que documentaram perdas e novas colonizações ao longo dos anos, com alta substituição de espécies. Isso pode significar que, mesmo com mudanças na composição de espécies, a funcionalidade do ecossistema permanece estável, indicando um "seguro funcional" em que a elevada riqueza de espécies dificulta a perda de funções ecológicas, o que se alinha à teoria do seguro biológico (Yachi & Loreau, 1999; Loreau *et al.*, 2021). Ainda é importante pontuar que no presente estudo foram utilizadas somente as espécies que ocorreram ao menos nove vezes ao longo de todo o período de coleta (cerca de 35% das espécies amostradas), e a grande variação da composição taxonômica é determinada principalmente pelas espécies mais raras (Neves *et al.*, 2024),

Em outros estudos, a estabilidade funcional também foi observada em resposta a distúrbios, como incêndios, sugerindo uma possível resiliência das assembleias de besouros escarabeíneos a perturbações frequentes neste ecossistema (Nunes *et al.*, 2019). No entanto, as análises RLQ e fourth-corner não indicaram uma relação significativa entre os traços funcionais e as variáveis climáticas analisadas, o que pode sugerir que outros fatores, como interações bióticas e características históricas das espécies, desempenhem um papel mais relevante na organização funcional das comunidades do que as variações climáticas detectadas na região ao longo dos anos estudados. Estudos anteriores também destacam os efeitos da estrutura da vegetação e características do solo na diversidade taxonômica e para a execução de funções do grupo neste ecossistema (Nunes *et al.*, 2016; 2018). O campo rupestre, sendo um ecossistema diverso que apresenta elevada mudança da estrutura e composição de espécies vegetais ao longo do gradiente de elevação ( $\beta$ -diversidade), determinada principalmente pela substituição de espécies (Mota *et al.*, 2018), o que gera múltiplos microecossistemas ao longo da serra, que podem estar abrigando diferentes estratégias funcionais (Silveira *et al.*, 2016). Nas elevações mais baixas (entre 800 e 900 m), onde o Cerrado predomina, observamos uma composição semelhante. Em

1000 m, identificamos uma zona ecotonal distinta e, a partir de 1200 m, notamos um gradiente de similaridade nas áreas de campo rupestre (Figura 5).

Embora em baixas elevações (abaixo de 900 m) as assembleias de besouros escarabeíneos apresentem maior redundância funcional, atuando como um "seguro" que mantém os processos ecológicos (Yachi & Loreau, 1999; Oliver *et al.*, 2015; Loreau *et al.*, 2021), as comunidades em altas elevações (acima de 1200 m) mostraram uma especialização maior. Isso as torna mais vulneráveis a perdas de espécies, com potencial para comprometer funções ecológicas (Nunes *et al.*, 2018). Entretanto é importante pontuar que não verificamos variação funcional ao longo do tempo, diferente do observado para formigas neste mesmo gradiente (Nunes *et al.*, 2020), indicando que as assembleias de besouros escarabeíneos das áreas mais elevadas estão se mantendo funcionalmente estáveis também no tempo, mesmo que com uma grande variação taxonômica ao longo dos anos. Essa observação também reforça a importância do uso de diferentes grupos de espécies e métricas na compreensão de processos ecológicos temporais (Barlow *et al.*, 2007; Gardner *et al.*, 2007). Ainda assim, esse cenário de baixa riqueza funcional é particularmente preocupante em ecossistemas de montanha, onde as funções ecossistêmicas são dependentes de poucas espécies, e a extinção dessas espécies pode determinar uma perda dessas funções.

Por fim, ainda que a diversidade funcional seja um indicador importante das funções ecossistêmicas (deCastro-Arrazola *et al.*, 2020), ela não captura totalmente o estado atual das funções desempenhadas, que são também influenciadas por variações climáticas e interações ecológicas (Nunes *et al.*, 2018). Monitorar essas funções, juntamente com as espécies que as realizam, é essencial para entendermos os efeitos das mudanças climáticas e da dinâmica temporal na funcionalidade dos ecossistemas montanhosos tropicais, garantindo a conservação dos serviços ecossistêmicos (Oliver *et al.*, 2015).

## **5 CONCLUSÕES**

Este estudo evidenciou que a elevação é um fator crucial na determinação da diversidade e composição funcional das assembleias de besouros escarabeíneos na Serra do Cipó. As comunidades em maiores elevações apresentaram uma redução na riqueza e dispersão funcional, mas com um aumento na divergência funcional,

indicando uma especialização adaptativa nas regiões de topo. Contrariamente ao esperado, as variáveis climáticas não apresentaram correlação significativa com os traços funcionais, sugerindo que outros fatores, como interações bióticas, o histórico ecológico e evolutivo e as características estruturais do habitat, podem ser mais relevantes para a organização funcional desses besouros. Além disso, a ausência de variação funcional ao longo do tempo aponta para uma estabilidade nas funções ecológicas dessas assembleias, o que pode indicar um potencial de resiliência funcional frente a variações ambientais. O uso de traços funcionais contínuos permitiu uma análise mais detalhada e precisa das comunidades de besouros escarabeíneos, possibilitando identificar padrões sutis de especialização e redundância ao longo do gradiente de elevação. Esses achados reforçam a importância das áreas montanhosas tropicais para a compreensão das respostas funcionais às mudanças ambientais e destacam a necessidade de monitoramento contínuo e do aspecto funcional da diversidade para a conservação dos serviços ecossistêmicos prestados por essas comunidades.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allen, M., Dube, O. P., Solecki, W., Aragón-Durand, F., Cramer, W., Humphreys, S., & Kainuma, M. (2018). *Special report: Global warming of 1.5°C*. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). <https://doi.org/10.1017/9781009157940.008>
- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., Gonçalves, J. D. M., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6), 711-728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Barlow, J., Gardner, T. A., Araújo, I. S., Ávila-Pires, T. C., Bonaldo, A. B., Costa, J. E., ... & Peres, C. A. (2007). Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(47), 18555-18560. <https://doi.org/10.1073/pnas.0703333104>
- Barlow, J., Louzada, J., Parry, L., Hernández, M. I., Hawes, J., Peres, C. A., ... & Gardner, T. A. (2010). Improving the design and management of forest strips in human-dominated tropical landscapes: A field test on Amazonian dung beetles. *Journal of Applied Ecology*, 47(4), 779-788. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01825.x>
- Beiroz, W., Sayer, E., Slade, E. M., Audino, L., Braga, R. F., Louzada, J., & Barlow, J. (2018). Spatial and temporal shifts in functional and taxonomic diversity of dung beetles in a human-modified tropical forest landscape. *Ecological Indicators*, 95, 518-526. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.07.062>
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of applied ecology*, 48(5), 1079-1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>
- Calow, P. (1987). Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology*, 1(1), 57-61. <https://doi.org/10.2307/2389358>
- Castro, F. S. D., Da Silva, P. G., Solar, R., Fernandes, G. W., & Neves, F. D. S. (2020). Environmental drivers of taxonomic and functional diversity of ant communities in a tropical mountain. *Insect Conservation and Diversity*, 13(4), 393-403. <https://doi.org/10.1111/icad.12415>
- Cambefort, Y., & Hanski, I. (2014). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press.
- Hartig, F. (2022). DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. R package version 0.4. 6.
- Chapman, A. S., Tunnicliffe, V., & Bates, A. E. (2018). Both rare and common species make unique contributions to functional diversity in an ecosystem unaffected by human activities. *Diversity and Distributions*, 24(5), 568-578. <https://doi.org/10.1111/ddi.12712>
- Chen, I. C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333(6045), 1024-1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>

- Colares, C., Roza, A. S., Mermudes, J. R., Silveira, L. F., Khattar, G., Mayhew, P. J., ... & Macedo, M. V. (2021). Elevational specialization and the monitoring of the effects of climate change in insects: Beetles in a Brazilian rainforest mountain. *Ecological Indicators*, 120, 106888. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106888>
- Correa, C. M., da Silva, P. G., Ferreira, K. R., & Puker, A. (2021). Residential sites increase species loss and cause high temporal changes in functional diversity of dung beetles in an urbanized Brazilian Cerrado landscape. *Journal of Insect Conservation*, 25, 417-428. <https://doi.org/10.1007/s10841-021-00310-1>
- Correa, C. M., Da Silva, P. G., Puker, A., & Abot, A. R. (2021). Spatiotemporal patterns of taxonomic and functional  $\beta$ -diversity of dung beetles in native and introduced pastures in the Brazilian Pantanal. *Austral Ecology*, 46(1), 98-110. <https://doi.org/10.1111/aec.12963>
- Correa, C. M., da Silva, P. G., Abot, A. R., Noriega, J. A., Puker, A., & Vaz-De-Mello, F. Z. (2024). Season-driven climatic variables influence the temporal patterns of functional diversity and taxonomic dissimilarity of dung beetles in introduced Brazilian pasture ecosystem. *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/een.13328>
- da Silva, P. G., Salomão, R. P., González-Tokman, D., Neves, F. S., & Favila, M. E. (2023). Temporal changes of taxonomic and functional diversity in dung beetles inhabiting forest fragments and pastures in Los Tuxtlas biosphere reserve, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 94, e945059. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2023.94.5059>
- deCastro-Arazola, I., Hortal, J., Noriega, J. A., & Sánchez-Piñero, F. (2020). Assessing the functional relationship between dung beetle traits and dung removal, burial, and seedling emergence. <https://doi.org/10.1002/ecy.3138>
- deCastro-Arazola, I., Andrew, N. R., Berg, M. P., Curtsdotter, A., Lumaret, J. P., Menéndez, R., ... & Hortal, J. (2023). A trait-based framework for dung beetle functional ecology. *Journal of Animal Ecology*, 92(1), 44-65. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13829>
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in ecology & evolution*, 16(11), 646-655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Dolédec, S., & Chessel, D. (1994). Co-inertia analysis: an alternative method for studying species–environment relationships. *Freshwater biology*, 31(3), 277-294. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01741.x>
- Dortel, E., Thuiller, W., Lobo, J. M., Bohbot, H., Lumaret, J. P., & Jay-Robert, P. (2013). Potential effects of climate change on the distribution of Scarabaeidae dung beetles in Western Europe. *Journal of Insect Conservation*, 17, 1059-1070. <https://doi.org/10.1007/s10841-013-9590-8>
- Doube, B. M. (1990). A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. *Ecological Entomology*, 15(4), 371-383. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1990.tb00820.x>

Dray, S., & Dufour, A. B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software*, 22, 1-20. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>

Dray, S., Choler, P., Dolédec, S., Peres-Neto, P. R., Thuiller, W., Pavoine, S., & ter Braak, C. J. (2014). Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology*, 95(1), 14-21. <https://doi.org/10.1890/13-0196.1>

Fernandes, G. W. (Ed.). (2016). Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil (Vol. 1, pp. 3-14). *Switzerland: Springer International Publishing*.

Fernandes, G. W. (2016). The megadiverse rupestrian grassland. *Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil*, 3-14. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5>

Fuzessy, L. F., Benitez-Lopez, A., Slade, E. M., Bufalo, F. S., Magro-de-Souza, G. C., Pereira, L. A., & Culot, L. (2021). Identifying the anthropogenic drivers of declines in tropical dung beetle communities and functions. *Biological Conservation*, 256, 109063. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109063>

Gebert, F., Steffan-Dewenter, I., Kronbach, P., & Peters, M. K. (2022). The role of diversity, body size and climate in dung removal: A correlative and experimental approach. *Journal of Animal Ecology*, 91(11), 2181-2191. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13798>

Giulietti, A. M., De Menezes, N. L., Pirani, J. R., Meguro, M., & Wanderley, M. D. G. L. (1987). Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista das espécies. *Boletim de Botânica da universidade de São Paulo*, 1-151. <http://www.jstor.org/stable/42871886>

González-Tokman, D., Córdoba-Aguilar, A., Dáttilo, W., Lira-Noriega, A., Sánchez-Guillén, R. A., & Villalobos, F. (2020). Insect responses to heat: physiological mechanisms, evolution and ecological implications in a warming world. *Biological Reviews*, 95(3), 802-821. <https://doi.org/10.1111/brv.12588>

Grenié, M., & Gruson, H. (2023). fundiversity: a modular R package to compute functional diversity indices. *Ecography*, 2023(3), e06585. <https://doi.org/10.1111/ecog.06585>

Gu, Z., Gu, L., Eils, R., Schlesner, M., & Brors, B. (2014). "Circlize" implements and enhances circular visualization in R. Disponível em: <https://opus.bibliothek.uni-augsburg.de/>

Halsch, C. A., Shapiro, A. M., Fordyce, J. A., Nice, C. C., Thorne, J. H., Waetjen, D. P., & Forister, M. L. (2021). Insects and recent climate change. *Proceedings of the national academy of sciences*, 118(2), e2002543117. <https://doi.org/10.1073/pnas.2002543117>

Halffter, G., Favila M. E. (1993). The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biol Intl*, 27, 15-21

Halffter, G., & Mathews, E. G. (1966). *The natural history of dung beetles of the sub family Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae)*. *Folia Entomologica Mexicana*, 12, 1-132.

Hódar, J., & Zamora, R. (2004). Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine species. *Biodiversity & Conservation*, 13, 493-500. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000009495.95589.a7>

Hodkinson, I. D. (2005). Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological reviews*, 80(3), 489-513. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006767>

Hughes, T. P., Kerry, J. T., Baird, A. H., Connolly, S. R., Chase, T. J., Dietzel, A., ... & Woods, R. M. (2019). Global warming impairs stock–recruitment dynamics of corals. *Nature*, 568(7752), 387-390. <https://doi.org/10.25903/5c81fc323d129>

John, A., Kaur, A., Bhat, K. A., Ganie, S. A., Nugroho, C., Handoko, I., & Wani, A. K. (2024). Adapting to climate extremes: Implications for insect populations and sustainable solutions. *Journal for Nature Conservation*, 126602. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2024.126602>

Körner, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in ecology & evolution*, 22(11), 569-574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>

Körner, Christian. "A global framework of mountain ecology." *Nepalese Journal of Zoology* 6.S1 (2022): 42-44. <https://doi.org/10.3126/njz.v6iS1.50503>

Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>

Larsen, T. H., Williams, N. M., & Kremen, C. (2005). Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology letters*, 8(5), 538-547. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00749.x>

Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5), 545-556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>

Lee, H., Calvin, K., Dasgupta, D., Krinner, G., Mukherji, A., Thorne, P., ... & Park, Y. (2023). IPCC, 2023: Climate Change 2023: Synthesis Report, Summary for Policymakers. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland. <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647.001>

Legendre, P., Galzin, R., & Harmelin-Vivien, M. L. (1997). Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem. *Ecology*, 78(2), 547-562. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0547:RBTHST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0547:RBTHST]2.0.CO;2)

Leitão, R. P., Zuanon, J., Villéger, S., Williams, S. E., Baraloto, C., Fortunel, C., ... & Mouillot, D. (2016). Rare species contribute disproportionately to the functional

structure of species assemblages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1828), 20160084. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0084>

Li, C., Zwiers, F., Zhang, X., Chen, G., Lu, J., Li, G., ... & Liu, M. (2019). Larger increases in more extreme local precipitation events as climate warms. *Geophysical Research Letters*, 46(12), 6885-6891. <https://doi.org/10.1029/2019GL082908>

Lim, C., Kang, J. H., Bayartogtokh, B., & Bae, Y. J. (2024). Climate change will lead to range shifts and genetic diversity losses of dung beetles in the Gobi Desert and Mongolian Steppe. *Scientific reports*, 14(1), 15639. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-66260-1>

Loreau, M., Barbier, M., Filotas, E., Gravel, D., Isbell, F., Miller, S. J., ... & Dee, L. E. (2021). Biodiversity as insurance: from concept to measurement and application. *Biological Reviews*, 96(5), 2333-2354. <https://doi.org/10.1111/brv.12756>

Madakumbura, G. D., Kim, H., Utsumi, N., Shiogama, H., Fischer, E. M., Seland, Ø., ... & Oki, T. (2019). Event-to-event intensification of the hydrologic cycle from 1.5 C to a 2 C warmer world. *Scientific Reports*, 9(1), 3483. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39936-2>

Madeira, J. A., & Fernandes, G. W. (1999). Reproductive phenology of sympatric taxa of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipó, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 15(4), 463-479. <https://doi.org/10.1017/S0266467499000954>

Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., & Villéger, S. (2015). How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6), 728-740. <https://doi.org/10.1111/geb.12299>

Maldaner, M. E., Sobral-Souza, T., Prasniewski, V. M., & Vaz-de-Mello, F. Z. (2021). Effects of climate change on the distribution of key native dung beetles in South American grasslands. *Agronomy*, 11(10), 2033. <https://doi.org/10.3390/agronomy11102033>

Mammola, S., Carmona, C. P., Guillerme, T., & Cardoso, P. (2021). Concepts and applications in functional diversity. *Functional Ecology*, 35(9), 1869-1885. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13882>

Mason, N. W., & De Bello, F. (2013). Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 777-780. <https://doi.org/10.1111/jvs.12097>

McGeoch, M. A., Van Rensburg, B. J., & Botes, A. (2002). The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of applied ecology*, 39(4), 661-672. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00743.x>

Menéndez, R. (2007). How are insects responding to global warming?. *Tijdschrift voor entomologie*, 150(2), 355.

- Menéndez, R., González-Megías, A., Jay-Robert, P., & Marquéz-Ferrando, R. (2014). Climate change and elevational range shifts: Evidence from dung beetles in two European mountain ranges. *Global Ecology and Biogeography*, 23(6), 646-657. <https://doi.org/10.1111/geb.12142>
- Morellato, L. P. C., & Silveira, F. A. (2018). Plant life in campo rupestre: new lessons from an ancient biodiversity hotspot. *Flora*, 238, 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.12.001>
- Mota, G. S., Luz, G. R., Mota, N. M., Coutinho, E. S., Veloso, M. D. D. M., Fernandes, G. W., & Nunes, Y. R. F. (2018). Changes in species composition, vegetation structure, and life forms along an altitudinal gradient of rupestrian grasslands in south-eastern Brazil. *Flora*, 238, 32-42. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.03.010>
- Nazaré-Silva, E. E., & Silva, F. A. (2021). A revision of the subgenera *Euhyboma* Kolbe, 1893, *Parahyboma* Paulian, 1938, and *Rubrohyboma* Paulian, 1939 of *Deltochilum* Eschscholtz, 1822 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 65(3), e20200100. <https://doi.org/10.1590/1806-9665-RBENT-2020-0100>
- Neves, F. S., Silva, P. G. D., Camarota, F., Nunes, C. A., Hortal, J., de Castro, F. S., ... & Fernandes, G. W. (2024). Complex temporal dynamics of insect metacommunities along a tropical elevational gradient. *Ecography*, e07455. <https://doi.org/10.1111/ecog.07455>
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcuita, S., Favila, M. E., & Network, T. S. R. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological conservation*, 141(6), 1461-1474. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.011>
- Niedrist, G. H., & Füreder, L. (2023). Disproportional vulnerability of mountain aquatic invertebrates to climate change effects. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 55(1), 2181298. <https://doi.org/10.1080/15230430.2023.2181298>
- Nunes, C. A., Braga, R. F., Figueira, J. E. C., Neves, F. D. S., & Fernandes, G. W. (2016). Dung beetles along a tropical altitudinal gradient: environmental filtering on taxonomic and functional diversity. *PLoS One*, 11(6), e0157442. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157442>
- Nunes, C. A., Braga, R. F., de Moura Resende, F., de Siqueira Neves, F., Figueira, J. E. C., & Fernandes, G. W. (2018). Linking biodiversity, the environment and ecosystem functioning: ecological functions of dung beetles along a tropical elevational gradient. *Ecosystems*, 21, 1244-1254. <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0216-y>
- Nunes, C. A., Castro, F. S., Brant, H. S., Powell, S., Solar, R., Fernandes, G. W., & Neves, F. S. (2020). High temporal beta diversity in an ant metacommunity, with increasing temporal functional replacement along the elevational gradient. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 571439. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.571439>
- Oliver, T. H., Heard, M. S., Isaac, N. J., Roy, D. B., Procter, D., Eigenbrod, F., ... & Bullock, J. M. (2015). Biodiversity and resilience of ecosystem functions. *Trends in ecology & evolution*, 30(11), 673-684. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2015.08.009>

Parmesan, C. (1996). Climate and species' range. *Nature*, 382(6594), 765-766. <https://doi.org/10.1038/382765a0>

Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C. et al. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399, 579–583 (1999). <https://doi.org/10.1038/21181>

Parmesan, C., Yohe, G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42 (2003). <https://doi.org/10.1038/nature01286>

Perrigo, A., Hoorn, C., & Antonelli, A. (2020). Why mountains matter for biodiversity. *Journal of Biogeography*, 47(2), 315-325. <https://doi.org/10.1111/jbi.13731>

Pessôa, M. B., Izzo, T. J., & Vaz-de-Mello, F. Z. (2017). Assemblage and functional categorization of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) from the Pantanal. *PeerJ*, 5, e3978. <https://doi.org/10.7717/peerj.3978>

Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9(6), 741-758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>

Podani, J., & Schmera, D. (2006). On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos*, 115(1), 179-185. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15048.x>

Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Stevens, M. H. H., Oksanen, M. J., & Suggests, M. A. S. S. (2007). The vegan package. *Community ecology package*, 10(631-637), 719.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing , Vienna , R Foundation for Statistical Computing, 2024. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>. Acesso em: 8 out. 2024

Rahbek, C., Borregaard, M. K., Colwell, R. K., Dalsgaard, B. O., Holt, B. G., Morueta-Holme, N., ... & Fjeldså, J. (2019). Humboldt's enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity?. *Science*, 365(6458), 1108-1113. <https://doi.org/10.1126/science.aax0149>

Rödger, D., Schmitt, T., Gros, P., Ulrich, W., & Habel, J. C. (2021). Climate change drives mountain butterflies towards the summits. *Scientific Reports*, 11(1), 14382.

Romanello, M., Walawender, M., Hsu, S. C., Moskeland, A., Palmeiro-Silva, Y., Scamman, D., ... & Costello, A. (2024). The 2024 report of the Lancet Countdown on health and climate change: facing record-breaking threats from delayed action. *The Lancet*. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(24\)01822-1](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(24)01822-1)

Root, T., Price, J., Hall, K. et al. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421, 57–60 (2003). <https://doi.org/10.1038/nature01333>

Schloerke, B., Cook, D., Larmarange, J., Briatte, F., Marbach, M., Thoen, E., ... & Wickham, H. (2021). GGally: Extension to 'ggplot2'. <https://doi.org/10.5281/zenodo.5009047>

Scholtz, C. H., Davis, A. L. V., & Kryger, U. (2009). Evolutionary biology and conservation of dung beetles (pp. 1-567). Sofia-Moscow: Pensoft.

Silveira, F. A., Negreiros, D., Barbosa, N. P., Buisson, E., Carmo, F. F., Carstensen, D. W., ... & Lambers, H. (2016). Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant and soil*, 403, 129-152. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2637-8>

Silveira, F. A., Barbosa, M., Beiroz, W., Callisto, M., Macedo, D. R., Morellato, L. P. C., ... & Fernandes, G. W. (2019). Tropical mountains as natural laboratories to study global changes: a long-term ecological research project in a megadiverse biodiversity hotspot. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 38, 64-73. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.04.001>

Simmons, L. W., & Ridsdill-Smith, T. J. (Eds.). (2011). Ecology and evolution of dung beetles. John Wiley & Sons.

Sokal, R. R., & Rohlf, F. J. (1962). The comparison of dendrograms by objective methods. *Taxon*, 33-40. <https://doi.org/10.2307/1217208>

Sømme, L. (1989). Adaptations of terrestrial arthropods to the alpine environment. *Biological Reviews*, 64(4), 367-407. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1989.tb00681.x>

Stanbrook, R., Harris, E., Jones, M., & Wheeler, C. P. (2021). The effect of dung beetle size on soil nutrient mobilization in an Afrotropical forest. *Insects*, 12(2), 141. <https://doi.org/10.3390/insects12020141>

Sundqvist, M. K., Sanders, N. J., & Wardle, D. A. (2013). Community and ecosystem responses to elevational gradients: processes, mechanisms, and insights for global change. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 44(1), 261-280. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135750>

Tissiani, A. S. (2014). *Variabilidade climática e meteorológica na distribuição de Scarabaeinae coprófagos* (Tese de doutorado). Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, Mato Grosso.

Tito, R., Vasconcelos, H. L., & Feeley, K. J. (2020). Mountain ecosystems as natural laboratories for climate change experiments. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3, 38. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00038>

Vaz-de-Mello, F. Z. (2007). *Revisión taxonómica y análisis filogenético de la tribu Ateuchini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) [Taxonomic review and phylogenetic analysis of the tribe Ateuchini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae)]* (Tese de doutorado). Instituto de Ecología, México.

Vaz-de-Mello, F. Z., Edmonds, W. D., Ocampo, F. C., & Schoolmeesters, P. (2011). A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2854.1.1>

Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290-2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>

Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>

Walther, GR., Post, E., Convey, P. et al. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389–395 (2002). <https://doi.org/10.1038/416389a>

Wickham, H. (2011). ggplot2. Wiley interdisciplinary reviews: computational statistics, 3(2), 180-185. <https://doi.org/10.1002/wics.147>

Wright, J. P., Naeem, S., Hector, A., Lehman, C., Reich, P. B., Schmid, B., & Tilman, D. (2006). Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 9(2), 111-120. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00850.x>

Yachi, S., & Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(4), 1463-1468. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.4.1463>