**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Invasão e estabelecimento de *Digitonthophagus gazella* (Coleoptera,
Scarabaeidae) em Selvíria, MS e seus impactos na comunidade de besouros
coprófagos nativos durante 22 anos**

Walter Mesquita Filho

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em
Ciências. Área de concentração: Entomologia

**Piracicaba
2017**

Walter Mesquita Filho
Engenheiro Agrônomo

**Invasão e estabelecimento de *Digitonthophagus gazella* (Coleoptera, Scarabaeidae) em
Selvíria, MS e seus impactos na comunidade de besouros coprófagos nativos durante 22
anos**

versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011

Orientador:

Prof. Dr. **WESLEY AUGUSTO CONDE GODOY**

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em
Ciências. Área de concentração: Entomologia

Piracicaba
2017

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA – DIBD/ESALQ/USP

Mesquita Filho, Walter

Invasão e estabelecimento de *Digitonthophagus gazella* (Coleoptera, Scarabaeidae) em Selvíria, MS e seus impactos na comunidade de besouros coprófagos nativos durante 22 anos / Walter Mesquita Filho. - - versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011. - - Piracicaba, 2017.

107 p.

Tese (Doutorado) - - USP / Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz".

1. Espécie exótica 2. Invasão biológica 3. Scarabaeidae coprófagos 4. Perda diversidade 5 impacto comunidade I. Título

DEDICATÓRIA

Dedico esta tese à minha avó Cida (*in memorian*).

A senhora faz muita falta, morega.

AGRADECIMENTOS

Ao Professor Wesley, por ter dado todas as condições e orientações necessárias para que eu pudesse desenvolver meu doutorado, pelas longas discussões/conversas que muito contribuíram para esta tese e, principalmente, minha formação. Por ser um exemplo de como é importante continuarmos sempre curiosos e dispostos a aprender cada vez mais.

Ao Prof. Flechtmann, da FEIS-UNESP, por todos os muitos anos de orientação e trabalhos desenvolvidos e, principalmente, por ter me permitido trabalhar com estes dados únicos.

Ao Prof. Ottar Bjornstad, da PennState, por toda atenção e ensinamentos passados durante os 9 meses me orientando, e por ter me recebido tão bem em seu grupo de trabalho.

À minha família, que sempre me apoiou em tudo e o tempo todo.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de doutorado e doutorado sanduíche (PDSE).

Aos colegas do Laboratório de Ecologia de Insetos e Entomologia Florestal Sales, Elisângela, Ana Paula, Juliana e, especialmente, Maria pelos cafés, amizade e muitas risadas.

Aos colegas do laboratório de Entomologia da FEIS-UNESP, principalmente Silvia por toda a ajuda antes e durante minhas visitas.

À Fabiana Oikawa, pela amizade ao longo dos anos, por ter me recebido em sua casa sempre que precisei e por ter saído de casa num final de ano para identificar rola-bostas. Muito obrigado Véia.

Ao Vinícius Gomes Tabet pelas conversas e risadas ao longo dos anos e, principalmente, por também ter saído de casa num final de ano para identificar rola-bostas.

Ao Rafael Moral pela grande ajuda na análise dos dados e paciência com minhas dúvidas sobre estatística.

Às colegas Damie Pak, Catherine Herzog e Riley Mumma pela amizade durante minha estadia em State College.

SUMÁRIO

RESUMO	7
ABSTRACT	8
1. INTRODUÇÃO.....	9
REFERÊNCIAS	11
2. IMPACTO DA ESPÉCIE INTRODUZIDA <i>Digitonthophagus gazella</i> NA ABUNDÂNCIA DA COMUNIDADE NATIVA DE BESOUROS COPRÓFAGOS NO BRASIL DURANTE 22 ANOS	21
RESUMO	21
ABSTRACT	21
2.1. INTRODUÇÃO	22
2.2. METODOLOGIA	25
2.2.1. Área experimental e coleta dos insetos.....	25
2.2.2. Análise dos dados	26
2.3. RESULTADOS	27
2.3.1. Dinâmica da invasão.....	28
2.3.2. Impacto na comunidade de besouros coprófagos nativos	29
2.3.3. Impacto de <i>D. gazella</i> nas espécies escavadoras nativas.....	35
2.3.4. Impacto de <i>D. gazella</i> nas espécies residentes	36
2.4. DISCUSSÃO	37
REFERÊNCIAS	43
3. IMPACTO DE <i>Digitonthophagus gazella</i> NA DIVERSIDADE ALFA E <i>TURNOVER</i> EM UMA COMUNIDADE NATIVA DE BESOUROS COPRÓFAGOS AO LONGO DO PROCESSO DE INVASÃO E ESTABELECIMENTO EM ÁREA DE PASTAGEM EM SELVÍRIA, MS	51
RESUMO	51
ABSTRACT	51
3.1. INTRODUÇÃO	52
3.2. METODOLOGIA	54
3.2.1. Local do experimento	54
3.2.2. Análise dos dados	55
3.3. RESULTADOS	58
3.4. DISCUSSÃO	68
REFERÊNCIAS	71

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	83
APÊNDICES.....	85

RESUMO

Invasão e estabelecimento de *Digitonthophagus gazella* (Coleoptera, Scarabaeidae) em Selvíria, MS e seus impactos na comunidade de besouros coprófagos nativos durante 22 anos

Invasões biológicas são uma das maiores ameaças à biodiversidade mundial. O estabelecimento de espécies exóticas, principalmente de insetos, em vários países ocorreu por meio da utilização de controle biológico, quando se introduz uma espécie exótica para o controle de outra. Em alguns casos, por diferentes motivos, espécies introduzidas com este objetivo acabaram se tornando invasoras. O besouro coprófago *Digitonthophagus gazella* é um destes exemplos. O objetivo desta tese foi avaliar o impacto de *D. gazella* sobre a abundância, diversidade e *turnover* de uma comunidade de besouros coprófagos nativos no Brasil. A comunidade foi amostrada semanalmente, e no mesmo local, desde novembro de 1989, através de armadilha luminosa, obtendo-se dados até novembro de 2015. A espécie exótica invadiu a área após quatro anos do início das coletas, tendo-se no presente estudo 22 anos de coletas semanais dessa espécie exótica introduzida. Na comunidade já havia outra espécie coprófaga exótica presente, *Labarrus pseudolivinus*, que possui hábito residente de nidificação. A invasão por *D. gazella* modificou substancialmente a comunidade local. A abundância, diversidade e riqueza da comunidade nativa apresentavam tendência de aumento antes, passando a diminuir após a invasão. As espécies com o mesmo hábito de nidificação de *D. gazella* (escavador) não mostraram sinais de recuperação dos impactos, com todos os índices apresentando decréscimo contínuo desde a invasão, principalmente do *turnover*, tamanho populacional e riqueza de espécies. Espécies residentes, exibindo hábito similar a *L. pseudolivinus*, foram capazes de recuperar o *status* após alguns anos, mantendo-se mais estáveis a partir do ano 15. Quando analisado o *turnover* da comunidade atual, ou seja, espécies nativas e exóticas, observou-se que toda a dinâmica da comunidade foi mantida pelas espécies exóticas. A partir da diminuição da abundância de *D. gazella* houve aumento na de *L. pseudolivinus*, levando a uma aparente estabilidade na diversidade e *turnover*, a despeito do comportamento oposto observado na comunidade nativa. A partir da invasão por *D. gazella*, variáveis climáticas, fatores responsáveis principais pela característica da comunidade, passaram a exercer menor influência.

Palavras-chave: Espécie exótica; Invasão biológica; Scarabaeidae coprófagos; Perda diversidade

ABSTRACT

Invasion and establishment of *Digitonthophagus gazella* (Coleoptera, Scarabaeidae) in Selvíria, MS and its impacts on native dung beetle community during 22 years

Biological invasions are one of the major threats to the global biodiversity. The use of exotic species as agents of biological control is one way to contribute to invasions. In some cases, the introduced species became invasive. The tunneler dung beetle (DB) *Digitonthophagus gazella* is a good example. Released in many countries, including Brazil, to improve dung pad removal, the species quickly spread to new ones, where it is considered as an invasive species. The objective of this thesis was to evaluate impacts of *D. gazella* on the abundance, alpha-diversity and turnover of a native DB community in Brazil. Another exotic DB species, the dweller *Labarrus pseudolivinus*, was present in the study area. The community was sampled weekly, at the same location, from November 1989 until November 2015 using a black light trap. The exotic species was first recorded four years after the beginning of sampling. The invasion by *D. gazella* changed significantly the native community. Abundance, diversity and richness were increasing during the first years, however they all decreased since the invasion. Species with the same nesting behavior of *D. gazella* (tunneler) were not able to recover from the impacts, with *turnover*, abundance and species richness continuously decreasing after the invasion. Dweller species on the contrary were able to partially recovery after some years, rebound its abundance and turnover since year 15. Results from the turnover analysis of the current community, which is native and exotic, showed that it has been influenced by both exotic species. Following the decrease in abundance of *D. gazella* and native species, *L. pseudolivinus* was able to increase its abundance, leading to stabilization of the turnover despite the opposite observed in the native community. Since the invasion by *D. gazella*, weather variables became less important on the changes observed.

Keywords: Exotic species; Biological invasion; Scarabaeidae coprophagous; Biodiversity loss

1. INTRODUÇÃO

Espécies exóticas invasoras, junto a outros fatores como mudanças climáticas e alterações da paisagem, tem influenciado negativamente a manutenção da biodiversidade mundial (Butchart et al. 2010; McGeoch et al. 2010; Simberloff 2013). O número de registros de novas espécies exóticas vem aumentando globalmente (Seebens et al. 2017). Compreender os impactos que causam no ambiente invadido, desde o nível específico até o funcionamento do ecossistema, é de extrema importância para prevenção de novas invasões, bem como o manejo adequado dos ambientes invadidos (Kumschick et al. 2015; McGeoch et al. 2015). Diversos estudos foram realizados com o objetivo de avaliar os impactos resultantes de invasões biológicas por diferentes espécies. Entretanto, há ainda algumas demandas a serem atendidas. Grande parte desses estudos não apresentaram o tempo transcorrido desde a invasão, muitas vezes por não ser possível ter essa informação, e em sua maioria, avaliaram normalmente por curto prazo, até um ano após a invasão (Strayer et al. 2006) e não indicam se as espécies invasoras foram ou não incluídas nas análises, nem comparam os resultados dos aspectos avaliados com e sem tais espécies (Thomsen et al. 2016). Uma vez que comunidades sofrem grandes mudanças temporais (Magurran 2007, 2008; Magurran and Henderson 2010), estudos de longa duração são fundamentais para a correta avaliação dos impactos nas comunidades nativas, pois a resposta pode variar consideravelmente ao longo do tempo (Strayer 2012). Somente com estudos de longo prazo, com metodologia bem definida, incluindo amostragem regular da comunidade nativa desde antes da chegada da espécie exótica é que será possível melhor compreensão dos impactos causados, bem como seus mecanismos e como a comunidade nativa responde (Strayer et al. 2006; Carlsson et al. 2010; Kumschick et al. 2015; Marchante et al. 2015; Carthey and Banks 2016; Gruntman et al. 2016).

Apesar da grande diversidade de espécies exóticas de diferentes grupos taxonômicos, a maior parte dos estudos sobre invasões concentra-se em plantas (Pyšek et al. 2008). Espécies exóticas de insetos, grupo mais diverso dentre os animais, começaram a ser mais sistematicamente estudadas, principalmente no que diz respeito aos seus impactos, mais recentemente (Kenis et al. 2009). Muitos são os mecanismos pelos quais espécies invasoras de insetos podem impactar a comunidade local, dentre os quais destacam-se herbivoria, competição, transmissão de doenças e predação. Como consequência, mais frequentemente causam diminuição populacional e da diversidade das espécies nativas, bem como inibição da expansão de outras espécies, impactos em plantas nativas e na saúde animal. Hemiptera,

Coleoptera e Hymenoptera são as ordens com espécies que mais causam danos mundialmente (McGeoch et al. 2015).

A maioria dos trabalhos com espécies exóticas de insetos teve como grupo enfatizado as formigas, herbívoros de importância florestal e agentes de controle biológico, conduzidos principalmente em países da América do Norte (Kenis et al. 2009). Vários mecanismos contribuíram para a introdução e invasão de espécies exóticas de insetos em nível mundial, sendo o uso de espécies como agentes de controle biológico de pragas um destes (Kenis et al. 2009). Poucos são os casos de espécies introduzidas com este fim que acabaram se tornando invasoras, entretanto, algumas são responsáveis por grandes impactos negativos nas comunidades nativas invadidas (van Lenteren et al. 2006; Roy and Wajnberg 2008; de Clercq et al. 2011; Gwinn et al. 2016). *Digitonthophagus gazella* pode ser considerado um exemplo de como um programa de controle biológico pode, por vezes, gerar impactos indesejados decorrentes da ausência de informações sobre a espécie exótica e sobretudo da fauna local

Introduzida na Austrália com objetivo de promover a incorporação de massas fecais bovinas ao solo (Bornemissza 1960), *D. gazella*, conjuntamente com algumas outras espécies, foi capaz de se estabelecer e contribuir para a remoção das massas fecais. Devido às características da comunidade coprófaga local, composta principalmente por espécies não adaptadas à utilização de massas fecais bovinas, as introduções não apresentaram grandes impactos negativos na comunidade nativa (Ridsdill-Smith and Edwards 2011). Entretanto, em países onde a introdução não foi realizada seguindo a metodologia e justificativa da Austrália, a liberação da espécie gerou preocupação em pesquisadores para o potencial da espécie em acarretar problemas ambientais (Zunino and Barbero 1993).

Logo após as primeiras liberações nos Estados Unidos, *D. gazella* invadiu áreas de pastagens no México, rapidamente se dispersando pelo país (Barbero and Lopez-Guerrero 1992). Atualmente, a espécie tem ocorrência registrada em praticamente todos os países das Américas Central e do Sul, do México ao Uruguai (Rivera and Wolff 2007; Vidaurre et al. 2008; Alvarez Bohle et al. 2009; Noriega et al. 2010), sendo considerada frequentemente como espécie invasora. Um dos poucos países em que houve introdução deliberada nessa região foi o Brasil, onde a produção e liberação da espécie ocorreu no início dos anos 1990 (Bianchin et al. 1992). Sabe-se que a espécie encontra-se distribuída em todos os Estados do país no dias atuais (C.A.H.F. info pessoal). Por suas características bio-ecológicas (Bornemissza 1970; Blume and Aga 1975; Kohlmann 1994; de Oca and Halfpter 1995; Young 2007), o risco de invasão e estabelecimento da espécie em áreas onde não havia sido liberada intencionalmente foi salientado em alguns estudos (Zunino and Barbero 1993; de Oca and Halfpter 1998).

Entretanto, pela falta de estudos antes da invasão, não se podia avaliar o real impacto de *D. gazella* nas espécies coprófagas nativas.

O objetivo do presente estudo foi avaliar os possíveis impactos de *D. gazella* em uma comunidade nativa de besouros coprófagos utilizando um banco de dados composto por coletas semanais, no mesmo local, realizadas por 26 anos consecutivos. As coletas dos besouros coprófagos tiveram início quatro anos antes da introdução de *D. gazella*. Portanto, o presente estudo inclui análises comparando as características da comunidade antes e após a invasão por essa espécie. Além disso, a análise considerou, em especial, a inclusão e exclusão de outra espécie exótica, *Labarrus pseudolividus*, que apresenta hábito de nidificação residente, distinto de *D. gazella*, possibilitando avaliar também como a comunidade respondeu à presença de duas espécies exóticas funcionalmente distintas.

Referências

- Allen CR, Birge HE, Slater J, Wiggers E (2016) The invasive ant, *Solenopsis invicta*, reduces herpetofauna richness and abundance. *Biol Invasions* 19:1–10. doi: 10.1007/s10530-016-1343-7
- Almeida S, Louzada J, Sperber C, Barlow J (2011) Subtle land-use change and tropical biodiversity: dung beetle communities in Cerrado grasslands and exotic pastures. *Biotropica* 43:704–710. doi: 10.1111/j.1744-7429.2011.00751.x
- Almeida SDSP De, Louzada JNC (2009) Estrutura da Comunidade de Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) em Fitofisionomias do Cerrado e sua Importância para a Conservação. *Neotrop Entomol* 38:32–43. doi: 10.1590/S1519-566X2009000100003
- Alvarez Bohle MC, Damborsky MP, Bar ME, Ocampo FC (2009) Records and distribution of the Afro Asian species *Digitonthophagus gazella* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in Argentina. *Rev la Soc Entomol Argentina* 68:373–376.
- Bahlai CA, Werf W Vander, O’Neal M, et al (2015) Shifts in dynamic regime of an invasive lady beetle are linked to the invasion and insecticidal management of its prey. *Ecol Appl* 25:1807–1818. doi: 10.1002/eap.1345
- Barbero E, Lopez-Guerrero Y (1992) Some considerations on the dispersal power of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) in the New World (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Trop Zool* 5:115–120.
- Bellard C, Jeschke JM (2016) A spatial mismatch between invader impacts and research publications. *Conserv Biol* 30:230–232. doi: 10.1111/cobi.12611

- Bianchin I, Honer MR, Gomes A (1992) Controle integrado da mosca-dos-chifres na região Centro-Oeste. *A Hora Vet* 11:43–46.
- Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, et al (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol* 26:333–339. doi: 10.1016/j.tree.2011.03.023
- Blossey BB (1999) Before, during and after: the need for long-term monitoring in invasive plant species management. *Biol Invasions* 1:301–311. doi: 10.1023/a:1010084724526
- Blume RR, Aga A (1978) *Onthophagus gazella* F: progress of experimental release in south Texas. *Folia Entomológica Mex* 39–40:190–191.
- Blume RR, Aga A (1975) *Onthophagus gazella*: mass rearing and laboratory biology. *Environ Entomol* 4:735–736.
- Borcard D, Gillet F, Legendre P (2011) *Numerical Ecology with R*, 1st edn. Springer-Verlag New York, New York
- Bordat P (2016) Le genre *Labarrus* Mulsant & Rey, 1870, dans la région afrotropicale (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Cathar La Rev* 13:19–40.
- Bornemissza GF (1970) Insectary studies on the control of dung breeding flies by the activity of the dung beetle, *Onthophagus gazella* F. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Aust J Entomol* 9:31–41. doi: 10.1111/j.1440-6055.1970.tb00767.x
- Bornemissza GF (1979) The Australian Dung Beetle Research Unit in Pretoria. *S Afr J Sci* 75:257–260.
- Bornemissza GF (1960) Could dung eating insects improve our pastures? *Jour Aust Inst Agric Sci* 26:54–56.
- Buse J, Šlachta M, Sladecek FXJ, et al (2015) Relative importance of pasture size and grazing continuity for the long-term conservation of European dung beetles. *Biol Conserv* 187:112–119. doi: 10.1016/j.biocon.2015.04.011
- Butchart SHM, Walpole M, Collen B, et al (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* (80-) 328:1164–1168. doi: 10.1126/science.1187512
- Cambefort Y (1984) Étude écologique des coléoptères Scarabaeidae de Côte d'Ivoire.
- Carlsson NOL, Jeschke JM, Holmqvist N, Kindberg J (2010) Long-term data on invaders: When the fox is away, the mink will play. *Biol Invasions* 12:633–641. doi: 10.1007/s10530-009-9470-z
- Carthey AJR, Banks PB (2016) Naïveté is not forever: responses of a vulnerable native rodent to its long term alien predators. *Oikos* 125:918–926. doi: 10.1111/oik.02723
- Chao A, Simon-Freeman R, Grether G (2013) Patterns of Niche Partitioning and Alternative Reproductive Strategies in an East African Dung Beetle Assemblage. *J Insect Behav*

- 26:525–539. doi: 10.1007/s10905-012-9364-2
- Chao AN, Chiu C-HH, Jost L (2014) Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers. *Annu Rev Ecol Evol Syst* Vol 45 45:297–324. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540
- Collins SL, Suding KN, Cleland EE, et al (2008) Rank clocks and plant community dynamics. *Ecology* 89:3534–3541. doi: 10.1890/07-1646.1
- Correa CM de A, Puker A, Ferreira KR, et al (2016) Using dung beetles to evaluate the conversion effects from native to introduced pasture in the Brazilian Pantanal. *J Insect Conserv* 20:447–456. doi: 10.1007/s10841-016-9877-7
- Crawley MJ, Kornberg H, Lawton JH, et al (1986) The Population Biology of Invaders [and Discussion]. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 314:711–731. doi: 10.1098/rstb.1986.0082
- Crooks JA (2005) Lag times and exotic species: the ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Ecoscience* 12:316–329. doi: 10.2980/i1195-6860-12-3-316.1
- de Clercq P, Mason PG, Babendreier D (2011) Benefits and risks of exotic biological control agents. *BioControl* 56:681–698. doi: 10.1007/s10526-011-9372-8
- de Oca EM, Halffter G (1995) Daily and seasonal activities of a guild of the coprophagous, burrowing beetle (Coleoptera Scarabaeidae Scarabaeinae) in tropical grassland. *Trop Zool* 8:159–180. doi: 10.1080/03946975.1995.10539277
- de Oca EM, Halffter G (1998) Invasion of Mexico by two dung beetles previously introduced into the United States. *Stud Neotrop Fauna Environ* 33:37–45. doi: 10.1076/snfe.33.1.37.2174
- DeBach P (1966) The competitive displacement and coexistence principles. *Annu Rev Entomol* 11:183–212. doi: 10.1146/annurev.en.11.010166.001151
- Demétrio CGB, Hinde J, Moral RA (2014) Models for Overdispersed Data in Entomology. In: *Ecological Modelling Applied to Entomology*. Springer International Publishing, Cham, pp 219–259
- Desurmont GA, Harvey J, Van Dam NM, et al (2014) Alien interference: Disruption of infochemical networks by invasive insect herbivores. *Plant, Cell Environ* 37:1854–1865. doi: 10.1111/pce.12333
- Doak DF, Bigger D, Harding EK, et al (1998) The Statistical Inevitability of Stability-Diversity Relationships in Community Ecology. *Am Nat* 151:264–276. doi: 10.1086/286117
- Dornelas M, Gotelli NJ, McGill B, et al (2014) Assemblage Time Series Reveal Biodiversity Change but Not Systematic Loss. *Science* (80-) 344:296–9. doi: 10.1126/science.1248484

- Dornelas M, Magurran AE, Buckland ST, et al (2013) Quantifying temporal change in biodiversity: challenges and opportunities. *Proc R Soc Biol Sci* 280:1–10. doi: 10.1098/rspb.2012.1931
- Drake JM (2004) Allee effects and the risk of biological invasion. *Risk Anal* 24:795–802. doi: 10.1111/j.0272-4332.2004.00479.x
- Duncan RP (2016) How propagule size and environmental suitability jointly determine establishment success: a test using dung beetle introductions. *Biol Invasions* 18:985–996. doi: 10.1007/s10530-016-1083-8
- Elgersma KJ, Ehrenfeld JG (2011) Linear and non-linear impacts of a non-native plant invasion on soil microbial community structure and function. *Biol Invasions* 13:757–768. doi: 10.1007/s10530-010-9866-9
- Flechtmann CAH, Rodrigues SR, do Couto HTZ (1995a) Controle biológico da mosca-dos-chifres (*Haematobia irritans irritans*) em Selvíria, Mato Grosso do Sul. 2. Ação de insetos fimícolas em massas fecais no campo. *Rev Bras Entomol* 39:237–247.
- Flechtmann CAH, Rodrigues SR, Gaspareto CL (1995b) Controle biológico da mosca-dos-chifres (*Haematobia irritans irritans*) em Selvíria, Mato Grosso do Sul. 6. Outros insetos fimícolas. *Rev Bras Entomol* 39:287–296.
- Florens FBV, Baider C, Seegoolam NB, et al (2016) Long-term declines of native trees in an oceanic island's tropical forests invaded by alien plants. *Appl Veg Sci* 20:1–12. doi: 10.1111/avsc.12273
- Garnas J, Groden E, Drummond FA (2014) Mechanisms of Competitive Displacement of Native Ant Fauna by Invading *Myrmica rubra* (Hymenoptera: Formicidae) Populations. *Environ Entomol* 43:1496–1506. doi: 10.1603/en14079
- Génier F, Moretto P (2017) *Digitonthophagus Balthasar, 1959*: taxonomy, systematics, and morphological phylogeny of the genus revealing an African species complex (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Zootaxa* 4248:110. doi: 10.11646/zootaxa.4248.1.1
- Gruntman M, Segev U, Glauser G, Tielbörger K (2016) Evolution of plant defences along an invasion chronosequence: Defence is lost due to enemy release - but not forever. *J Ecol* 255–264. doi: 10.1111/1365-2745.12660
- Gutierrez J, Macqueen A, Brun LO (1988) Essais d'introduction de quatre espèces de bousiers Scarabaeinae en Nouvelle Calédonie et au Vanuatu. *Acta Oecologica-Oecologia Appl* 9:39–53.
- Gwinn DC, Allen MS, Bonvechio KI, et al (2016) Evaluating estimators of species richness: the importance of considering statistical error rates. *Methods Ecol Evol* 7:294–302. doi:

10.1111/2041-210x.12462

- Halffter G, Favila ME, Halffter V (1992) A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia entomológica Mex* 84:131–156.
- Halffter G, Matthews EG (1966) The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). A monograph. *Folia Entomol Mex* 12/14:1–32.
- Hallett LM, Jones SK, MacDonald AAM, et al (2016) codyn: An r package of community dynamics metrics. *Methods Ecol Evol* 7:1146–1151. doi: 10.1111/2041-210X.12569
- Hanski I, Cambefort Y (1991) *Dung Beetle Ecology*, 1st edn. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Hengeveld R (1989) *Dynamics of Biological Invasions*, 1st edn. Springer Netherlands, Dordrecht
- Hill MO (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427–432. doi: 10.2307/1934352
- Howden HF, Scholtz CH (1986) Changes in a Texas dung beetle community between 1975 and 1985 (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Coleopt Bull* 40:313–316.
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2016) iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods Ecol Evol* 7:1451–1456. doi: 10.1111/2041-210x.12613
- Imura O, Morimoto N, Shi K, Sasaki H (2014) Landscape diversity of pasture dung beetle communities in the central region of mainland Japan and implications for conservation management. *Biodivers Conserv* 23:597–616. doi: 10.1007/s10531-014-0619-4
- Jackson MC, Ruiz-Navarro A, Britton JR (2015) Population density modifies the ecological impacts of invasive species. *Oikos* 124:880–887. doi: 10.1111/oik.01661
- Jost L (2006) Entropy and diversity. *Oikos* 113:363–375. doi: 10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x
- Kaufman PE, Wood LA (2012) Indigenous and exotic dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae and Geotrupidae) collected in Florida cattle pastures. *Ann Entomol Soc Am* 105:225–231. doi: 10.1603/AN11121
- Kenis M, Auger-Rozenberg M-AA, Roques A, et al (2009) Ecological effects of invasive alien insects. *Biol Invasions* 11:21–45. doi: 10.1007/s10530-008-9318-y
- Klein BC (1989) Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology* 70:1715–1725. doi: 10.2307/1938106
- Koenig WD, Liebhold AM, Bonter DN, et al (2013) Effects of the emerald ash borer invasion

- on four species of birds. *Biol Invasions* 15:2095–2103. doi: 10.1007/s10530-013-0435-x
- Kohlmann B (1994) A preliminary study of the invasion and dispersal of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) in Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zool Mex* 61:35–42.
- Kornis MS, Carlson J, Lehrer-Brey G, Vander Zanden MJ (2014) Experimental evidence that ecological effects of an invasive fish are reduced at high densities. *Oecologia* 175:325–334. doi: 10.1007/s00442-014-2899-5
- Kottek M, Grieser J, Beck C, et al (2006) World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol Zeitschrift* 15:259–263. doi: 10.1127/0941-2948/2006/0130
- Kumschick S, Gaertner M, Vila M, et al (2015) Ecological Impacts of Alien Species: Quantification, Scope, Caveats, and Recommendations. *Bioscience* 65:55–63. doi: 10.1093/biosci/biu193
- LeBrun EG, Abbott J, Gilbert LE (2013) Imported crazy ant displaces imported fire ant, reduces and homogenizes grassland ant and arthropod assemblages. *Biol Invasions* 15:2429–2442. doi: 10.1007/s10530-013-0463-6
- Lee JM, Peng Y-S (1982) Influence of manure availability and nesting density on the progeny size of *Onthophagus gazella*. *Environ Entomol* 11:38–41. doi: 10.1093/ee/11.1.38
- Lee JM, Peng Y-S (1981) Influence of adult size of *Onthophagus gazella* on manure pat degradation, nest construction, and progeny size. *Environ Entomol* 10:626–630. doi: 10.1093/ee/10.5.626
- Legendre P, Legendre L (2012) *Numerical Ecology*, 3rd edn. Elsevier
- Liebold AM, Yamanaka T, Roques A, et al (2016) Global compositional variation among native and non-native regional insect assemblages emphasizes the importance of pathways. *Biol Invasions* 18:893–905. doi: 10.1007/s10530-016-1079-4
- Loreau M (2008) Biodiversity and Ecosystem Functioning: Science (80-). doi: 10.1126/science.1064088
- Loreau M (2010) Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philos Trans R Soc B-Biological Sci* 365:49–60. doi: 10.1098/rstb.2009.0155
- Mac Nally R (2007) Use of the abundance spectrum and relative-abundance distributions to analyze assemblage change in massively altered landscapes. *Am Nat* 170:319–330. doi: 10.1086/519859
- Magurran AE (2007) Species abundance distributions over time. *Ecol Lett* 10:347–354. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01024.x

- Magurran AE (2008) Diversity Over Time. *Folia Geobot* 43:319–327. doi: 10.1007/s12224-008-9013-x
- Magurran AE, Henderson PA (2003) Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature* 422:714–716. doi: 10.1038/nature01547
- Magurran AE, Henderson PA. (2010) Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological assemblages. *Philos Trans R Soc B-Biological Sci* 365:3611–3620. doi: 10.1098/rstb.2010.0285
- Marchante H, Marchante E, Freitas H, Hoffmann JH (2015) Temporal changes in the impacts on plant communities of an invasive alien tree, *Acacia longifolia*. *Plant Ecol* 216:1481–1498. doi: 10.1007/s11258-015-0530-4
- Matioli JC, Siveira Neto S (1988) Armadilhas luminosas: funcionamento e utilização. *Bol Técnico da EPAMIG* 28:1–44.
- McCarthy JM, Hein CL, Olden JD, et al (2006) Coupling long-term studies with meta-analysis to investigate impacts of non-native crayfish on zoobenthic communities. *Freshw Biol* 51:224–235. doi: 10.1111/j.1365-2427.2005.01485.x
- McGeoch MA, Butchart SHM, Spear D, et al (2010) Global indicators of biological invasion: species numbers, biodiversity impact and policy responses. *Divers Distrib* 16:95–108. doi: 10.1111/j.1472-4642.2009.00633.x
- McGeoch MA, Lythe MJ, Henriksen M V., McGrannachan CM (2015) Environmental impact classification for alien insects: a review of mechanisms and their biodiversity outcomes. *Curr Opin Insect Sci* 12:46–53. doi: 10.1016/j.cois.2015.09.004
- Morrison LW (2002) Long-term impacts of an arthropod-community invasion by the imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ecology* 83:2337–2345. doi: 10.2307/3072064
- Nichols E, Spector S, Louzada J, et al (2008) Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biol Conserv* 141:1461–1474. doi: 10.1016/j.biocon.2008.04.011
- Noriega JA, Horgan FG, Larsen TH, Valencia G (2010) Records of an invasive dung beetle species, *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) (Coleoptera: Scarabaeidae), in Peru. *Acta Zool Mex* 26:451–456.
- Peacock L, Worner SP (2008) Biological and ecological traits that assist establishment of alien invasive insects. *New Zeal Plant Prot* 61:1–7.
- Porter SD, Savignano DA (1990) Invasion of polygine fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology* 71:2095–2106. doi: 10.2307/1938623
- Pyšek P, Richardson DM, Pergl J, et al (2008) Geographical and taxonomic biases in invasion

- ecology. *Trends Ecol Evol* 23:237–244. doi: 10.1016/j.tree.2008.02.002
- Quintero I, Halffter G (2009) Temporal changes in a community of dung beetles (Insecta: Coleoptera: Scarabaeinae) resulting from the modification and fragmentation of tropical rain forest. *Acta zoológica Mex* 25:625–649.
- Quintero I, Roslin T (2005) Rapid recovery of dung beetle communities following habitat fragmentation in Central Amazonia. *Ecology* 86:3303–3311. doi: 10.1890/04-1960
- Ramsay J, Silverman BW (2005) *Functional Data Analysis*, 2nd edn. Springer-Verlag New York
- Ridsdill-Smith TJ, Edwards PB (2011) Biological control: ecosystem functions provided by dung beetles. In: Ridsdill-Smith TJ, Simmons LW (eds) *Ecology and evolution of dung beetles*, 1st edn. Wiley-Blackwell, Oxford, pp 245–266
- Ripa SR, Rojas PS, Velasco G (1995) Releases of biological control agents of insect pests on Easter Island (Pacific Ocean). *Entomophaga* 40:427–440. doi: 10.1007/bf02373730
- Rivera C, Wolff M (2007) *Digitonthophagus gazella* (Coleoptera: Scarabaeidae): distribución en América y dos nuevos registros para Colombia. *Rev Colomb Entomol* 33:190–192.
- Roy H, Wajnberg E (2008) *From Biological Control to Invasion: the Ladybird Harmonia axyridis as a Model Species*. Springer Netherlands, Dordrecht
- Roy HE, Brown PMJ, Adriaens T, et al (2016) The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology. *Biol Invasions* 18:997–1044. doi: 10.1007/s10530-016-1077-6
- Roy S, Lavine J, Chiaromonte F, et al (2009) Multivariate statistical analyses demonstrate unique host immune responses to single and dual lentiviral infection. *PLoS One*. doi: 10.1371/journal.pone.0007359
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, et al (2001) The population biology of invasive species. *Annu Rev Ecol Syst* 32:305–332.
- Sato S, Chiba T, Hasegawa H (2012) Long-term fluctuations in mollusk populations before and after the appearance of the alien predator *Euspira fortunei* on the Tona coast, Miyagi Prefecture, northern Japan. *Fish Sci* 78:589–595. doi: 10.1007/s12562-012-0491-7
- Seebens H, Blackburn TM, Dyer E, et al (2017) No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nat Commun* 1–9. doi: 10.1038/ncomms14435
- Shimadzu H, Dornelas M, Magurran AE (2015) Measuring temporal turnover in ecological communities. *Methods Ecol Evol* 6:1384–1394. doi: 10.1111/2041-210x.12438
- Simberloff D (2013) Biological invasions: Much progress plus several controversies. *Contrib to Sci* 9:7–16. doi: 10.2436/cs.v9i1.83121

- Simberloff D (2014) Biological invasions: what's worth fighting and what can be won? *Ecol Eng* 65:112–121. doi: 10.1016/j.ecoleng.2013.08.004
- Simberloff D, Holle B Von (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol Invasions* 21–32. doi: 10.1023/a:1010086329619
- Smith ABT, Skelley PE (2007) A review of the Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) of southern South America. *Zootaxa* 1458:1–80.
- Srivastava DS, Vellend M (2005) Biodiversity-Ecosystem Function Research: Is It Relevant to Conservation? *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36:267–294. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152636
- Stork NE, McBroom J, Gely C, Hamilton AJ (2015) New approaches narrow global species estimates for beetles, insects, and terrestrial arthropods. *Proc Natl Acad Sci U S A* 112:7519–23. doi: 10.1073/pnas.1502408112
- Strayer DL (2012) Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecol Lett* 15:1199–1210. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01817.x
- Strayer DL, Cid N, Malcom HM (2011) Long-term changes in a population of an invasive bivalve and its effects. *Oecologia* 165:1063–1072. doi: 10.1007/s00442-010-1792-0
- Strayer DL, Eviner VT, Jeschke JM, Pace ML (2006) Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends Ecol Evol* 21:645–651. doi: 10.1016/j.tree.2006.07.007
- Strayer DL, Malcom HM (2006) Long-term demography of a zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) population. *Freshw Biol* 51:117–130. doi: 10.1111/j.1365-2427.2005.01482.x
- Stricker KB, Hagan D, Flory SL (2015) Improving methods to evaluate the impacts of plant invasions: lessons from 40 years of research. *AoB Plants* 7:plv028-plv028. doi: 10.1093/aobpla/plv028
- Thiele J, Kollmann J, Markussen B, Otte A (2010) Impact assessment revisited: improving the theoretical basis for management of invasive alien species. *Biol Invasions* 12:2025–2035. doi: 10.1007/s10530-009-9605-2
- Thomsen MS, Wernberg T, South PM, Schiel DR (2016) To include or not to include (the invader in community analyses)? That is the question. *Biol Invasions* 18:1515–1521. doi: 10.1007/s10530-016-1102-9
- Tilman D, Lehman CL, Bristow CE (1998) Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? *Am Nat* 151:277–282. doi: 10.1086/286118
- van Lenteren JCC, Bale J, Bigler E, et al (2006) Assessing risks of releasing exotic biological control agents of arthropod pests. *Annu Rev Entomol* 51:609–634. doi:

10.1146/annurev.ento.51.110104.151129

- Venables WN, Ripley BD (2002) *Modern Applied Statistics with S*, 4th edn. Springer-Verlag New York, New York, NY
- Verdú JR, Cortez V, Ortiz AJ, et al (2015) Low doses of ivermectin cause sensory and locomotor disorders in dung beetles. *Sci Rep*. doi: 10.1038/srep13912
- Vidaurre T, Noriega JA, Julieta Ledezma M (2008) First report on the distribution of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) (Coleoptera: Scarabaeidae) in Bolivia. *Acta Zool Mex Nueva Ser* 24:217–220.
- Vilà M, Hulme PE (2017) *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services*, 1st edn. Springer International Publishing, Cham
- Wilkie EM, Bishop MJ, O'Connor WA (2013) The density and spatial arrangement of the invasive oyster *Crassostrea gigas* determines its impact on settlement of native oyster larvae. *Ecol Evol* 3:4851–4860. doi: 10.1002/ece3.872
- Wilson KA, Magnuson JJ, Lodge DM, et al (2004) A long-term rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) invasion: dispersal patterns and community change in a north temperate lake. *Can J Fish Aquat Sci* 61:2255–2266. doi: 10.1139/f04-170
- Wood SN (2017) *Generalized Additive Models: An Introduction with R*, 2nd edn. CRS Press
- Yachi S, Loreau M (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proc Natl Acad Sci U S A* 96:1463–1468. doi: 10.1073/pnas.96.4.1463
- Yelenik SG, D'Antonio CM (2013) Self-reinforcing impacts of plant invasions change over time. *Nature* 503:517–520. doi: 10.1038/nature12798
- Yokomizo H, Possingham HP, Thomas MB, Buckley YM (2009) Managing the impact of invasive species: the value of knowing the density-impact curve. *Ecol Appl* 19:376–386. doi: 10.1890/08-0442.1
- Young OP (2007) Relationships between an introduced and two native dung beetle species (Coleoptera: Scarabaeidae) in Georgia. *Southeast Nat* 6:491–504. doi: 10.1656/1528-7092(2007)6[491:RBAIAT]2.0.CO;2
- Zenni RD, Dickie IA, Wingfield MJ, et al (2016) Evolutionary dynamics of tree invasions: complementing the unified framework for biological invasions. *AoB Plants* plw085. doi: <https://doi.org/10.1093/aobpla/plw085>
- Zunino M, Barbero E (1993) Escarabajos, ganado, pastizales: algunas consideraciones deontológicas. *Folia Entomol Mex* 87:95–101.

2. IMPACTO DA ESPÉCIE INTRODUZIDA *Digitonthophagus gazella* NA ABUNDÂNCIA DA COMUNIDADE NATIVA DE BESOUROS COPRÓFAGOS NO BRASIL DURANTE 22 ANOS

Resumo

Digitonthophagus gazella, uma espécie de besouro coprófago (BC), foi introduzida no Brasil em 1990 devido ao sucesso no estabelecimento na Austrália e Estados Unidos. O objetivo deste trabalho foi avaliar o impacto dessa espécie exótica na comunidade de 42 espécies nativas de BC, utilizando banco de dados de 26 anos, com coletas semanais, incluindo dados obtidos quatro anos antes da invasão. *D. gazella* estabeleceu-se rapidamente na área de estudo, atingindo, dois anos após o seu primeiro registro, abundância de mais de 35000 indivíduos em uma noite. Após a invasão, a diversidade de BC ficou três vezes menor se comparada ao período anterior à invasão. Resultados de análises multivariadas identificaram quatro períodos distintos de mudanças na composição e abundância das espécies: antes da invasão (AnI), depois da invasão I (ApI-I), ApI-II e ApI-III, cada um caracterizado por dinâmica particular das espécies nativas. Os impactos nos BC nativos variaram em função do hábito de nidificação das espécies e, aparentemente, com o período de atividade. Todas as espécies com o mesmo período de atividade de *D. gazella*, iniciando logo após as primeiras chuvas, apresentaram diminuição na abundância e aquelas com o mesmo comportamento (escavadoras) foram mais fortemente impactadas, sendo cinco extintas localmente. Apesar da análise incluindo todas as espécies mostrar um aumento na abundância e dinâmica mais estável em ApI-III do que em AnI, isto somente foi o caso para as espécies residentes. A tendência das espécies escavadoras foi de diminuição da abundância a partir de ApI-I. Por serem estas espécies as maiores responsáveis pela remoção de massas fecais no campo e devido ao decréscimo na quantidade de massa fecal utilizada quanto maior a densidade de besouros por recurso, a introdução de *D. gazella* pode ter influenciado a densidade de parasitas de bovinos devido ao acúmulo de fezes.

Palavras-chave: Scarabaeidae; Invasão biológica; Espécie invasora; Comunidade nativa; Besouro coprófago; Pastagem

Abstract

Following successful establishment in Australia and North America, the South African dung beetle (DB) *Digitonthophagus gazella* was introduced in Brazil in 1993. We investigated the impact of the exotic species on the native community of 46 native DB species using a unique weekly data set spanning 26 years, including 4 years of pre-invasion data. The invasion of *D. gazella* was very rapid with abundances increasing by 4 orders of magnitude during the first few years following establishment. We showed that the DB diversity shrank to one-third of the pre-invasion level. Results from multivariate analyses identified four distinct periods of changes in composition and abundance: before the invasion (BI); after invasion I (AI-I); AI-II; and AI-III each one characterized by a particular dynamic of the native species. The impacts on the native species differed according to their nesting behavior. Species with the same behavior as *D. gazella* (tunneler) became less abundant and five species went locally extinct. Dweller species, in contrast, became more abundant. Although the analysis of all species combined showed an increase in abundance and a less oscillatory dynamic in AI-III compared to BI, this was the case only for the dweller species, as the tunnelers showed a tendency to continued decrease throughout the 26-year study. Since tunnelers are more capable of removing cattle

dung, the introduction of *D. gazella* may result in the unanticipated consequence of an increase in cattle pests and parasites due to a likely decrease in dung burial.

Keywords: Scarabaeidae; Biological invasion; Invasive species; Native community; Dung beetles; Pasture area

2.1. Introdução

Besouros coprófagos (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) utilizam grande variedade de recursos para alimentação e nidificação, incluindo massas fecais bovinas (Hallfiter e Mathews 1966). Nesse recurso, competição pode ser intensa (Hanski e Cambefort 1991a). Como maneira de diminuir competição, espécies coprófagas desenvolveram diferentes hábitos de nidificação, que incluem (a) rolator, espécies que moldam uma porção do recurso em forma de bola, rolam-a para longe da fonte de recurso, onde a enterram; (b) escavador, as quais enterram massa fecal logo abaixo do recurso, onde nidificam; e (c) residente, espécies que completam todo seu ciclo de vida dentro da massa fecal (Hanski e Cambefort 1991b). Adicionalmente, esses besouros apresentam períodos de atividade distintas ao longo do dia, com espécies diurnas, crepusculares e noturnas (Koskela 1979, Krell et al. 2003), diferentes padrões sazonais (Davis 1996), profundidade de enterrio (Hallfiter e Edmonds 1982) e tamanho do corpo, o que pode facilitar coexistência das espécies (Hanski e Cambefort 1991b).

Em um caso clássico de uso de insetos como agentes de controle biológico, besouros coprófagos da família Scarabaeidae, ou rola bostas, vindos da África do Sul, foram introduzidos na Austrália no final da década de 1960 como solução para o problema de acúmulo de massas fecais bovinas em áreas de pastagens. Com a permanência das massas fecais na superfície do solo, áreas de pastagem estavam sendo perdidas devido à obstrução do crescimento da forrageira, com prejuízos significativos devido ao aumento de parasitas em animais de produção (Bornemissza 1960, 1979). Várias espécies de besouros com diferentes hábitos de nidificação foram introduzidas. Os hábitos incluíam: (a) roladores, aquelas que moldam volume esférico de excremento, rolando-o para longe da fonte de recurso a fim de enterrá-los no solo; (b) escavadores, que escavam túneis e constroem ninhos no solo abaixo da massa fecal; e (c) residentes, espécies que vivem livremente dentro das massas fecais (Hanski and Cambefort 1991). Das espécies introduzidas, *Digitonthophagus gazella* foi a que melhor se dispersou pelo país (Ridsdill-Smith and Edwards 2011). Devido ao seu sucesso no estabelecimento na Austrália e com o mesmo objetivo, *D. gazella* foi introduzida em vários outros países (Blume

and Aga 1978; Gutierrez et al. 1988; Ripa et al. 1995), incluindo o Brasil em 1990 (Bianchin et al. 1992).

Digitonthophagus gazella sensu Génier & Moretto (2017), originária da África (Génier and Moretto 2017) e adaptada a áreas abertas (Cambefort 1984), foi capaz de se estabelecer em diferentes países como Austrália e Estados Unidos. A espécie possui hábito escavador de nidificação, alta eficiência na alocação de recurso (Bornemissza 1970; Young 2007) e a mais elevada taxa de reprodução dentre as espécies de Scarabaeinae e com ciclo de vida curto (Blume and Aga 1975). Adicionalmente, *D. gazella* apresenta alta capacidade de dispersão (Barbero and Lopez-Guerrero 1992) e de tolerância às condições climáticas (de Oca and Halfpter 1995). Apesar destas características terem sido as responsáveis pelo sucesso no estabelecimento da espécie nas áreas de introdução, estas também fazem de *D. gazella* uma forte competidora e invasora (Crawley et al. 1986; Peacock and Worner 2008). Essas características chamaram a atenção para o risco de invasão e estabelecimento da espécie em áreas onde os insetos não haviam sido liberados intencionalmente, assim como o potencial de causar efeitos negativos nas comunidades nativas (Zunino and Barbero 1993; de Oca and Halfpter 1998). Poucos anos após ser liberada nos Estados Unidos, *D. gazella* invadiu áreas de pastagens no México, rapidamente se dispersando pelo país (Barbero and Lopez-Guerrero 1992). Poucos trabalhos foram publicados relatando o impacto da invasão na comunidade de besouros coprófagos mexicanos, porém os resultados mostraram-se similares. *Digitonthophagus gazella* se tornou a espécie dominante e muitas das espécies nativas sofreram quedas drásticas na abundância, com algumas espécies sendo extintas localmente (Howden and Scholtz 1986; de Oca and Halfpter 1995; Young 2007). Entretanto, devido à inexistência de dados ao longo de todo os anos transcorrido entre as coletas, nenhum estudo pode confirmar que as mudanças foram causadas pela espécie exótica, uma vez que as condições climáticas eram diferentes entre períodos de coletas. Este é ainda uma necessidade para estudos de invasões biológicas (Strayer 2012). Assim, para a possibilitar comparação da mesma comunidade antes e após a invasão, seriam necessários estudos de longo prazo que apresentassem coletas também no período anterior à entrada da espécie exótica, mantendo a mesma metodologia desde as coletas prévias ao processo de invasão, durante e após a invasão, com amostragens contínuas por vários anos e de forma sucessiva, para que se possa avaliar corretamente as consequências do processo, viabilizando interpretações mais acuradas sobre a dinâmica e impactos de invasões biológicas (Blossey 1999; Strayer et al. 2006; Stricker et al. 2015).

Geralmente, invasões biológicas apresentam uma fase aguda na qual uma nova espécie invade e expande seu território. Esta é seguida por uma fase crônica, que pode envolver

mudanças genéticas na espécie invasora e na comunidade do ecossistema invadido (Blackburn et al. 2011; Zenni et al. 2016). Após passar por várias mudanças bióticas, ecológicas, e evolutivas, a espécie invasora pode se tornar parte do ecossistema invadido (Strayer et al. 2006). Consequentemente, o tempo desde a invasão precisa ser considerado para avaliar os impactos, uma vez que o efeito sobre as espécies nativas depende de quando e por quanto tempo a comunidade vem sendo amostrada (Yelenik and D'Antonio 2013). Caso a avaliação do impacto seja realizada na fase aguda, os resultados poderão indicar significativo efeito negativo na abundância e diversidade da comunidade (Porter and Savignano 1990). Entretanto, se a avaliação for conduzida na fase crônica, a conclusão poderia indicar um efeito benéfico do processo de invasão, uma vez que tanto a população nativa como de outros insetos aumentariam se comparados ao período anterior à invasão (Morrison 2002). Outra justificativa para a necessidade de estudos de longa duração para se avaliar tantos os efeitos transitórios como persistentes da espécie invasora é o fato de serem comuns a ocorrência de *lag-time* entre a chegada da espécie exótica e sua influência nas espécies nativas (Sakai et al. 2001; Drake 2004; Crooks 2005).

Uma comunidade de besouros coprófagos de uma área de pastagem no Brasil foi amostrada sistematicamente ao longo de 26 anos, iniciando as coletas em 1989, antes da chegada de *D. gazella* (Flechtmann et al. 1995a, b, c, d, e), e continuando até 2015. A comunidade foi amostrada utilizando armadilha luminosa equipada com luz negra, por avaliação de massas fecais bovinas no campo, e por dissecação dos besouros de massas fecais em laboratório (Flechtmann et al. 1995d). Esses estudos reportaram as espécies associadas à massas fecais bovinas (Flechtmann et al. 1995e), avaliaram a atividade de remoção dos besouros em relação ao tamanho do corpo (Flechtmann et al. 1995a), e compararam a eficiência dos diferentes métodos de amostragem na coleta dos besouros coprófagos (Flechtmann et al. 1995b, c). Em 1993, *D. gazella* foi coletada pela primeira vez, sem que houvesse sua introdução na área de estudo.

No presente estudo, apresentamos resultados de longa duração, que compreendem 26 anos de coletas semanais no mesmo local, sendo quatro antes da invasão. A comunidade nativa de besouros coprófagos inclui 40 espécies com diferentes hábitos de nidificação. Os objetivos do estudo foram (1) avaliar o impacto de *D. gazella* na comunidade de besouros coprófagos nativos durante o processo de invasão e estabelecimento; (2) estudar a dinâmica da invasão por *D. gazella*; (3) determinar como as espécies nativas com diferentes hábitos responderam à invasão; e (4) avaliar a influência dos fatores abióticos e da espécie exótica na abundância da comunidade nativa ao longo dos anos.

2.2. Metodologia

2.2.1. Área experimental e coleta dos insetos

As coletas dos insetos foram iniciadas em 23 de novembro de 1989, utilizando uma armadilha luminosa modelo “Luiz de Queiroz” (Matioli and Siveira Neto 1988), equipada com uma lâmpada de luz negra F₁₅T₈BL, ligada semanalmente no fim da tarde de um dia e desligada na manhã do dia seguinte. A armadilha foi instalada na Fazenda de Ensino, Pesquisa e Extensão (20°22'34.11" S, 51°24'58.22" W) da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, campus de Ilha Solteira (FE-UNESP), localizada em Selvíria, Mato Grosso do Sul, Brasil. Besouros coprófagos coletados foram identificados por comparação com espécies de referência do Museu de Entomologia da UNESP (MEFEIS), Ilha Solteira, São Paulo, Brasil, onde espécimes *voucher* estão depositadas, e sua abundância registrada.

O clima é do tipo Aw (savana equatorial com inverno seco) segundo a classificação de Köppen-Geiger (Kottek et al. 2006) e a altitude local de 335 m. Durante o período do experimento, as médias de temperaturas máxima, mínima e média do ar foram, respectivamente, 30,91°C, 19,43°C e 24,83°C, a umidade relativa média do ar 71.13% e a precipitação anual 1384.53 mm (Apêndice A, p. 85). A estação chuvosa ocorre entre os meses de setembro e março, e a seca de abril até agosto. Variáveis climáticas utilizadas neste trabalho foram as médias das temperaturas máxima (aTmax), mínima (aTmin) e média (aTmean) do ar, umidade relativa (ur), e precipitação pluvial (ppt). A pluviosidade diária total foi registrada no local do experimento. Demais variáveis foram coletados em estação meteorológica localizada na FEPE – Produção Vegetal, da FE-UNESP, distante cerca de 3 km do local de coleta. A média de cada uma foi registrada a cada hora, e utilizou-se a média diária neste estudo.

A fazenda possui área total de 1158,68 ha, sendo 350 ha de pastagem de *Urochloa decumbens* (Stapf). A paisagem manteve-se inalterada desde o final da década de 1970, quando a vegetação nativa foi removida e a pastagem implementada. A cidade de Selvíria, adjacente à fazenda, não expandiu em número de habitantes desde o início das coletas. Fertilizantes nunca foram aplicados em grande quantidade na área. Somente calcário e superfosfato foram utilizados, com aplicações em anos distintos e em quantidade adequada ao longo dos anos, sendo cada aplicação em pequenas áreas, e nenhuma tendo sido realizada nos piquetes próximas ao da armadilha. Além disso, ivermectina, produto utilizado para o controle de endo- e

ectoparasitas do gado que podem ser prejudiciais aos besouros coprófagos (Verdú et al. 2015), nunca foi utilizado nos animais da fazenda (C.A.H.F, informações pessoais).

2.2.2. Análise dos dados

Ao longo dos 26 anos de coletas semanais, apenas 74 (5,65%) destas foram perdidas devido à quebra da armadilha, condições climáticas adversas ou falha de coleta. Adicionalmente, a maior parte das perdas (44 semanas, ou 3,24% do total) ocorreu durante o período seco (abril a agosto), no qual a atividade dos besouros é significativamente menor. Estes dados foram estimados através de interpolação linear, tendo-se como base as datas anteriores e posteriores à semana perdida.

A diversidade anual foi estimada pelo índice N_I de Hill (Hill 1973). O índice corresponde, no seu limite, ao exponencial do índice de diversidade de Shannon (H'), e tido como método mais apropriado para medir diversidade pois corresponde ao número efetivo de espécies, unifica diversidade de Shannon e equitabilidade, possibilitando comparações mais precisas entre comunidades (Jost 2006; Chao et al. 2014).

Dados de abundância foram transformados em $\log x + 1$, calculada a média anual e normalizados antes de todas as análises. Essas transformações foram necessárias devido à grande variabilidade observada na abundância das espécies. Por terem as coletas sido iniciadas em 23 de novembro de 1989, cada ano compreende as semanas entre novembro de um ano e novembro do ano seguinte (ex., ano 1: coletas de 23 nov. 1989 até 16 nov. 1990; ano 2: coletas de 23 nov. 1990 a 16 nov. 1991).

Diferentes técnicas de análise multivariada foram empregadas na análise de dados, as quais são mencionadas a seguir. Todas foram realizadas no programa estatístico R (R Core Team 2017). Análise de componentes principais (ACP) foi realizada utilizando-se a função *prcomp* do pacote *stats* para visualização das mudanças na abundância e detecção da variação das espécies ao longo dos anos. Análise funcional (AF) foi realizada utilizando-se a função ortogonal empírica (EOF), que consiste em utilizar os componentes principais resultantes da ACP como funções que descrevem o padrão geral dos dados (Ramsay and Silverman 2005). A AF foi aplicada com o objetivo de identificar a dinâmica da abundância das espécies e analisar como variaram em relação à média. Adicionalmente, AF foi aplicada para identificar os prováveis mecanismos reguladores da mudança na abundância. Baseado nos resultados de ACP e AF, anos foram agrupados em função da similaridade da dinâmica da abundância em relação à invasão. Para determinação e visualização das diferenças entre os grupos de anos formados,

procedeu-se à análise de função discriminante (AFD), através da função *lda* do pacote *MASS* (Venables and Ripley 2002). *Biplots* foram gerados, seguindo metodologia descrita por Roy et al. (2009), possibilitando a visualização da distância entre os grupos. Análise de redundância (AR) foi realizada para determinar a influência de cada variável climática (médias anuais de temperatura média, mínima e máxima do ar, umidade relativa do ar, precipitação média), da quantidade de gado em cada ano e das espécies exóticas na variabilidade dos dados, além dos anos. AR é uma extensão da técnica de regressão múltipla, a qual faz a regressão dos valores das variáveis explicatórias (aqui, variáveis climáticas, abundância média anual das espécies exótica *D. gazella* e *L. pseudolividus* e anos) nas variáveis resposta (abundância espécies nativas) e observações (anos), além de testar a significância de maneira similar a uma análise de regressão linear (Legendre and Legendre 2012). *Triplots* dos dados foram gerados para visualização da correlação entre anos, abundância das espécies nativas e variáveis explicatórias. A significância do modelo foi verificada através de teste de permutação, indicando quais eixos canônicos foram significativos. AR foi aplicada utilizando-se a função *rda* do pacote *vegan* (Oksanen et al. 2015). A seleção das variáveis explicatórias significativas foi feita utilizando-se a função *forward.sel*, do pacote *packfor* (Borcard et al. 2011, Dray et al. 2016).

Todas as análises descritas anteriormente foram aplicadas para as seguintes situações: (1) todas as espécies de besouros coprófagos, incluindo e excluindo a abundância de *D. gazella* e *L. pseudolividus*; (2) somente espécies escavadoras, com e sem *D. gazella*; e (3) somente espécies residentes, com e sem *L. pseudolividus*. Quando suas abundâncias não eram tratadas como variável resposta, as espécies exóticas eram adicionadas como variáveis explicatórias, em todas as análises.

Labarrus pseudolividus Mulsant & Rey, 1870 foi incluída nas análises por ser espécie de hábito residente Africana (Bordat 2016) tida como introduzida desde os Estados Unidos até o Brasil (Smith and Skelley 2007; Kaufman and Wood 2012).

2.3. Resultados

Um total de 713.287 indivíduos de 42 espécies e 18 gêneros de espécies coprófagas foram coletados, incluindo a espécie invasora *D. gazella*. Esta espécie respondeu por 67% da abundância total, com mais de 400000 indivíduos capturados. Dentre as espécies nativas, foram coletados 24730 indivíduos residentes e 27.863 escavadores (Apêndice B, p. 86).

Em relação às variáveis climáticas, temperatura máxima do ar e precipitação aumentaram durante o período de estudo. Desde o ano 10 (1998-1999), temperatura média do

ar mostrou-se mais estável e a mínima mostrou leve diminuição, seguida por maior estabilização ao longo dos anos (Apêndice A, p. 85).

2.3.1. Dinâmica da invasão

Os resultados sugerem quatro “estágios” distintos na dinâmica da invasão e estabelecimento de *D. gazella*. O estágio 1 compreende o período de 19 de setembro de 1993 (data da primeira coleta da espécie) a 2 de fevereiro de 1996, e foi caracterizado por rápido aumento da abundância, com pico de mais de 35 mil indivíduos coletados em uma noite, seguido por um decréscimo na abundância. O estágio seguinte, II, estende-se até 30 de abril de 1998 e caracterizou-se por alta abundância, porém abaixo da observado no estágio anterior e sem pico distinto na abundância. Mesma dinâmica caracterizou os estágios seguintes. Tanto no estágios III quanto IV, a abundância da espécie exótica diminuiu continuamente ano a ano (Fig.1).

Figura 1. Abundância semanal da espécie coprófaga *Digitonthophagus gazella* coletado em armadilha luminosa com luz negra, em área de pastagem em Selvíria, Mato Grosso do Sul, de novembro de 1989 a novembro de 2015. Estágios I a IV delimitam diferentes períodos da dinâmica da espécie durante seu processo de invasão e estabelecimento.

2.3.2. Impacto na comunidade de besouros coprófagos nativos

A comparação dos períodos antes e após a invasão mostrou grandes mudanças na abundância das espécies durante os anos. Algumas espécies foram coletadas somente após a invasão ter ocorrido; outras aumentaram em abundância durante os primeiros anos seguintes à invasão e depois não foram mais coletados; ainda, algumas coletadas antes da invasão não ocorreram após o evento. Estas últimas foram *Ateuchus* sp., *Canthidium* prox. *pinotoides*, *O. dentatus* e *O. sulcator* (Apêndice B, p. 86).

A composição de espécies nativas por hábito de nidificação e da espécie exótica *D. gazella* em cada ano é apresentada na Figura 2. A abundância das espécies nativas (residentes e escavadoras) diminuiu drasticamente com a invasão. Apesar de mostrarem aparente aumento no percentual da população total após a invasão, não apresentaram tendência de recuperação do tamanho populacional do período anterior à invasão. *Digitonthophagus gazella* rapidamente tornou-se a espécie mais abundante no primeiro ano após a invasão (ano 5), diminuindo lentamente sua dominância a partir do ano 10. A diversidade das espécies nativas, que apresentava tendência de aumento antes da invasão, diminuiu drasticamente do ano 5 ao 7, voltando a aumentar a partir do ano seguinte. Desde o ano 10 os valores vêm oscilando, sempre cerca de metade daquele antes da invasão (Fig 2). Demais figuras da composição de espécies

incluindo comunidade nativa somente, com *L. pseudolivinus* conjuntamente às residentes e separadamente são apresentadas no Apêndice C (p. 87).

Figura 2. Diversidade de Hill N_i e abundância total de espécies escavadoras e residentes de besouros coprófagos nativos e de *Digitonthophagus gazella* coletados semanalmente em armadilha luminosa em área de pastagem de Selvíria, Mato Grosso do Sul, Brasil, de novembro de 1989 a novembro de 2015. Ano corresponde ao período de novembro a novembro, assim, ano 1 corresponde às semanas de 23 novembro de 1989 a 16 de novembro de 1990, e sucessivamente.

ACP e AF foram aplicadas primeiramente incluindo-se todas as espécies nativas de besouros coprófagos, *L. pseudolivinus* e *D. gazella*. Os resultados mostraram que o CP1 capturou a variação da abundância em relação à média (todas as setas apontando na mesma direção, indicando o chamado “efeito da média” em análises de ordenação); já o CP2 capturou o impacto da espécie invasora na abundância das espécies nativas, indicado pelo agrupamento dos anos antes da invasão (anos 1 a 4) entre si e distantes dos remanescentes. As observações foram confirmadas pela AF da EOF 2. Assim, a ordenação dos anos e das espécies em relação ao CP2 indicam se a espécie aumentou ou diminuiu em abundância após a invasão. Para avaliar o impacto nas espécies nativas, ACP e AF foram aplicadas utilizando-se somente a abundância delas. Por ter sido o componente mais informativo, focaremos os resultados encontrados pelo CP2 (Apêndice D, p. 88).

A Figura 3A corresponde ao *biplot* da ACP. Os dois primeiros componentes principais representaram 94,5% da variabilidade total dos dados. Não houve distinção clara dos anos antes e após a invasão em relação ao CP2. Entretanto, a ordenação das espécies ficou clara entre

aquelas que aumentaram sua abundância após a invasão (valores positivos) e as que diminuíram (valores negativos). O impacto da espécie exótica variou em função do hábito de nidificação das espécies nativas, tendo apenas as residentes aumentado a abundância. De acordo com a ordenação do CP2, das 42 espécies nativas coletadas, quatro escavadoras (*Ateuchus prox. puncticolis*, *Dichotomius bos*, *Dichotomius nisus* and *Ontherus appendiculatus*) diminuíram, enquanto outras três residentes (*Genieridium bidens*, *Nialaphodius nigrita* e *Trichillum externepunctatum*) passaram a ser mais abundantes após a invasão. Os resultados da AF são mostrados na Figura 3B. O gráfico superior corresponde ao resultado da EOF 2 e o inferior a dinâmica em relação a média quando adicionada ou subtraída variabilidade da função. Neste gráfico é possível observar que o decréscimo na abundância das espécies nativas ocorreu a partir do primeiro ano após a invasão, assim como diferentes períodos na dinâmica da comunidade. Os anos 1 a 4 (1989-1994), período antes da invasão, foram seguidos de cinco anos com decréscimo contínuo da abundância das espécies nativas (1994-1999). Após isso, há uma recuperação até o ano 10 (1999-2000), seguido novamente por diminuição durante os anos de 11 a 14 (2000-2004). A partir do ano 15 (2004-2005), novo aumento da abundância ocorre e “inversão” na dominância das espécies nativas. Esta inversão pode ser observada na Figura 3B pela mudança de posição entre as curvas resultantes da EOF, sugerindo que espécies mais abundantes antes da invasão passaram a ser menos abundantes após, e vice-versa. Incluindo *L. pseudolivinus* nas análises o padrão observado não foi modificado. Apesar de não terem sido separadas perfeitamente pelo CPA, muito provavelmente em função da variabilidade muito maior na abundância de *L. pseudolivinus* em relação às espécies nativas, o padrão de resposta à invasão continua aparentemente, com escavadoras agrupadas distantes das residentes (Apêndice E, p. 89).

Figura 3. Biplot e análise funcional (AF) resultante da análise de componentes principais (ACP). **A:** Biplot mostrando resultados da ACP para espécies de besouros coprófagos nativas, com a respectiva percentagem da variância explicada por cada componente principal (CP). **B:** Figura superior corresponde ao gráfico dos loadings do CP2, chamado EOF 2. Figura inferior corresponde ao gráfico com abundância média das espécies nativas durante os anos (preto), média acrescentando (vermelho) e subtraindo (azul) variabilidade da EOF 2, o que corresponde à AF da resposta das espécies exóticas em relação à média observada.

Baseado nos padrões descritos acima, os anos foram agrupados por “períodos” em relação à invasão: antes da invasão (AnI), compreendendo os anos 1 a 4 (1989-1993); após a invasão I (ApI-I), anos 5 a 9 (1993-1998); após a invasão II (ApI-II), anos 10 a 14 (1998-2003); e após a invasão III (ApI-III), formado pelos demais 12 anos restantes. O biplot resultante da AFD mostrou quatro períodos distintos (Fig. 4A). Resultados da MANOVA indicaram diferença significativa ($F_{9,24}=8,28$, $p<0,001$).

A AR da influência das variáveis climáticas na abundância das espécies nativas resultou em modelo ($F_{8,17}=1,8$; $p=0,001$) e os três primeiros eixos canônicos (AR1: $F_{1,18}=5,15$, $p=0,001$; AR2: $F_{1,18}=3$, $p=0,001$; AR3: $F_{1,18}=1,98$, $p=0,033$;) significativos, com $R^2_{adj}=20,3\%$. As variáveis explicatórias significativas foram ano e abundância de *D. gazella*. Espécies foram ordenadas, em relação a ano, em dois grupos, aquelas que aumentaram em abundância ao longo tempo (maioria residentes), e as que diminuíram (principalmente escavadoras). Em relação à abundância de *D. gazella*, houve formação de quatro períodos distintos, com espécies sendo correlacionadas a estes em função da maior abundância. Os anos antes a invasão, mais o ano 5, foram agrupados e correlacionados negativamente com a espécie exótica, sendo as espécies que diminuíram mais em abundância também ordenadas com estes, ou seja, *D. nesus*,

O. appendiculatus e *O. sulcator* dentre outras. Do ano 6 ao 12, outro grupo foi formado, ordenando aquelas espécies que correlacionaram positivamente com o crescimento populacional de *D. gazella*, uma vez que estes são os anos de maior crescimento da espécie, sendo *D. bos*, *A. vividus* e *C. prox. pinoites* as mais fortemente correlacionadas positivamente com nesse período. Anos 13 a 18 foram agrupados entre si, mas sem correlação com espécie exótica nem nativa. Os demais anos diferenciaram-se dos outros por serem os de menor abundância de *D. gazella* e foram positivamente correlacionados com aquelas espécies impactadas positivamente pela invasão, em sua maioria as de hábito residente (Fig. 5A).

Como os resultados da ACP e AF das espécies nativas (Fig. 3) indicaram que a resposta variou em função do hábito de nidificação, aplicou-se as mesmas análises, agora separadamente para espécies escavadores (26 nativas mais *D. gazella*) e residentes (10 nativas mais *L. pseudolivinus*). O objetivo foi avaliar como cada grupo de espécies foi impactado pela invasão.

Figura 4. Biplot resultante da análise de função discriminante (AFD) dos diferentes períodos na abundância das espécies de besouros coprófagos nativos em relação à invasão de *D. gazella*. Eixos horizontais e verticais representam a direção da primeira e segunda função discriminante (FD1 e 2), respectivamente. Setas indicam os *loadings* de cada uma das 46 espécies, e sua orientação e comprimento a importância da abundância de cada uma em relação à direção da FD e dos diferentes períodos. Quadro no canto inferior direito mostra o autovalor das três primeiras FD (importância de cada uma na discriminação da direção dos períodos). Abreviação dos nomes das espécies que pouco influenciaram nos resultados (setas menores) foram retirados para melhor visualização da figura.

foram afetadas positivamente e apresentaram aumento populacional após a invasão. Os cinco primeiros anos agruparam-se separadamente dos demais (Apêndice E, p. 89).

A AF da abundância das espécies nativas escavadoras mostrou dinâmica após invasão similar à observada na análise de toda a comunidade de espécies nativas, diferentes períodos de aumento e diminuição ao longo dos anos e inversão na prevalência das espécies, porém com diferença na duração de cada período. A primeira diferença em relação à dinâmica de toda a comunidade foi que a abundância das espécies escavadoras vem caindo ano após ano, sem indicação de reversão dessa tendência. A segunda diferença foi observada na duração de AnI, que se estendeu até o ano 5 (1989-1994), e não ano 4. A terceira distinção se deu na inversão, observada mais cedo para estas espécies, a partir do ano 13 (2001), e não do ano 15. Consequentemente, ApI-III para as espécies escavadoras compreendeu os anos 13 a 26 (2001-2015). A última diferença foi que a abundância continuou com tendência de diminuição neste período (Apêndice E, p. 89).

Tanto AFD quanto MANOVA confirmaram diferença significativa entre os períodos ($p < 0,001$). Os quatro períodos foram discriminados em três grupos distintos. Período AnI, período ApI-III e conjuntamente os períodos ApI-II e II. Espécies foram separadas em dois grupos, aquelas mais impactadas nos dois primeiros períodos após a invasão (ApI-I e II) e as impactadas após esses períodos, em ApI-III (Fig. 4B). A presença de *D. gazella* não modificou os resultados (Apêndice F, p. 90).

Análise de redundância ($F_{8,17}=1,66$; $p=0,004$) e eixos canônicos AR1 e AR2 foram significativos estatisticamente (respectivamente, $F_{1,17}=5,52$; $p=0,001$; e $F_{1,17}=2,46$; $p=0,007$), tendo capturado $R^2_{adj.}=17,5\%$ da variabilidade. O resultado da ordenação foi praticamente o mesmo observado anteriormente para a comunidade nativa. Abundância de *D. gazella* e Ano foram as únicas variáveis significativas, com os anos e espécies agrupando-se e correlacionando-se da mesma maneira (Fig. 4B). A presença de *D. gazella* não modificou os resultados (Apêndice G, p. 91).

2.3.4. Impacto de *D. gazella* nas espécies residentes

A resposta da comunidade de espécies nativas foi semelhante à observada pelas escavadoras, com queda acentuada na abundância dessas espécies após a invasão, ocorrendo recuperação da abundância desde o ano 10 (1999-2000. Fig.1). Quando a abundância de *L. pseudolividus* é considerada, pode-se observar que esta é a espécie dominante, exceto nos

primeiros anos após a invasão de *D. gazella*, e que recupera crescimento populacional rapidamente (Apêndice C, p. 87).

O resultado da ACP mostrou que apenas três das 11 espécies residentes foram impactadas. *Genieridium bidens* e *Trichillum externepunctatum* diminuíram em abundância, contrário a *Nialaphodius nigrita*, que aumentou após a invasão (Apêndice E, p. 89). Quatro períodos também foram observados, com AnI e ApI-I agrupando os mesmos anos e mesma dinâmica observada na análise com toda a comunidade. Nos outros dois períodos, os anos agruparam-se como o observado para as escavadoras, ApI-II formado pelos anos 10 a 12 (1998-2001) e ApI-III agrupando os 14 anos restantes. Entretanto, apesar do agrupamento ter sido igual, a dinâmica foi distinta. Em AnI-II, período anterior à inversão, enquanto escavadores aumentaram em abundância, residentes diminuíram. A diferença em ApI-III foi a recuperação da população de residentes inclusive com dinâmica mais estável, enquanto escavadores apresentaram tendência de diminuição na abundância. A diferença entre os períodos foi significativa (MANOVA, $p=0,003$), porém somente ApI-I e ApI-III diferiram (Fig. 4C). A presença de *L. pseudolivinus* não modificou significativamente os resultados (Apêndice F, p. 90).

As espécies de hábito residente foram influenciadas significativamente pela quantidade de bovinos (Gado), umidade relativa do ar e abundância de *L. pseudolivinus*. Ao contrário do observado para a comunidade nativa e escavadora, não houve agrupamento dos anos. Somente *Trichaphodiellus brasiliensis* foi positivamente correlacionado com Gado; espécies do gênero *Blackburneus* e *N. nigrita* correlacionaram-se negativamente com essa variável, porém positivamente com umidade relativa do ar e abundância de *L. pseudolivinus*. *Trichillum externepunctatum* e *G. bidens* aparentemente foram influenciadas igualmente pelas três variáveis. O modelo foi significativo ($F_{8,17}=2,17$, $p=0,001$), assim como os três primeiros eixos canônicos (AR1: $F_{1,17}=6,92$, $p=0,001$; AR2: $F_{1,17}=4,22$, $p=0,001$; $F_{1,17}=3,83$, $p=0,001$), explicando $R^2_{adj}=27,2\%$ da variabilidade dos dados. A umidade relativa do ar vem aumentando desde o ano 10, enquanto o número médio de animais vem diminuindo (Apêndice H, p. 92). A presença de *L. pseudolivinus* não modificou significativamente os resultados (Apêndice G, p. 91).

2.4. Discussão

Os resultados sugerem que a invasão por *D. gazella*, na presença de *L. pseudolivinus*, impactou negativamente a comunidade de besouros coprófagos nativa, principalmente nos cinco primeiros anos após a invasão. O hábito de nidificação foi característica importante na resposta à invasão, sendo que espécies residentes foram capazes de recuperarem abundância,

enquanto escavadoras continuaram a diminuir. Ambas espécies exóticas foram as maiores responsáveis pela composição da comunidade, tendo a invasão por *D. gazella* levado à diminuição de várias espécies e *L. pseudolivinus* passando a ser espécies mais abundante, tornando a abundância da comunidade aparentemente mais estável após a invasão.

Assim como reportado em outros estudos sobre impactos de espécies exóticas, pode ser inferido dos resultados provável extinção de espécies e diminuição da diversidade como consequências da invasão biológica (Kenis et al. 2009; McGeoch et al. 2015). Ao menos quatro espécies escavadoras não foram mais coletadas a partir da invasão (Apêndice B, p. 86). Entretanto, pode ter sido apenas o caso de diminuição da abundância a um nível em que não mais foram coletadas pela armadilha, não sendo possível afirmar que extinção causada por *D. gazella* tenha sido o caso. Há a necessidade de comparação com dados de armadilha pitfall para isso. Entretanto, esta é uma hipótese forte, uma vez que competição em massas fecais pode ser intensa (Hanski and Cambefort 1991). Normalmente, espécies que utilizam o mesmo recurso coexistem quando a intensidade da competição intraespecífica é maior do que a interespecífica (Chesson 2000), necessitando particionar o recurso de alguma maneira (Chesson 1991). A invasão de *D. gazella* provavelmente interferiu fortemente na relação da comunidade nativa, aumentando a competição interespecífica, situação na qual competidores inferiores podem ser excluídos totalmente e outras espécies que utilizam o mesmo recurso serem negativamente impactadas com implicações para a sobrevivência populacional (Atkinson and Shorrocks 1981, Shorrocks et al. 1984, Ives 1988a, b, Hanski and Cambefort 1991). Na área do estudo, das espécies aparentemente extintas localmente todas eram escavadoras, isto é, apresentavam o mesmo hábito de nidificação de *D. gazella*. Algumas delas, como *Ateuchus* sp., *O. dentatus* e *O. sulcator* não foram mais coletadas poucos anos após a invasão, no período ApI-I, enquanto *C. prox. pinotoides* apresentou aumento na abundância no mesmo período e no seguinte, ApI-II, antes de não ser mais coletado em ApI-III (Apêndice B, p. 86).

Espécies escavadoras apresentaram aparente decréscimo em seu tamanho populacional, enquanto a população de residentes aumentou na presença da espécie exótica, mudança retratada pela forte diminuição da diversidade observada após a invasão (Fig. 2). Os menores valores são consequência do pequeno número de espécies muito abundantes (residentes) e do grande número de espécies menos abundantes (escavadores) após a invasão em comparação ao período anterior (Apêndice C, p.87). A invasão de *D. gazella* também foi perturbadora à comunidade nativa por ter levado à inversão na dominância das espécies. As mais abundantes no período AnI passaram a ser as menos abundantes a partir de ApI-III, e vice-versa (Fig. 3B).

O reconhecimento dos quatro períodos distintos ao longo do processo de invasão demonstra a importância e necessidade de estudos de longa duração para a correta avaliação dos impactos em qualquer comunidade nativa. Cada período apresentou dinâmica distinta (Fig. 2), que somente puderam ser observadas devido à natureza da série temporal utilizada, caracterizada por longa trajetória. Nossos resultados validam a importância de coletas contínuas e de longa duração em estudos de impactos de invasão biológicas (Wilson et al. 2004; McCarthy et al. 2006; Strayer 2012; Stricker et al. 2015).

Em estudos de resposta de uma comunidade à invasão biológica, é de fundamental importância que se indique o tempo desde a invasão, bem como se as espécies invasoras foram ou não incluídas nas análises (Thomsen et al. 2016). Optamos por analisar todos os cenários possíveis, ou seja, incluindo e excluindo as espécies exóticas por concluirmos que somente com essa metodologia seria possível quantificar as mudanças observadas. De maneira geral, as espécies exóticas *D. gazella* e *L. pseudolivinus* modificaram fortemente a dinâmica da comunidade, uma vez que o aumento e a aparente estabilidade no tamanho populacional em AnP-III são mantidos devido à grande abundância de ambas em períodos distintos (Apêndice C, p. 87).

Há uma série de fatores bióticos e abióticos que uma espécie exótica necessita superar para se estabelecer em um novo ambiente (Blackburn et al. 2011; Zenni et al. 2016; Bellard and Jeschke 2016), e o conhecimento do meio pelo qual a invasão ocorreu é importante na avaliação da dinâmica das espécies capazes de se estabelecerem (Liebhold et al. 2016). Não há informações precisas sobre como *D. gazella* chegou até a FEPE. A fonte mais provável de origem da invasão é uma propriedade distante cerca de 20 km da área de estudo, na qual *D. gazella* foi criado e liberado em pastagens entre 1991-1992. Entretanto, é certo que não houve liberação intencional no local.

O sucesso da invasão e estabelecimento de *D. gazella* foi devido, muito provavelmente, às condições climáticas adequadas da área (Duncan 2016), à sua alta capacidade de alocação de recursos (Young 2007), bem como à alta taxa de fecundidade e ciclo de vida curto da espécie (Blume and Aga 1975). Essas características provavelmente permitiram que *D. gazella* superasse competitivamente as espécies nativas e aumentasse rapidamente sua população em apenas dois anos. Entretanto, como consequência comum ao crescimento populacional vertiginoso, seguiu-se um decréscimo rápido logo após o pico populacional, característica comumente observada em invasões biológicas (Hengeveld 1989). O decréscimo deve também ter ocorrido devido à intensa competição intraespecífica em *D. gazella*. Alta densidade de conspecíficos resulta em menor número e tamanho de progênie (Lee and Peng

1981, 1982). Adultos menores enterram recurso mais lentamente, aumentando seu período de alimentação, expondo-os a maior competição inter e intraespecífica. Consequentemente, os adultos menores utilizam menos recurso, provendo suas larvas com alimento de menor valor nutricional (Lee and Peng 1981, 1982). Como consequência, geram progênies menores e menos férteis, resultando em menor abundância.

A importância da partição do recurso na coexistência com um competidor superior ficou evidente pela resposta das espécies nativas à invasão. *Digitonthophagus gazella* inicia sua atividade de vôo logo após as primeiras chuvas (Bertone et al. 2005). Todas as espécies nativas que foram afetadas negativamente pela invasão de *D. gazella* apresentam pico de atividade de vôo no início da estação chuvosa (Flechtmann et al. 1995b), e aquelas com o mesmo hábito, escavadora, foram mais fortemente impactadas. Contrariamente, espécies nativas com início de atividade mais tardio no ano, como *D. bos* e a maioria das espécies residentes, mais abundantes no período da seca (Flechtmann et al. 1995b, c), aumentaram em abundância mesmo na presença de *D. gazella*, presumivelmente devido ao impacto negativo desta nas demais espécies da comunidade, o que acarretou na diminuição da competição interespecífica no período em que iniciam sua atividade.

Profundidade de enterrio parece ter sido outra característica importante na resposta das espécies à invasão. As espécies escavadoras mais fortemente impactadas foram aquelas que nidificam na mesma profundidade de *D. gazella*, entre 20-40 cm de profundidade (C.A.H.F. infos pessoais). Com rápido aumento da densidade da espécie exótica, os túneis e, consequentemente, as pês de nidificação e alimentação, muito provavelmente foram danificadas ou destruídas, levando à provável morte dos imaturos, ou prejudicando seu desenvolvimento. A espécie que apresenta maior profundidade de enterrio, que varia de cerca de 40 a 60 cm, podendo chegar a até 1 m de profundidade (C.A.H.F. infos pessoais), *D. bos*, foi a única capaz de aumentar em abundância após a invasão, possivelmente por ter sido menos afetada pela competição por espaço. Comportamento similar pode ter ocorrido com as residentes, as quais devem ter sido enterradas juntas ao recurso, o que pode explicar o fato de estas terem diminuído sua abundância mais rapidamente (a partir do ano 5) do que as escavadoras.

O período de vôo foi provavelmente o fator que fez com que *Genieridium bidens* e *T. externepunctatum* fossem negativamente impactadas pelo aumento da abundância de *L. pseudolividus* e menor disponibilidade de recurso, enquanto que *N. nigrata* aumentou sua abundância (Fig. 5C). As duas primeiras apresentam maior atividade no mesmo período que *D. gazella*, já a segunda ocorre principalmente no período de seca, quando todas as demais estão em abundância baixa (Flechtmann et al. 1995b, c). A ausência de interferência da invasão por

D. gazella sobre estas espécies pode ter sido devido às características biológicas delas. Espécies residentes apresentam distribuição espacial agregada (Hutton and Giller 2004), necessitam de quantidade menor de alimento para sobrevivência e reprodução (Holter 1982), maior fecundidade (Holter 1979) e exibem ciclo de vida mais curto (Verdú and Galante 1997), além de horário de vôo mais cedo e por período mais curto (W.M.F. não publicado) do que escavadoras.

Uma característica comportamental observada principalmente em espécies residentes pode ter influenciado no crescimento populacional dessas espécies após a invasão, assim como afetado negativamente a recuperação das espécies escavadoras, inclusive *D. gazella*. Principalmente em ambientes de alta competição, como nas regiões tropicais e subtropicais (Hanski e Cambefort 1991a), o comportamento de cleptoparasitismo foi observado em espécies escavadoras pequenas e, principalmente, espécies residentes, como *L. pseudolividus* (Howden 1955; Hammond 1976; Rougon and Rougon 1980; Klemperer 1980; Brussaard 1987; Martín-Piera and Lobo 1993). Utilizando a pêra de nidificação construída pelas competidoras superiores para alimentação e reprodução própria, competidores inferiores podem coexistir com essas espécies enquanto afeta negativamente o desenvolvimento larval destas, reduzindo a quantidade de alimento fornecida ou mesmo matando a larva (Rougon and Rougon 1980; Hammond 1976). Devido ao grande número de indivíduos de *L. pseudolividus*, é provável que houve aumento da quantidade de ovos, larvas e adultos dessa espécie enterrada pelas escavadoras, levando a um possível aumento do comportamento de cleptoparasitismo, o que contribuiu positivamente para a população de *L. pseudolividus* e negativamente para de escavadoras.

A influência negativa dos anos nas mudanças observadas, no caso dos besouros coprófagos estudados, pode ser devida a dois fatores não avaliados diretamente, mas que têm grande importância na dinâmica dessas espécies, sazonalidade e anos de pastagem. Em relação ao primeiro fator, foi demonstrado que há significativa diminuição na atividade das espécies locais, principalmente escavadores, no período seco e frio e maior abundância no período das chuvas (Flechtmann et al. 1995b, c). Quanto aos anos de pastagem, os poucos estudos avaliando sua influência sobre as espécies coprófagas mostraram resultado oposto ao encontrado, com aumento da riqueza, diversidade e abundância das espécies, independentemente do hábito de nidificação e se especialistas ou generalistas em relação ao habitat (Imura et al. 2014, Buse et al. 2015). Além disso, há forte indicação de que praticamente não há grandes mudanças nas espécies mesmo após mais de uma década. Comparando dados coletados na mesma área 15 anos após a primeira amostragem, realizada quando a pastagem havia sido estabelecida há cerca

de 7 anos, Quintero e Roslin (2005) não encontraram diferenças significativas entre as comunidades de insetos nas áreas de pastagem amostradas por Klein (1989) na Amazônia. Dessa maneira, é provável que a presença de *D. gazella* tenha impactado também a dinâmica natural das espécies nativas na área, principalmente escavadoras, que continuam a apresentar diminuição em sua abundância (Apêndice E, p. 89).

Os resultados da AF sugerem que, a partir de ApI-III, a abundância das espécies nativas tenha aumentado, apresentando menor variação durante os anos em comparação ao período AnI. Os resultados indicam ainda uma tendência de diminuição da população observada nos períodos ApI-I e II (Fig. 3B). Entretanto, apenas espécies residentes apresentaram dessa dinâmica. Escavadores vem diminuindo em abundância desde ApI-I, sem indicarem reversão da dinâmica (Apêndice E, p. 89). Consequentemente, apesar de se ter mais indivíduos em ApI-III, a comunidade foi completamente modificada em decorrência da invasão de *D. gazella*, o que pode ter consequências para o ecossistema. Espécies escavadoras são responsáveis pela remoção de maior quantidade de massas fecais dentre as espécies de besouros coprófagos (Hanski and Cambefort 1991), e o tamanho do corpo correlaciona positivamente com capacidade de enterrio (Giller and Doube 1989, Dangles et al. 2012). Na área de estudo, as espécies escavadoras de tamanho grande e médio foram identificadas como responsáveis pela remoção das massas fecais, enquanto que a presença de residentes apresentou correlação negativa (Flechtmann et al. 1995a). *Digitonthophagus gazella* possui tamanho médio se comparado às espécies nativas. Portanto, como escavadores incluindo a espécie exótica tornaram-se menos abundantes e as residentes mais, a invasão de *D. gazella* pode ter levado, ao contrário do pressuposto com sua introdução, à menor quantidade de massa fecal removida, com consequente aumento na quantidade de recurso disponível para endo e ectoparasitas de bovinos. Essa conjectura pode suscitar preocupação pelo possível aumento no prejuízo para bovinocultura causado por essas espécies, estimado em cerca de U\$S 14 bilhões anuais no Brasil (Bianchin et al. 1992).

Apesar da utilização de apenas uma armadilha, acreditamos que os resultados têm confiabilidade devido às características da metodologia de amostragem, do histórico da área de estudo e da abordagem analítica propícia à investigação por meio de vários protocolos da teoria estatística capazes de lidar com comparações entre períodos contrastantes em séries temporais. A natureza dos dados, mais especificamente a longa duração da série com amostragem semanal incluindo quatro anos antes da invasão, possibilitou comparar a abundância das espécies nativas antes e após a invasão. Além disso, as coletas aconteceram sempre na mesma área durante todos

os anos, o que permitiu obter informações de fatores abióticos que poderiam influenciar a dinâmica das espécies.

Armadilhas luminosas não são comumente utilizadas na coleta de besouros coprófagos, sendo armadilhas pitfall iscadas com atrativos o método mais empregado (Hanski e Cambefort 1991b). Entretanto, esta é uma metodologia válida (Hill 1996). Adicionalmente, armadilhas pitfall são influenciadas por muitas variáveis, como tamanho e tipo de massa fecal (Gill 1991; Errouissi et al. 2004; Filgueiras et al. 2009) e fedor de insetos coletados em decomposição (Flechtmann et al. 2009), entre outros. Por utilizar lâmpada, essas dificuldades metodológicas não ocorrem em armadilhas luminosa, garantido esforço amostral igual ao longo dos anos.

Referências

- Atkinson, W. D., and B. Shorrocks. 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *J. Anim. Ecol.* 50:461-471. doi: 10.2307/4067
- Barbero E, Lopez-Guerrero Y (1992) Some considerations on the dispersal power of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) in the New World (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Trop Zool* 5:115–120.
- Bellard C, Jeschke JM (2016) A spatial mismatch between invader impacts and research publications. *Conserv Biol* 30:230–232. doi: 10.1111/cobi.12611
- Bertone, M., J. Green, S. Washburn, M. Poore, C. Sorenson, and D. W. Watson. 2005. Seasonal activity and species composition of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae and Geotrupidae) inhabiting cattle pastures in North Carolina. *Ann. Entomol. Soci. Am.* 98:309-321. doi: 10.1603/0013-8746(2005)098[0309:saasco]2.0.co;2
- Bianchin I, Honer MR, Gomes A (1992) Controle integrado da mosca-dos-chifres na região Centro-Oeste. *A Hora Vet* 11:43–46.
- Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, et al (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol* 26:333–339. doi: 10.1016/j.tree.2011.03.023
- Blossey BB (1999) Before, during and after: the need for long-term monitoring in invasive plant species management. *Biol Invasions* 1:301–311. doi: 10.1023/a:1010084724526
- Blume RR, Aga A (1978) *Onthophagus gazella* F: progress of experimental release in south Texas. *Folia entomológica Mex* 39–40:190–191.
- Blume RR, Aga A (1975) *Onthophagus gazella*: mass rearing and laboratory biology. *Environ Entomol* 4:735–736.

- Borcard D, Gillet F, Legendre P (2011) Numerical Ecology with R. Numer Ecol with R 1–300. doi: 10.1007/978-1-4419-7976-6
- Bordat P (2016) Le genre *Labarrus* Mulsant & Rey, 1870, dans la région afrotropicale (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). Cathar La Rev 13:19–40.
- Bornemissza GF (1970) Insectary studies on the control of dung breeding flies by the activity of dung beetle, *Onthophagus gazella* (Coleoptera: Scarabaeinae). Aust J Entomol 9:31–41. doi: 10.1111/j.1440-6055.1970.tb00767.x
- Bornemissza GF (1979) The Australian Dung Beetle Research Unit in Pretoria. S Afr J Sci 75:257–260.
- Bornemissza GF (1960) Could dung eating insects improve our pastures? Jour Aust Inst Agric Sci 26:54–56.
- Buse J, Šlachta M, Sladecek FXJ, et al (2015) Relative importance of pasture size and grazing continuity for the long-term conservation of European dung beetles. Biol Conserv 187:112–119. doi: 10.1016/j.biocon.2015.04.011
- Butchart SHM, Walpole M, Collen B, et al (2010) Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. Science 328:1164–1168. doi: 10.1126/science.1187512
- Cambefort Y (1984) Étude écologique des coléoptères Scarabaeidae de Côte d’Ivoire.
- Chao AN, Chiu C-HH, Jost L (2014) Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers. Annu Rev Ecol Evol Syst Vol 45 45:297–324. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540
- Chesson, P. 1991. A need for niches? - Trends Ecol. Evol. 6:26-28. doi: 10.1016/0169-5347(91)90144-m
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. Ann. Ver. Ecol. Syst. 31:343-366. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343
- Crawley MJ, Kornberg H, Lawton JH, et al (1986) The Population Biology of Invaders [and Discussion]. Philos Trans R Soc B Biol Sci 314:711–731. doi: 10.1098/rstb.1986.0082
- Dangles, O., C. Carpio, and G. Woodward. 2012. Size-dependent species removal impairs ecosystem functioning in a large-scale tropical field experiment. Ecology 93:2615-2625. doi: 10.1890/12-0510.1
- de Oca EM, Halfpeter G (1995) Daily and seasonal activities of a guild of the coprophagous, burrowing beetle (Coleoptera Scarabaeidae Scarabaeinae) in tropical grassland. Trop Zool 8:159–180. doi: 10.1080/03946975.1995.10539277
- de Oca EM, Halfpeter G (1998) Invasion of Mexico by Two Dung Beetles Previously Introduced

- into the United States. *Stud Neotrop Fauna Environ* 33:37–45. doi: 10.1076/snfe.33.1.37.2174
- DeBach P (1966) The competitive displacement and coexistence principles. *Annu Rev Entomol* 11:183–212. doi: 10.1146/annurev.en.11.010166.001151
- Drake JM (2004) Allee effects and the risk of biological invasion. *Risk Anal* 24:795–802. doi: 10.1111/j.0272-4332.2004.00479.x
- Dray, S., P. Legendre, and G. Blanchet. 2013. {packfor: Forward Selection with permutation. R package version 0.0-8/r109. <http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>
- Duncan RP (2016) How propagule size and environmental suitability jointly determine establishment success: a test using dung beetle introductions. *Biol Invasions* 18:985–996. doi: 10.1007/s10530-016-1083-8
- Errouissi F, Haloti S, Jay-robert P, et al (2004) Effects of the attractiveness for dung beetles of dung pat origin and size along a climatic gradient. *Environ Entomol* 33:45–53. doi: 10.1603/0046-225X-33.1.45
- Filgueiras BKC, Liberal CN, Aguiar CDM, et al (2009) Attractivity of omnivore, carnivore and herbivore mammalian dung to Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) in a tropical Atlantic rainforest remnant. *Rev Bras Entomol* 53:422–427. doi: 10.1590/S0085-56262009000300017
- Flehtmann CAH, Rodrigues SR, do Couto HTZ (1995a) Controle biológico da mosca-dos-chifres (*Haematobia irritans irritans*) em Selvíria, Mato Grosso do Sul. 2. Ação de insetos fimícolas em massas fecais no campo. *Rev Bras Entomol* 39:237–247.
- Flehtmann CAH, Rodrigues SR, do Couto HTZ (1995b) Controle biológico da mosca-dos-chifres (*Haematobia irritans irritans*) em Selvíria, Mato Grosso do Sul. 4. Comparação entre métodos de coleta de besouros coprófagos (Scarabaeidae). *Rev Bras Entomol* 39:259–276.
- Flehtmann CAH, Rodrigues SR, Gaspareto CL, do Couto HTZ (1995c) Controle biológico da mosca-dos-chifres (*Haematobia irritans irritans*) em Selvíria, Mato Grosso do Sul. 5. Seleção de besouros coprófagos. *Rev Bras Entomol* 39:277–286.
- Flehtmann CAH, Rodrigues SR, Seno MCZ (1995d) Controle biológico da mosca-dos-chifres (*Haematobia irritans irritans*) em Selvíria, Mato Grosso do Sul. 1. Metodologia de estudo e seleção de fauna fimícola de insetos. *Rev Bras Entomol* 39:1–11.
- Flehtmann CAH, Rodrigues SR, Seno MCZ (1995e) Controle biológico da mosca-dos-chifres (*Haematobia irritans irritans*) em Selvíria, Mato Grosso do Sul. 3. Levantamento de espécies fimícolas associadas à mosca. *Rev Bras Entomol* 39:249–258.

- Flechtmann CAH, Tabet VG, Quintero I (2009) Influence of carrion smell and rebaiting time on the efficiency of pitfall traps to dung beetle sampling. *Entomol Exp Appl* 132:211–217. doi: 10.1111/j.1570-7458.2009.00885.x
- Génier F, Moretto P (2017) *Digitonthophagus* Balthasar, 1959: taxonomy, systematics, and morphological phylogeny of the genus revealing an African species complex (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Zootaxa* 4248:110. doi: 10.11646/zootaxa.4248.1.1
- Gill BD (1991) Dung beetles in Tropical American forests. In: Hanski I, Cambefort Y (eds) *Dung Beetle Ecology*, 1st edn. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp 211–229
- Giller, P. S., and B. M. Doube. 1989. Experimental analysis of inter- and intraspecific competition in dung beetle communities. *J. Anim. Ecol.* 58:129-142. doi: 10.2307/4990
- Gutierrez J, Macqueen A, Brun LO (1988) Essais d'introduction de quatre espèces de bousiers Scarabaeinae en Nouvelle Calédonie et au Vanuatu. *Acta Oecologica-Oecologia Appl* 9:39–53.
- Halffter G, Edmonds WD (1982) The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): an ecological and evolutive approach, 1st edn. Instituto de Ecología, México, D. F.
- Hammond PM (1976) Kleptoparasitic behaviour of *Onthophagus suturalis* Perringuey (Coleoptera: Scarabaeidae) and other dung-beetles. *Coleopt Bull* 30:245–249.
- Hanski I (1991) The dung insect community. In: Hanski I, Cambefort Y (eds) *Dung Beetle Ecology*, 1st edn. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp 5–21
- Hanski I, Cambefort Y (1991a) Competition in dung beetles. In: Hanski I, Cambefort Y (eds) *Dung beetle ecology*, 1st edn. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp 305–329
- Hanski I, Cambefort Y (1991b) *Dung Beetle Ecology*, 1st edn. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Hengeveld R (1989) Dynamics of biological invasions. Springer Netherlands. p. 160.
- Hill CO (1996) Habitat specificity and food preferences of an assemblage of tropical Australian dung beetles. *J Trop Ecol* 12:449-46. doi: <http://www.jstor.org/stable/2560300>
- Hill MO (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427–432. doi: 10.2307/1934352
- Holter, P. 1979. Abundance and reproductive strategy of the dung beetle *Aphodius rufipes* (L.) (Scarabaeidae). *Ecol. Entomol.* 4:317-326. doi: 10.1111/j.1365-2311.1979.tb00591.x
- Holter, P. 1982. Resource utilization and local coexistence in a guild of scarabaeid dung beetles (*Aphodius* spp.). *Oikos* 39:213-227. doi: 10.2307/3544488

- Horgan, F.G. 2008. Dung beetle assemblages in forests and pastures of El Salvador: a functional comparison. *Biodivers. Conserv.* 17: 2961-2978. doi:10.1007/s10531-008-9408-2
- Howden, H. F., and C. H. Scholtz. 1986. Changes in a Texas dung beetle community between 1975 and 1985 (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Coleopts. Bull.* 40:313-316.
- Hutton, S. A., and P. S. Giller. 2004. Intra- and interspecific aggregation of north temperate dung beetles on standardised and natural dung pads: the influence of spatial scale. *Ecol. Entomol.* 29:594-605. doi: 10.1111/j.0307-6946.2004.00634.x
- Imura O, Morimoto N, Shi K, Sasaki H (2014) Landscape diversity of pasture dung beetle communities in the central region of mainland Japan and implications for conservation management. *Biodivers Conserv* 23:597–616. doi: 10.1007/s10531-014-0619-4
- Ives, A. R. 1988a. Aggregation and the coexistence of competitors. *Ann. Zool. Fenn.* 25:75-88.
- Ives, A. R. 1988b. Covariance, coexistence and the population dynamics of two competitors using a patchy resource. *J. Theor. Biol.* 133:345-361. doi:10.1016/S0022-5193(88)80326-6
- Jost L (2006) Entropy and diversity. *Oikos* 113:363–375. doi: 10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x
- Kaufman PE, Wood LA (2012) Indigenous and exotic dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae and Geotrupidae) collected in Florida cattle pastures. *Ann Entomol Soc Am* 105:225–231. doi: 10.1603/AN11121
- Kenis M, Auger-Rozenberg M-AA, Roques A, et al (2009) Ecological effects of invasive alien insects. *Biol Invasions* 11:21–45. doi: 10.1007/s10530-008-9318-y
- Klein BC (1989) Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology* 70:1715–1725. doi: 10.2307/1938106
- Klemperer HG (1980) Kleptoparasitic behaviour of *Aphodius rufipes* (L.) larvae in nests of *Geotrupes spiniger* Marsh. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecol Entomol* 5:143–151. doi: 10.1111/j.1365-2311.1980.tb01135.x
- Kohlmann B (1991) Dung beetles in Subtropical North America. In: Hanski I, Cambefort Y (eds) *Dung beetle ecology*, 1st edn. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp 116–132.
- Kornis MS, Carlson J, Lehrer-Brey G, Vander Zanden MJ (2014) Experimental evidence that ecological effects of an invasive fish are reduced at high densities. *Oecologia* 175:325–334. doi: 10.1007/s00442-014-2899-5
- Kottek M, Grieser J, Beck C, et al (2006) World map of the Koppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol Zeitschrift* 15:259–263. doi: 10.1127/0941-

2948/2006/0130

- Lee JM, Peng Y-S (1981) Influence of adult size of *Onthophagus gazella* on manure pat degradation, nest construction, and progeny size. *Environ Entomol* 10:626–630. doi: 10.1093/ee/10.5.626
- Lee JM, Peng Y-S (1982) Influence of manure availability and nesting density on the progeny size of *Onthophagus gazella*. *Environ Entomol* 11:38–41. doi: 10.1093/ee/11.1.38
- Legendre P, Legendre L (2012) Numerical ecology. Third English edition. Elsevier
- Liebholt AM, Yamanaka T, Roques A, et al (2016) Global compositional variation among native and non-native regional insect assemblages emphasizes the importance of pathways. *Biol Invasions* 18:893–905. doi: 10.1007/s10530-016-1079-4
- Matioli JC, Siveira Neto S (1988) Armadilhas luminosas: funcionamento e utilização. *Bol Técnico da EPAMIG* 28:1–44.
- McCarthy JM, Hein CL, Olden JD, et al (2006) Coupling long-term studies with meta-analysis to investigate impacts of non-native crayfish on zoobenthic communities. *Freshw Biol* 51:224–235. doi: 10.1111/j.1365-2427.2005.01485.x
- McGeoch MA, Lythe MJ, Henriksen M V., McGrannachan CM (2015) Environmental impact classification for alien insects: a review of mechanisms and their biodiversity outcomes. *Curr Opin Insect Sci* 12:46–53. doi: 10.1016/j.cois.2015.09.004
- Morrison LW (2002) Long-term impacts of an arthropod-community invasion by the imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ecology* 83:2337–2345. doi: 10.2307/3072064
- Nichols E, Spector S, Louzada J, et al (2008) Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biol Conserv* 141:1461–1474. doi: 10.1016/j.biocon.2008.04.011
- Noriega J, Horgan FG, Larsen TH, Valencia G (2010) Records of an invasive dung beetle species, *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) (Coleoptera: Scarabaeidae), in Peru. *Acta Zool Mex Nueva Ser* 26:451–456.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, and H. Wagner. 2015. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.3-1. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Peacock L, Worner SP (2008) Biological and ecological traits that assist establishment of alien invasive insects. *New Zeal Plant Prot* 61:1–7.
- Porter SD, Savignano DA (1990) Invasion of polygine fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology* 71:2095–2106. doi: 10.2307/1938623
- Quintero I, Roslin T (2005) Rapid recovery of dung beetle communities following habitat

- fragmentation in Central Amazonia. *Ecology* 86:3303–3311. doi: 10.1890/04-1960
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Ramsay J, Silverman BW (2005) *Functional Data Analysis*, 2nd edn. Springer-Verlag New York.
- Ridsdill-Smith TJ, Edwards PB (2011) Biological control: ecosystem functions provided by dung beetles. In: *Ecology and evolution of dung beetles*. pp 245–266
- Ripa SR, Rojas PS, Velasco G (1995) Releases of biological control agents of insect pests on Easter Island (Pacific Ocean). *Entomophaga* 40:427–440. doi: 10.1007/bf02373730
- Rivera C, Wolff M (2007) *Digitonthophagus gazella* (Coleoptera: Scarabaeidae): distribución en América y dos nuevos registros para Colombia. *Rev Colomb Entomol* 33:190–192.
- Rougon D, Rougon C (1980) Le cleptoparasitisme en zone sahélienne: phénomène adaptatif d'insects Coléoptères Coprophages Scarabaeidae aux climats arides et semi-arides. *Comptes Rendus des Séances L'Académie des Sci* 291:417–419.
- Roy S, Lavine J, Chiaromonte F, et al (2009) Multivariate statistical analyses demonstrate unique host immune responses to single and dual lentiviral infection. *PLoS One*. doi: 10.1371/journal.pone.0007359
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, et al (2001) THE POPULATION BIOLOGY OF INVASIVE SPECIES *Ann K. Sakai, Fred Syndallas Robert Joel*. *Annu Rev Ecol Syst* 32:305–332.
- Smith ABT, Skelley PE (2007) A review of the Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) of southern South America. *Zootaxa* 1458:1–80.
- Strayer DL (2012) Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecol Lett* 15:1199–1210. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01817.x
- Strayer DL, Eviner VT, Jeschke JM, Pace ML (2006) Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends Ecol Evol* 21:645–651. doi: 10.1016/j.tree.2006.07.007
- Stricker KB, Hagan D, Flory SL (2015) Improving methods to evaluate the impacts of plant invasions: lessons from 40 years of research. *AoB Plants* 7:plv028-plv028. doi: 10.1093/aobpla/plv028
- Thomsen MS, Wernberg T, South PM, Schiel DR (2016) To include or not to include (the invader in community analyses)? That is the question. *Biol Invasions* 18:1515–1521. doi: 10.1007/s10530-016-1102-9
- Venables WN, Ripley BD (2002) *Modern Applied Statistics with S*. Springer New York, New York, NY
- Verdú JR, Cortez V, Ortiz AJ, et al (2015) Low doses of ivermectin cause sensory and

- locomotor disorders in dung beetles. Sci Rep. doi: 10.1038/srep13912
- Verdú, J. R., and E. Galante. 1997. *Aphodius brasiliensis* Castelnau (Coleoptera : Aphodidae): larval morphology and notes on biology. Coleopts. Bull. 51:378-383.
- Vidaurre T, Noriega JA, Julieta Ledezma M (2008) First report on the distribution of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) (Coleoptera: Scarabeidae) in Bolivia. Acta Zool Mex Nueva Ser 24:217–220.
- Wilson KA, Magnuson JJ, Lodge DM, et al (2004) A long-term rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) invasion: dispersal patterns and community change in a north temperate lake. Can J Fish Aquat Sci 61:2255–2266. doi: 10.1139/f04-170
- Yelenik SG, D’Antonio CM (2013) Self-reinforcing impacts of plant invasions change over time. Nature 503:517–520. doi: 10.1038/nature12798
- Young OP (2007) Relationships between an introduced and two native dung beetle species (Coleoptera: Scarabaeidae) in Georgia. Southeast Nat 6:491–504. doi: 10.1656/1528-7092(2007)6[491:RBAIAT]2.0.CO;2
- Zenni RD, Dickie IA, Wingfield MJ, et al (2016) Evolutionary dynamics of tree invasions: complementing the unified framework for biological invasions. AoB Plants plw085. doi: <https://doi.org/10.1093/aobpla/plw085>
- Zunino M, Barbero E (1993) Escarabajos, ganado, pastizales: algunas consideraciones deontológicas. Folia Entomol Mex 87:95–101

3. IMPACTO DE *Digitonthophagus gazella* NA DIVERSIDADE ALFA E TURNOVER EM UMA COMUNIDADE NATIVA DE BESOUROS COPRÓFAGOS AO LONGO DO PROCESSO DE INVASÃO E ESTABELECIMENTO EM ÁREA DE PASTAGEM EM SELVÍRIA, MS

Resumo

Invasões biológicas por insetos vêm recebendo menos atenção do que outros grupos, como plantas, apesar da grande importância desse grupo para funcionamento do ecossistema. Estudos sobre os impactos de espécies exóticas invasoras são de fundamental importância para compreensão desse processo que vem aumentando anualmente, e também para a adoção de estratégias de manejo e conservação. O objetivo deste trabalho foi avaliar o impacto da invasão de *Digitonthophagus gazella*, espécie coprófaga exótica, na diversidade e *turnover* de uma comunidade nativa de besouros coprófagos, na qual outra espécie coprófaga exótica, *Labarrus pseudolivinus*, estava presente com alta abundância. Desde o final de 1989, uma vez por semana e utilizando armadilha luminosa, insetos vêm sendo coletados em área de pastagem, perfazendo 26 anos de coletas. Quatro anos após o início, *D. gazella* foi registrado pela primeira vez. Diferentes índices de diversidade, bem como o *turnover* temporal, foram determinados, e os impactos avaliados levando em conta os períodos antes e após a invasão, na presença e ausência de *D. gazella* e de *L. pseudolivinus*. Os resultados mostraram grande impacto negativo da invasão em todos os índices avaliados. Espécies com o mesmo hábito de nidificação de *D. gazella* (escavador), e algumas com hábito distinto (residente), foram as mais fortemente afetadas, contribuindo negativamente com a resposta da comunidade. Diversidade e riqueza diminuíram significativamente. O *turnover*, a composição de espécies e o tamanho populacional de espécies nativas diminuíram drasticamente, tendência que se manteve ao longo dos anos para a comunidade de espécies escavadoras. Residentes se estabilizaram a partir do ano 15 e *L. pseudolivinus* afetou somente a comunidade residente, positivamente. Com a invasão de *D. gazella*, a estrutura da comunidade nativa foi completamente modificada, resultando em uma nova comunidade, totalmente diferente daquela antes da invasão, na qual *turnover*, composição e tamanho populacional são determinados pelas espécies exóticas. A comunidade nativa de besouros escavadores não indica sinal de recuperação e a de residentes apresenta estabilidade no *turnover* e seus componentes, porém menor que o observado antes da invasão. Aparentemente, *L. pseudolivinus* foi impactado positivamente de maneira indireta por *D. gazella*. Impactos foram suficientes para inverter de maneira aparentemente irrecuperável a estruturação natural esperada para comunidades de besouros coprófagos em pastagens.

Palavras-chave: Tamanho populacional; Composição de espécies; Invasão biológica; Comunidade nativa; Perda diversidade

Abstract

Biological invasions by exotic insect species have received less attention compared to other groups like plants, despite its overwhelming importance to ecosystem functioning. Understanding the impacts of exotic species is fundamental for a full comprehension of biological invasions and to prevent and manage this species, which are increasing globally. The

aim of this study was to evaluate the impacts of the invasion by *Digitonthophagus gazella*, an exotic dung beetle species, on the diversity and temporal turnover of a native dung beetle community, in which another exotic coprophagous species was present, *Labarrus pseudolivinus*. Since late 1989, once a week, insects has been collected by a black light trap in a pasture area, summing 26 years of sampling. Four years after the beginning *D. gazella* was recorded for the first time. We used different diversity indices as well as temporal turnover analysis and compared the results from before with those from after the invasion in order to evaluate the impacts on the native community, adding and removing *L. pseudolivinus* to assess its influence on the results. There was a significant decrease in all indices evaluated after the invasion. Species which shared the same nesting behavior with *D. gazella* (tunnelers) and period of activity, including a few with distinct behavior (dwellers), were the ones severely impacted, contributing more to the negative response of the community to the invasion. Temporal turnover, community composition and size decreased sharply after the invasion. The native tunneler community was not able to recover, showing a continuous decrease since the invasion. The dweller community showed stability of those characteristic starting year 15, however complete's distinct from the period before invasion (years 1 to 4). *L. pseudolivinus* had significant positive impact only on native dweller community. *Digitonthophagus gazella*'s invasion caused a dramatic change in the local dung beetle community which, since the invasion, had its structure driven by the two exotic species, strongly impacting the expected natural dung beetle community succession in pasture areas.

Keywords: Population size; Species composition; Biological invasion; Native community; Diversity loss

3.1. Introdução

Insetos detêm significativa proporção de toda a diversidade do planeta (Stork et al. 2015). Apesar desse fato, poucas foram as espécies exóticas pertencentes a esse grupo que tiveram seus impactos sobre a fauna nativa estudados. Além disso, a maior parte dos estudos foi realizado com as mesmas espécies exóticas, em especial formigas e pragas florestais, e em países principalmente da América do Norte e Europa. A importância econômica parece ser outro fator relevante nesses estudos (Kenis et al. 2009).

Devido à grande diversidade de espécies, vários são os mecanismos pelos quais insetos invasores podem impactar o ambiente invadido. Os mais bem documentados são competição, predação, herbivoria e transmissão de doenças. Como consequências mais comuns, insetos exóticos geralmente influenciam o tamanho das populações locais, a diversidade nativa, inibem o crescimento populacional de outras espécies e causam impactos em plantas ou na saúde animal, com espécies das ordens Coleoptera, Hemiptera e Hymenoptera sendo os maiores responsáveis pelos impactos (McGeoch et al. 2015). Entretanto, os impactos de algumas espécies exóticas de insetos podem ainda atingir diferentes níveis tróficos e outras espécies, não somente insetos. Alguns exemplos incluem diminuição da riqueza e abundância da

herpetofauna devido à invasão por *Solenopsis invicta*, em diferentes localidades do Estado da Carolina do Sul, nos Estados Unidos (Allen et al. 2016), *Spodoptera littoralis* impactando o parasitismo, a predação ou polinização em espécies nativas (Desurmont et al. 2014) e *Agrilus planipennis* influenciando a comunidade de pássaros do estado do Michigan, Estados Unidos (Koenig et al. 2013). Assim, estudos avaliando os impactos de espécies exóticas de insetos são necessários e tem muito a contribuir com o estabelecimento de banco de dados no tocanto à biologia e ecologia de invasões biológicas (Hoy e Wajenberg 2008).

Os impactos na comunidade nativa são notados, normalmente, quando a população da espécie invasora já está estabelecida e apresenta grande tamanho populacional no ambiente invadido. O sucesso da espécie invasora depende da superação de inúmeras barreiras desde sua entrada, tanto físicas como genéticas e evolutivas (Blackburn et al. 2011; Zenni et al. 2016). Uma vez estabelecida, a maneira como o aumento da densidade populacional da espécie exótica pode afetar a comunidade local depende do ambiente invadido (Wilkie et al. 2013; Thomsen et al. 2016). Intuitivamente, espera-se uma relação linear negativa entre os tamanhos das populações de espécies exóticas e nativas; entretanto, alguns estudos vêm mostrando que isto nem sempre é o observado, sendo o resultado em alguns casos exatamente o oposto, com impacto menor em altas intensidades (Yokomizo et al. 2009; Thiele et al. 2010; Elgersma and Ehrenfeld 2011; Kornis et al. 2014). Dessa maneira, fica evidente a necessidade de pesquisas de longa duração, que tenham como plano amostral longas séries temporais capazes de permitirem a existência de dados coletados em comunidades desde antes da chegada da espécie exótica, até anos após o estabelecimento dela, com metodologia bem definida e constante, para que se tenha a correta avaliação da resposta da comunidade nativa. Bancos de dados com todas essas características são praticamente inexistentes, sendo os poucos disponíveis restritos principalmente a plantas e espécies aquáticas, porém com falhas na sistemática de amostragem, tais como duração, tempo entre coletas, dentre outras dificuldades inerentes a este tipo de estudo (Strayer and Malcom 2006; Strayer et al. 2006, 2011; Carlsson et al. 2010; Sato et al. 2012; Carthey and Banks 2016; Florens et al. 2016).

Besouros coprófagos da família Scarabaeidae incluem espécies decompositoras de grande importância para o ecossistema (Nichols et al 2008), tendo sido utilizadas como agentes biológicos de remoção de massas fecais bovinas principalmente na Austrália e Estados Unidos (Edwards 2007, Blume e Aga 1975), sendo *Digitonthophagus gazella* a espécie mais amplamente introduzida. Contudo, algumas espécies coprófagas são consideradas exóticas em grande parte do mundo sem que se tenha, para muitos locais, registro de liberação intencional, como é o caso de *Labarrus pseudolivinus* (Smith e Skelley 2007, Woodruff 1967). Ambas são

coprófagas, entretando *D. gazella* possui hábito de nidificação escavador, enterrando porções do recurso logo abaixo deste. Já *L. pseudolividus* é espécie de hábito residente, tendo todo seu ciclo de vida dentro da massa fecal. No Brasil, ambas espécies ocorrem, não se conhecendo em detalhes o histórico de *L. pseudolividus*. *Digitonthophagus gazella* foi introduzida intencionalmente no início dos anos 1990 (Bianchin et al 1992).

O objetivo do presente trabalho foi avaliar o impacto da invasão por *D. gazella* e presença de *L. pseudolividus* em uma comunidade de besouros coprófagos nativos. Para isso, utilizou-se de um banco de dados, formado por coletas semanais, realizadas sempre no mesmo local e com mesmo método amostral (armadilha luminosa), com início em novembro de 1989 e continuidade até os dias atuais. Neste estudo, foram utilizados os dados de 26 anos de coletas. *Labarrus pseudolividus* esteve presente desde a primeira semana, já *D. gazella* foi primeiramente registrada quatro anos após o início das coletas. Desse modo, o impacto destas espécies na comunidade nativa foi avaliado comparando índices de diversidade alfa (riqueza de espécies e números de Hill $q = 1$ e 2), composição, tamanho populacional e *turnover* de uma comunidade de 40 espécies nativas de besouros coprófagos antes e após a invasão por *D. gazella*, na presença de outra espécie exótica, *L. pseudolividus*.

3.2. Metodologia

3.2.1. Local do experimento

Desde 23 de novembro de 1989, uma armadilha luminosa modelo “Luiz de Queiroz” (Matioli and Silveira Neto 1988), equipada com uma lâmpada de luz negra F₁₅T₈BL, vem sendo ligada semanalmente no fim da tarde de um dia e desligada na manhã do dia seguinte. A armadilha está instalada na Fazenda de Ensino, Pesquisa e Extensão (20°22'34.11" S, 51°24'58.22" W) da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, campus de Ilha Solteira (FE-UNESP), localizada em Selvíria, Mato Grosso do Sul, Brasil. Besouros coprófagos coletados foram identificados por comparação com espécies de referência do Museu de Entomologia da UNESP (MEFEIS), Ilha Solteira, São Paulo, Brasil, onde espécimes *voucher* estão depositadas, e sua abundância registrada.

O clima é do tipo Aw (savana equatorial com inverno seco) segundo a classificação de Köppen-Geiger (Kottek et al. 2006) e a altitude local de 335 m. Durante o período do experimento, as médias de temperaturas máxima, mínima e média do ar foram, respectivamente, 30,91°C, 19,43°C e 24,83°C, da umidade relativa do ar 71.13% e de

precipitação anual de 1384.53 mm (Apêndice A, p. 85). A estação chuvosa ocorre entre os meses de setembro e março, e a seca de abril até agosto. Variáveis climáticas utilizadas neste trabalho foram média das temperaturas máxima (aTmax), mínima (aTmin) e média (aTmean) do ar, umidade relativa (ur), e precipitação (ppt). A pluviosidade diária total foi registrada no local do experimento. Demais variáveis foram coletados em estação meteorológica distante 3 km do local de coleta. A média de cada uma foi registrada a cada hora e utilizou-se a média diária neste estudo.

A Fazenda possui área total de 1158,68 ha, sendo 350 ha de pastagem de *Urochloa decumbens* (Stapf). A paisagem manteve-se inalterada desde o final da década de 1970, quando a vegetação nativa foi removida e a pastagem implementada. A cidade de Selvíria, adjacente à fazenda, não expandiu em tamanho desde o início das coletas até os dias atuais. Fertilizantes nunca foram aplicados em grande quantidade na área. Somente calcário e superfosfato foram utilizados, com aplicações em anos distintos e em quantidade adequada ao longo dos anos, sendo cada aplicação em pequenas áreas, e nenhuma tendo sido realizada nos piquetes próximos ao da armadilha. Além disso, ivermectina, produto utilizado para o controle de endo- e ectoparasitas do gado que podem ser prejudiciais aos besouros coprófagos (Verdú et al. 2015), nunca foi utilizado nos animais da fazenda (C.A.H.F, informações pessoais).

3.2.2. Análise dos dados

Por terem as coletas sido iniciadas em 23 de novembro de 1989, cada ano compreende as semanas entre novembro de um ano a novembro do ano seguinte (ex., ano 1: coletas de 23 nov. 1989 até 16 nov. 1990; ano 2: coletas de 23 nov. 1990 a 16 nov. 1991 e assim, sucessivamente).

O software livre R (R Code Team 2017) foi utilizado para aplicação das análises. Todas as análises foram aplicadas para os seguintes casos de variáveis respostas: total anual de (1) todas espécies, ou seja, nativas e exóticas; (2) de todas espécies nativas com somente a espécie exótica *D. gazella*; (3) de todas espécies nativas com somente a espécie exótica *L. pseudolividus*; (4) somente espécies nativas; (5) espécies escavadoras nativas incluindo e (6) excluindo *D. gazella*; todas espécies residentes nativas incluindo (7) e excluindo (8) *L. pseudolividus*. A abundância média das espécies exóticas foi utilizada como variável explicatória somente nos cenários em que não foram consideradas como variáveis resposta. Utilizou-se o pacote *mgcv* para análise do modelo GAM.

Rank clocks: Utilizando o pacote *codyn* (Hallett et al. 2016), foram plotados *rank clocks* da abundância das espécies (Batty 2006, Collins et al. 2008) que apresentaram, pelas análises realizadas no Capítulo 1, maiores diferenças na dinâmica (escavadoras: *Ateuchus prox. puncticollis*, *Dichotomius bos*, *D. nisus*, *Digitonthophagus gazella* (exótica); residentes: *Genieridium bidens*, *Nialaphodius nigrita*, *Trichillum externepunctatum* e *Labarrus pseudolividus* (exótica)). Por essa metodologia, o ranking de abundância de cada espécie no tempo é plotado em um círculo, cujo início na linha vertical corresponde ao meio dia de um relógio. No caso deste trabalho, corresponde ao ano um. O círculo é dividido de maneira que os 26 anos sejam dispostos como em um relógio, tornando mais clara a observação da dinâmica do *ranking* das espécies durante os anos (Collins et al. 2008).

Mean rank shift (MRS): presente no pacote *codyn*, esta metodologia quantifica a mudança média no reordenamento do *ranking* de abundância das espécies, indicando a variação na abundância das espécies no tempo (Collins et al. 2008). Todas as espécies coletadas foram utilizadas nesta análise.

Índices de Diversidade: os índices utilizados foram os baseados nos números de Hill, $q = 0, 1$ e 2 que correspondem, respectivamente, à riqueza de espécies, exponencial da diversidade de Shannon e inverso da concentração de Simpson. Estes índices foram utilizados por considerarem a abundância das espécies, sendo que “ q ” indica a importância dela no cálculo. Desse modo, quando $q=0$, a abundância das espécies não é considerada, e o índice passa a corresponder à riqueza de espécies. Quando $q=1$, a abundância é considerada proporcionalmente à frequência das espécies, resultando em um índice de diversidade no qual espécies mais comuns tenham mais peso. Já $q=2$, ou seja, abundância das espécies tendo grande importância, resulta em favorecimento às espécies mais abundantes (Jost 2006; Chao et al. 2014). Os cálculos e gráficos foram feitos utilizando-se o pacote *iNEXT*, desenvolvido com objetivo de gerar curvas de rarefação e extrapolação dos índices $q = 1, 2$ e 3 , bem como os respectivos intervalos de confiança (Hsieh et al. 2016). Para cada um dos índices calculados, o modelo GAM foi ajustado (Wood 2017), com distribuição de Poisson dos erros para a análise da riqueza de espécies ($q=0$) e gaussiana para os índices $q=1$ e 2 para testar a influência dos fatores climáticos, da quantidade de animais na Fazenda, dos anos e da abundância das espécies exóticas. Também foi utilizado o mesmo modelo considerando os índices, para apenas espécies de hábito residente e escavador. A abundância das espécies exóticas foi sempre utilizada como variável explicatória em todos os modelos testados, exceto quando foram utilizadas no cálculo dos índices de diversidade. O ajuste do modelo foi verificado através do *half-normal plot*, utilizando-se o pacote *hnp* (Demétrio et al. 2014). A média anual dos fatores climáticos

temperatura média, mínima e máxima do ar (°C), precipitação (mm) e umidade relativa do ar (%) foi calculada e usada na análise. A quantidade anual de gado foi utilizada como variável explicatória, sendo uma maneira indireta de avaliar a disponibilidade de recurso. A variável tempo, na escala anos, também foi testada. Abundância das espécies exóticas *D. gazella* e *L. pseudolivinus*, bem como ano, foram suavizadas com uma função *spline* (s) no modelo GAM. As análises foram aplicadas para os seguintes casos de variáveis respostas: total anual de (1) todas espécies, ou seja, nativas com exóticas; (2) de todas espécies nativas com somente *D. gazella*; (3) de todas espécies nativas com somente *L. pseudolivinus*; (4) somente espécies nativas; (5) espécies escavadoras nativas incluindo e (6) excluindo *D. gazella*; todas espécies residentes nativas incluindo (7) e excluindo (8) *L. pseudolivinus*. A abundância média das espécies exóticas foi utilizada como variável explicatória somente nos cenários em que não foram consideradas como variáveis resposta. Utilizou-se o pacote *mgcv* para análise do modelo GAM.

Turnover: essa estimativa foi feita utilizando-se metodologia descrita por Shimadzu et al. (Shimadzu et al. 2015). Esse método, derivado dos princípios de modelagem de dinâmica de populações, assume que o *turnover* da comunidade é equivalente ao efeito aditivo da taxa de crescimento populacional de cada espécie. Além disso, compartimentaliza em mudança na composição da comunidade e em seu tamanho populacional. Composição de espécies é caracterizado pelo aumento ou diminuição no número de espécies entre um ano e outro. Tamanho populacional indica mudanças na abundância da comunidade, mostrando anos em que houve aumento ou diminuição no total de indivíduos. Permite também identificar as espécies e variáveis climáticas que mais contribuíram com as mudanças observadas. O *turnover* é medido com base nos valores esperados de abundância das espécies, determinado através de modelo estatístico ajustado aos dados. Por essas características, este método apresenta maior sensibilidade à mudanças temporais comparativamente aos métodos tradicionalmente mais utilizados neste tipo de análise, índices de Jaccard and Bray-Curtis, mostrando mudanças que não podem ser facilmente indentificadas por esses métodos (Shimadzu et al. 2015). O modelo generalizado aditivo (GAM) com distribuição binomial negativa dos erros foi aqui utilizado, ajustando aos dados de abundância das 7 espécies nativas que mostraram, no capítulo anterior, a maior variação ao longo dos anos (residentes: *Nialaphodius nigrita*, *Trichillum externerpunctatum* e *Genieridium bidens*; escavadoras: *Ateuchus prox. puncticollis*, *Dichotomius bos*, *D. nisus* e *Ontherus appendiculatus*). Variáveis respostas foram as mesmas utilizadas na análise dos índices de diversidade. Todas as análises foram feitas considerando total por mês, estações do ano e por ano (dados não mostrados). Por terem apresentado o mesmo

comportamento, optou-se por analisar anualmente devido à melhor visualização e consequente interpretação dos resultados.

3.3. Resultados

Na Tabela 1 estão apresentados os valores dos índices de diversidade analisados. Os índices $q=1$ e 2 diminuíram após a invasão, em todos os cenários analisados.

Tabela 1. Valores dos índices de diversidade de Hill $q = 1$ e 2 da comunidade de besouros coprófagos comparando períodos antes (anos 1 a 4) e após (anos 5 a 26) a invasão por *D. gazella*. Espécies coprófagas coletadas em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS.

Comunidade	Período em relação à invasão por <i>D. gazella</i>			
	Antes		Depois	
	$q=1$	$q=2$	$q=1$	$q=2$
Espécies nativas	6,58	5,58	5,06	3,92
Todas espécies (nativas+exóticas)	4,11	2,5	2,32	1,78
Escavadoras nativas	3,96	3,3	2,59	1,88
Residentes nativas	2,62	2,3	2,47	2,04

Os resultados da análise de abrangência amostral mostraram que em ambos os períodos, antes e após a invasão, a representatividade amostral foi praticamente a mesma, tendo sido alcançado a assíntota rapidamente, sendo possível comparar os valores entre os períodos (Apêndice I, p. 93). A diversidade determinada por ambos índices, $q=1$ e 2 , foi significativamente maior antes do que após a invasão (Fig. 1).

A riqueza de espécies nativas apresentou tendência de aumento até o ano 5, decrescendo rapidamente após a invasão por *D. gazella* (Fig. 2A), comportamento observado pela riqueza das espécies escavadoras (Fig. 2B). Espécies residentes tiveram menor riqueza durante os anos, não tendo apresentado padrão na variação dos valores (Fig. 2C). Não houve influência de fatores climáticos nem das espécies exóticas no número de espécies, em nenhum dos cenários avaliados, somente dos anos quando avaliadas todas as espécies ($X^2=6,534$; $edf=1$; $p=0,01$) e escavadoras nativas ($X^2=5,927$; $edf=1$; $p=0,015$. Apêndice J, p. 94). Em ambos os cenários, ano influenciou negativamente na riqueza das espécies (Apêndice M, p. 97).

Figura 1. Curva de rarefação (linhas sólidas) e extrapolação (linhas tracejadas) baseadas no número de indivíduos, com intervalo de confiança de 95%, comparando equivalente ao exponencial da diversidade de Shannon ($q=1$) e equivalente ao inverso da diversidade de Simpson ($q=2$) de espécies de besouros coprófagos antes e após a invasão por *D. gazella*, de espécies coprófagas coletadas em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS. Os gráficos correspondem aos valores dos índices de diversidade para **A**: comunidade com todas as espécies (nativas, *D. gazella* e *L. pseudolivinus*); **B**: comunidade nativa de besouros coprófagos; **C**: comunidade nativa de besouros coprófagos de hábito escavador; e **D**: comunidade nativa de besouros coprófagos de hábito residente.

Figura 2. Riqueza (número de espécies) de besouros coprófagos coletados em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS. **A:** todas as espécies nativas, **B:** somente espécies de hábito escavador e **C:** somente espécies de hábito residente. Linha tracejada indica invasão por *D. gazella*.

Por serem complementares, os resultados das análises de diversidade de espécies comuns e mais abundantes, determinadas repectivamente através dos números de Hill $q=1$ e 2, são apresentados, para cada cenário, pareados na Figura 3. Os gráficos A1 e A2 correspondem às análises da comunidade atual, espécies nativas com as duas exóticas. A diversidade $q=1$ diminuiu drasticamente a partir do ano 2 até o ano 9, mantendo-se estável a partir do ano 10, porém em valores cerca de três vezes menores do que no início (Fig. 3. A1). Somente ano influenciou significativamente e de maneira não linear (Tabela 2. Apêndice M, p. 97). O índice $q=2$ mostrou forte aumento a partir da invasão (indicada pela linha cinza tracejada) até o ano 10, voltando a valores próximos ao do período anterior à entrada de *D. gazella* (Fig. 3. A2). As variáveis temperatura média (t -valor= 2,312; p -valor= 0,034) e mínima (t -valor= -3,615; p -valor= 0,002) do ar e quantidade de animais (t -valor= -2,997; p -valor= 0,008) apresentaram influência significativa, tendo a primeira afetado positivamente enquanto as demais, negativamente (Tabela 3).

A diversidade $q=1$ da comunidade nativa aumentou nos quatro anos antes da invasão, diminuindo rapidamente por três anos a partir da entrada de *D. gazella*. A partir do ano 8 houve aumento, seguido por nova diminuição (Fig. 3B1). Precipitação (t -valor= -3,006; p -valor= 0,007) e ano (F -valor= 7,252; $edf=1$; $p=0,016$) foram as variáveis significativas, ambas tendo afetado negativamente (Tabela 2). Inversamente, os valores do índice $q=2$ estavam baixos antes da invasão, aumentando drasticamente a partir dela até o ano 7, com forte queda logo após. A partir do ano 16, houve aumento, passando a ser mais elevada do que antes da invasão, entretanto com uma aparente tendência de queda (Fig. 3B2). As variáveis com influência significativa foram precipitação (t -valor= 2,719; p -valor= 0,017) que afetou positivamente, e *D. gazella* (F -valor= 8,224; $edf=3,572$; $p=0,003$), tendo afetado de maneira não linear (Apêndice M, p. 97), influenciando significativamente a diversidade $q=2$ (Tabela 3).

Os besouros coprófagos nativos de hábito escavador tiveram maior diversidade $q=1$ nos anos anteriores à invasão por *D. gazella*, com aparente tendência de aumento, tendo diminuído após a invasão durante três anos. O aumento foi observado logo após, seguido por nova diminuição, quando passou a oscilar em torno de valores menores aos do período anterior à invasão (Fig. 3C1). Os fatores abióticos que influenciaram a diversidade dessas espécies foram umidade relativa média do ar (t -valor= 3,304; p -valor= 0,004), positivamente, e precipitação (t -valor= -2,942; p -valor= 0,009) e anos (F -valor= 7,252; $edf=1$; $p=0,016$) negativamente. *Digitonthophagus gazella* influenciou negativamente conforme aumentou em abundância (F -valor= 7,663; $edf=1$; $p=0,013$; Tabela 2. Apêndice M, p. 97). A diversidade $q=2$ no período antes da invasão foi a menor entre todos anos, tendo aumentando pouco mais após, com dois anos em que há crescimento pronunciado, 6 e 18 (Fig. 3C2). Os fatores abióticos foram todos significativos, tendo UR e Tmed afetado negativamente e as demais de maneira positiva (Tabela 3). O efeito da abundância de *D. gazella* foi positivo na diversidade $q=2$ (F -valor= 10,736; $edf=1$; $p=0,004$; Tabela 3. Apêndice M, p. 97).

A comunidade de espécies nativas de hábito residente apresentou grande variação em ambos índices de diversidade ao longo dos anos, porém sem padrão definido (Fig. 3D1 e D2). A diversidade $q=1$ foi afetada, significativamente, de maneira negativa pela precipitação (t -valor= -2,174; p -valor= 0,045) e positiva pela abundância de *L. pseudolividus* (F -valor= 5,622; $edf=1$; $p=0,03$. Fig. 4E. Tabela 3). Não houve influência de nenhuma das variáveis explicatórias na variação do índice $q=2$ para as estas espécies (Tabela 4).

Os gráficos da variação dos índices $q=1$ e 2 dos demais cenários avaliados são mostrados no Apêndice N (p. 98). Os resultados da análise da influência das variáveis climáticas nesses índices são apresentados nos Apêndice K e L (p. 95 e p. 96, respectivamente).

Em relação às mudanças no *ranking* de abundância das espécies, as análises revelam que *Digitonthophagus gazella* e *Labarrus pseudolividus* foram as que apresentaram, respectivamente, as duas maiores variações. Por não ser possível observar a mudança das demais espécies quando foram acrescentadas à análise, optou-se por apresentar-se somente a figura em que avaliou-se as mudanças apenas na comunidade nativa (Fig 4). Entretanto, *rank clocks* das comunidades espécies nativas de hábito escavador e residentes são apresentadas no Apêndice O (p. 99).

Houve significativa mudança no *ranking* das espécies no período antes e após invasão de *D. gazella* (ano 4). *Dichotomius nisus* e *Ontherus appendiculatus* (escavadoras), e *Trichillum externepunctatum* (residente) eram as espécies dominantes até a invasão ocorrer, tornando-se menos abundantes a cada ano após o processo de invasão. *Dichotomius bos* (escavadora) e

Genieridium bidens (residente) passaram a ser as espécies dominantes nos primeiros anos após invasão (Fig. 4A).

Figura 3. Números de Hill $q=1$ e 2 (à esquerda e direita, respectivamente), equivalente ao exponencial do índice de diversidade de Shannon e ao inverso da concentração de Simpson, da (A) comunidade de besouros coprófagos atual (espécies nativas mais exóticas), (B) comunidade de espécies nativas, (C) comunidade nativa de espécies de hábito escavador, e (D) comunidade nativa de espécies de hábito residente. Espécies coletadas em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS. Linha tracejada indica invasão por *D. gazella*.

Tabela 2. Resultado da análise da influência de fatores ambientais na variação do número de Hill $q=1$, equivalente ao exponencial da diversidade de Shannon, avaliado para comunidade com todas as espécies (nativas com exóticas), de espécies nativas, de espécies nativas escavadoras e residentes. Variáveis com influência significativa a 5% de probabilidade destacadas em negrito. Espécies coletadas em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS.

Número de Hill $q=1$									
Comunidade	Coef. Paramétrico	Estimado ($\pm$ EP)	t-valor	p-valor	Smoother (s)	edf	F-valor	p-valor	DE (%)
<i>Todas espécies (nativas+ exóticas)</i>	Intercepto	2,71 $\pm$ 0,11	23,38	<0,001		3,542	5,367	0,013	83,6
	Tmédia	-0,13 $\pm$ 0,41	-0,32	0,753					
	Tmínima	-0,47 $\pm$ 0,45	-1,04	0,314					
	Tmáxima	0,24 $\pm$ 0,25	0,951	0,356					
	UR	-0,23 $\pm$ 0,25	-0,89	0,387					
	Precipitação	-0,51 $\pm$ 0,29	-1,792	0,093					
	q.Gado	0,14 $\pm$ 0,20	0,7	0,494					
<i>Espécies coprófagas nativas</i>	Intercepto	4,43 $\pm$ 0,14	31,19	<0,001		1	7,252	0,016	65,5
	Tmédia	0,10 $\pm$ 0,43	0,231	0,82					
	Tmínima	-0,86 $\pm$ 0,42	-2,065	0,055					
	Tmáxima	0,04 $\pm$ 0,32	0,121	0,905					
	UR	0,44 $\pm$ 0,22	1,992	0,064					
	Precipitação	-0,70 $\pm$ 0,23	-3,068	0,007					
	q.Gado	-0,27 $\pm$ 0,22	-1,227	0,238					
<i>Espécies coprófagas nativas escavadoras</i>	Intercepto	2,69 $\pm$ 0,08	31,29	<0,001		1	7,601	0,014	73,6
	Tmédia	0,32 $\pm$ 0,26	1,238	0,234					
	Tmínima	-0,51 $\pm$ 0,25	-2,014	0,061					
	Tmáxima	-0,09 $\pm$ 0,19	-0,455	0,655					
	UR	0,45 $\pm$ 0,13	3,304	0,004					
	Precipitação	-0,41 $\pm$ 0,14	-2,942	0,009					
	q.Gado	-0,02 $\pm$ 0,13	-0,145	0,887					
<i>Espécies coprófagas nativas residentes</i>	Intercepto	2,18 $\pm$ 0,09	22,84	<0,001		1	1,96	0,18	45,3
	Tmédia	-0,16 $\pm$ 0,29	-0,565	0,579					
	Tmínima	-0,32 $\pm$ 0,28	-1,158	0,264					
	Tmáxima	0,30 $\pm$ 0,22	1,393	0,182					
	UR	0,13 $\pm$ 0,18	0,855	0,405					
	Precipitação	-0,33 $\pm$ 0,15	-2,174	0,045					
	q.Gado	-0,01 $\pm$ 0,15	-0,075	0,941					
					Ano	1	1,96	0,18	
					<i>D. gazella</i>	1	0,003	0,959	
					<i>L. pseudolividus</i>	1	5,622	0,03	

*Tmédia, Tmínima e Tmáxima= respectivas temperaturas do ar (°C). UR= umidade relativa do ar (%). Precipitação (mm). q.Gado (média anual de bovinos na área amostrada). *D. gazella* e *L. pseudolividus*= respectivas abundâncias destas espécies. DE=deviance explained (correspondente à porcentagem da variância dos dados explicada pelo modelo).

Tabela 3. Resultado da análise da influência de fatores ambientais na variação do número de Hill $q=2$, equivalente ao inverso da concentração de Simpson, avaliado para comunidade com todas as espécies (nativas com exóticas), de espécies nativas, de espécies nativas escavadoras e residentes. Variáveis com influência significativa a 5% de probabilidade destacadas em negrito. Espécies coprófagas coletadas em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS.

Número de Hill $q=2$									
Comunidade	Coef. Paramétrico	Estimado ($\pm$ EP)	t-valor	p-valor	Smoother (s)	edf	F-valor	p-valor	DE (%)
Todas espécies (nativas+ exóticas)	Intercepto	2,92 $\pm$ 0,18	15,99	<0,001		2,805	3,1	0,061	83,5
	Tmédia	1,35 $\pm$ 0,58	2,312	0,034					
	Tmínima	0,58 $\pm$ 0,66	0,884	0,389					
	Tmáxima	-1,41 $\pm$ 0,39	-3,615	0,002					
	UR	0,51 $\pm$ 0,37	1,359	0,192					
	Precipitação	-0,14 $\pm$ 0,41	-0,348	0,732					
	q.Gado	-0,87 $\pm$ 0,29	-2,997	0,008					
Espécies coprófagas nativas	Intercepto	1,48 $\pm$ 0,02	70,92	<0,001		1	2,153	0,165	85,6
	Tmédia	0,09 $\pm$ 0,09	1,077	0,3					
	Tmínima	0,06 $\pm$ 0,08	0,751	0,466					
	Tmáxima	-0,008 $\pm$ 0,05	-0,146	0,886					
	UR	-0,07 $\pm$ 0,04	-1,735	0,106					
	Precipitação	0,09 $\pm$ 0,03	2,719	0,017					
	q.Gado	0,01 $\pm$ 0,04	0,305	0,765					
Espécies coprófagas nativas escavadoras	Intercepto	2,27 $\pm$ 0,12	18,1	<0,001		1	1,168	0,296	69
	Tmédia	-0,87 $\pm$ 0,38	-2,289	0,036					
	Tmínima	0,98 $\pm$ 0,37	2,652	0,017					
	Tmáxima	0,687 $\pm$ 0,29	2,391	0,029					
	UR	-0,52 $\pm$ 0,20	-2,616	0,019					
	Precipitação	0,49 $\pm$ 0,20	2,41	0,028					
	q.Gado	-0,14 $\pm$ 0,20	-0,729	0,476					
Espécies coprófagas nativas residentes	Intercepto	2,99 $\pm$ 0,42	7,064	<0,001		1	2,308	0,148	32,3
	Tmédia	1,36 $\pm$ 1,28	1,065	0,303					
	Tmínima	0,87 $\pm$ 1,24	0,701	0,494					
	Tmáxima	-1,46 $\pm$ 0,97	-1,506	0,152					
	UR	-0,53 $\pm$ 0,66	-0,793	0,44					
	Precipitação	0,83 $\pm$ 0,68	1,215	0,242					
	q.Gado	0,13 $\pm$ 0,67	0,202	0,843					
					Ano	1	2,308	0,148	
					<i>D. gazella</i>	1	0,534	0,476	
					<i>L. pseudolividus</i>	1,517	1,465	0,244	

*Tmédia, Tmínima e Tmáxima= respectivas temperaturas do ar (°C). UR= umidade relativa do ar (%). Precipitação (mm). q.Gado (média anual de bovinos na área amostrada). *D. gazella* e *L. pseudolividus*= respectivas abundâncias destas espécies DE=deviance explained (correspondente à porcentagem da variância dos dados explicada pelo modelo)

A variação média no *ranking* de abundância de todas as espécies coprófagas foi evidenciada a partir da invasão tanto das espécies escavadoras quanto residentes. Em ambas comunidades, após a invasão, as espécies mais abundantes passaram a ser aquelas que eram menos abundantes antes da invasão, por exemplo, *D. bos* e *Genieridium bidens* (Fig. 4A). A quantificação dessas mudanças, realizadas pelo *mean rank shift (MRS)*, indica que havia tendência de aumento na taxa de mudança antes da invasão (anos 1 a 4). Com a entrada de *D. gazella*, a partir do ano 5 houve diminuição na quantide de mudanças médias ocorridas, mantendo média mais baixa até o ano 17, quando aumentou novamente, seguido por novo decréscimo a partir do ano 23 (Fig. 4B). O *MRS* foi similar entre as espécies escavadoras e residentes, com diferença de que elas apresentaram menor taxa de variação e, entre os anos 7 a 11, aumento contínuo (Apêndice P, p. 100).

Figura 4. (A) *Rank clock* da abundância das 7 espécies coprófagas nativas dominantes e (B) Média de mudanças (MRS) de todas as espécies coprófagas nativas coletadas em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS.

O *turnover* foi avaliado em oito cenários distintos, gerando 24 gráficos com os respectivos resultados das análises de *turnover* e taxa de contribuição das espécies e variáveis explicatórias. Devido à grande quantidade de resultados optou-se, para melhor compreensão da resposta da comunidade à invasão por *D. gazella* na presença de outra espécie exótica, *L. pseudolivinus*, por se apresentar os resultados de quatro cenários que descrevem melhor os resultados e alinham-se aos objetivos: comunidade atual (espécies nativas e exóticas), somente espécies nativas, somente espécies nativas escavadoras e somente espécies nativas residentes. As figuras resultantes das demais análises encontram-se no Apêndice Q (p. 101).

Como consequência de imigrações e extinção de espécies, crescimento populacional, sazonalidade, entre outros fatores, comunidades apresentam grandes variações na composição de espécies ao longo do tempo, com espécies aumentando e outras diminuindo em abundância (Loreau 2008; Magurran 2008; Magurran and Henderson 2010; Dornelas et al. 2013, 2014). Essas mudanças são medidas através da análise de *turnover*. Na Figura 5 estão dispostos os gráficos dos resultados da análise de *turnover* da comunidade em quatro cenários distintos: (A) comunidade atual, ou seja, todas as espécies nativas mais as duas exóticas, (B) somente as espécies nativas, (C) somente espécies nativas escavadoras e (D) somente espécies nativas residentes. A1, B1, C1 e D1 correspondem às mudanças no turnover (D) e seus componentes, composição (D₁) e tamanho (D₂) da comunidade. A2, B2, C2 e D2 ilustram a contribuição de cada espécie nas mudanças observadas, enquanto A3, B3, C3 e D3 a contribuição das variáveis explicatórias utilizadas nas análises. Na Fig. 5A1 (espécies nativas e exóticas), observa-se que

o *turnover* (linha vermelha) manteve-se relativamente estável no período anterior à invasão por *D. gazella*, entretanto, a partir do primeiro ano após a invasão (indicado pelo ponto preto nas figuras), ocorreu grande aumento no tamanho da comunidade e forte diminuição em sua composição, com tendência de estabilização a partir do ano 10, em valores distintos do período pré-invasão. As espécies que mais contribuíram com as mudanças foram, respectivamente, *L. pseudolividus* (residente exótica), *T. externepunctatum* (residente nativa) e a escavadora nativa *O. appendiculatus* (Fig. 5A2). Temperaturas do ar foram mais importantes até o ano 10, a partir de quando ano e precipitação passaram a ser as variáveis com maior influência no *turnover* (Fig. 5A3).

Avaliando os resultados somente das espécies nativas observa-se resposta completamente diferente. O *turnover* e a composição de espécies, assim como o tamanho da comunidade vêm diminuindo constantemente desde a invasão (Fig. 5B1). As espécies que mais contribuíram foram as escavadoras *O. appendiculatus* e *D. nisus*, e a residente *T. externepunctatum* (Fig. 5B2). Ano foi novamente a variável que mais contribuiu com as mudanças e as temperaturas do ar exerceram maior influência até o décimo ano, assim como *D. gazella*, que impactou a comunidade desde logo após sua invasão até o ano 10, sendo mais intensamente nos dois primeiros anos a partir da invasão (Fig. 5B3). Os resultados das análises por grupos funcionais permitem melhor interpretação das mudanças ocorridas.

A comunidade escavadora nativa foi a que sofreu mais intensamente com a invasão. Até a entrada de *D. gazella*, a comunidade mostrava-se estável (Fig. 5C1). A partir de um ano após a invasão (ano 5), todos os indicadores diminuíram, e somente a composição de espécies (D1, linha azul) aparenta alguma tendência de estabilidade; *turnover* e tamanho populacional vêm decrescendo fortemente, com acentuação dessa tendência a partir do ano 20 (Fig. 5C1). *Ontherus appendiculatus* e *D. nisus* foram, respectivamente, as espécies mais impactadas (Fig. 5C2) e ano a variável abiótica mais importante (Fig. 5C3). Novamente, a influência de *D. gazella* restringiu-se a cerca de dois a três anos após a invasão (Fig. 5C3).

Antes da invasão por *D. gazella*, a comunidade de espécies residentes nativa apresentava tendência de aumento do *turnover* e tamanho populacional e composição de espécies constantes. A partir da invasão, houve queda de todos eles até o ano 15, quando há recuperação da comunidade, porém em valores abaixo dos quatro primeiros anos (Fig. 5D1). *Genieridium bidens* até o ano 7, e *T. externepunctatum* desde então foram as espécies com a maior contribuição para as mudanças (Fig. 5D2). Estas espécies foram mais fortemente afetadas pelas temperaturas do ar, bem como por ambas espécies exóticas em comparação com as escavadoras (Fig. 5D3).

Figura 5. Turnover da comunidade de besouros coprófagos coletados em armadilha luminosa, em área de pastagem de *Urochloa decumbens*, em Selvíria/MS, de novembro de 1989 a novembro de 2015. Letras no canto superior esquerdo indicam os diferentes cenários avaliados: **A**, comunidade atual, ou seja, espécies nativas e exóticas; **B**, somente espécies nativas; **C**, somente espécies nativas escavadoras; e **D**, somente espécies nativas residentes. Cada ano é comparado em relação ao ano 1 (1989-1990). Gráficos na vertical correspondem à (1) medida do turnover (D, linha vermelha) e às mudanças de cada um de seus componentes, composição (D₁, linha azul) e tamanho da comunidade (D₂, linha verde); (2) contribuição de cada espécie analisada no turnover observado; e (3) contribuição de cada variável explicatória utilizada (médias das temperaturas máxima, mínima e média do ar (°C); umidade relativa do ar (%); Anos; número médio de animais por ano na fazenda; e total anual de *L. pseudolividus* e *D. gazella*, utilizadas como variáveis explicatórias sempre que não consideradas como variáveis resposta). Invasão por *D. gazella* indicada por ♦.

3.4. Discussão

Os resultados indicam grandes mudanças na comunidade nativa em decorrência da invasão por *Digitonthophagus gazella*, assim como forte influência de *Labarrus pseudolivinus* na configuração da comunidade atual. Diversidade e *turnover* de espécies foram fortemente impactados, diminuindo significativamente em relação ao período antes da invasão. As análises de *turnover* realizadas possibilitaram visualizar mudanças não observadas anteriormente. Antes da invasão a comunidade sugeria maior estabilidade, mas mostrou-se completamente diferente após a chegada de *D. gazella*. Mesmo tendo sido afetada significativamente durante apenas quatro anos pela espécie invasora, a comunidade nativa não mostra sinais de recuperação, com espécies de hábito escavador diminuindo em tamanho populacional e *turnover*, enquanto as de hábito residente tenderam mais à estabilização, mas em valores abaixo daqueles anteriores à invasão. As análises mostram uma comunidade completamente diferente daquela nativa após a invasão, dominada por duas espécies exóticas, responsáveis pelo aumento populacional e diminuição da composição de espécies. De acordo com os resultados obtidos, tem-se que a invasão por *D. gazella* e a contínua presença de *L. pseudolivinus* modificaram a comunidade nativa de maneira que não há sinais de recomposição da estrutura da mesma antes de a invasão ocorrer. Como esperado, variáveis climáticas afetaram as mudanças observadas ao longo dos anos, porém, a partir da entrada de *D. gazella* todas essas variáveis passaram a ter menor influência comparativamente aos anos anteriores à invasão (Fig 5). Aparentemente, este é o primeiro estudo avaliando impactos de invasão biológica capaz de comprovar que as mudanças foram causadas pela nova interação das espécies nativas com espécies exóticas.

A diminuição da diversidade e abundância da comunidade nativa observadas com a invasão de *D. gazella* é um dos impactos mais comuns causados por espécies exóticas de insetos (Kenis et al. 2009; LeBrun et al. 2013; Garnas et al. 2014; Bahlai et al. 2015; McGeoch et al. 2015). Entretanto, muitos destes, mesmo aqueles mais bem estudados, como *Harmonia axyridis*, ainda necessitam de séries temporais longas, com metodologia bem definida, amostrando desde antes da invasão até anos após o estabelecimento da espécie exótica para o completo entendimento da resposta (Strayer et al. 2006; Kenis et al. 2009; Roy et al. 2016). Somente devido a estas características foi possível observar que *D. gazella* afetou a comunidade significativamente por apenas três a quatro anos. Entretanto, o distúrbio acarretou mudanças, das quais a comunidade não foi capaz de se recuperar mesmo passados 22 anos da invasão. Amostragens que tivessem sido iniciadas poucos anos após a entrada de *D. gazella* teriam

mostrado uma comunidade estável, uma vez que índices de diversidade se estabilizaram passado os quatro primeiros anos da invasão (Fig 3). Também a composição de espécies, avaliada pelo *ranking* de abundância não teria indicado diferenças significativas (Fig. 4). Como observado em outros trabalhos, e claramente mostrado neste, a influência de espécies exóticas em comunidades nativas não parecem acontecer de maneira linear e direta (Yokomizo et al. 2009; Thiele et al. 2010; Elgersma and Ehrenfeld 2011; Kornis et al. 2014; Jackson et al. 2015).

A invasão por *D. gazella* alterou não somente a diversidade e a abundância da comunidade nativa, mas também toda a tendência esperada para estas espécies. Áreas de pastagens são colonizadas por besouros coprófagos adaptados às condições climáticas adversas desses locais (Howden and Scholtz 1986; Klein 1989; Halffter et al. 1992). Em trabalhos realizados em pastagens em regiões de clima temperado, foi observado que uma vez estabelecida essas áreas, cerca de 50% das espécies coprófagas as colonizam em até 10 anos, sendo esperado aumento da riqueza de espécies escavadoras e endocoprídeas quanto maior o tempo de pastagem (Imura et al. 2014; Buse et al. 2015). Resultados semelhantes foram encontrados em áreas de pastagens da Amazônia, onde após uma década, reamostragens mostraram que a composição das espécies não mostrou diferenças significativas com os anos, sendo caracterizada por praticamente as mesmas poucas espécies de grande abundância, e várias menos abundantes (Quintero and Roslin 2005; Quintero and Halffter 2009). Neste trabalho, a riqueza de espécies de comunidades nativas e de de hábito escavadora apresentavam aparente tendência de aumento até um ano após a invasão, diminuindo significativamente após o evento (Fig 2). Ano foi a única variável explicatória significativa, porém contrário ao esperado, teve influência negativa (Apêndice M, p. 97). Assim, apesar de não significativo, parece razoável supor que *D. gazella* tenha influenciado na diminuição da riqueza de espécies. Já na diversidade e, principalmente sobre o *turnover*, o impacto foi significativo e contrário ao esperado em uma comunidade natural sem perturbação, com todos os índices medidos tendo diminuído significativamente após a invasão. Outra mudança importante foi na estrutura da comunidade. A partir da invasão de *D. gazella*, a composição das espécies da comunidade mudou drasticamente, com espécies mais abundantes antes passando a exibir menor abundância, e vice-versa (Fig. 3) Apesar do grande número de trabalhos mostrando a queda dos valores destes índices em decorrência de invasão biológica (Kenis et al. 2009; Strayer et al. 2011; Jackson et al. 2015; Roy et al. 2016), o presente estudo é o primeiro a comprovar que essas mudanças foram ocasionadas pela espécie invasora, bem como a mostrar que a espécie invasora inverteu, de maneira negativa, a dinâmica e estrutura natural de uma comunidade nativa.

O *turnover* temporal costuma ser extremamente elevado localmente, porém sem influenciar de fato a extinção ou diminuição de espécies, inclusive com resultados indicando até mesmo o aumento na riqueza (Dornelas et al. 2014). A comunidade nativa mostrava-se constante em relação a esta característica antes da invasão (Fig. 5). Entretanto, logo nos primeiros anos na presença de *D. gazella* a dinâmica foi modificada, e o *turnover* passou a ser majoritariamente negativo. Mais importante, somente observa-se tendência positiva ou estabilidade quando ambas espécies exóticas estão presentes, mostrando que elas passaram a dominar a dinâmica da comunidade (Apêndice Q, p. 101).

Os resultados encontrados aqui contribuem para fortalecer a hipótese, levantada no Capítulo 1, de que competição é o mecanismo provável pelo qual *D. gazella* impactou a comunidade nativa. De todas as espécies, independentemente do hábito de nidificação, as que mostraram a maior influência negativa no *turnover* foram aquelas com período de atividade coincidente com o de *D. gazella*. *Dichotomius bos*, espécie escavadora que tem atividade após o pico desta espécie exótica passou a ser a espécie nativa mais abundante, provavelmente como consequência da menor competição com *D. gazella*, mas também por diminuição da competição interespecífica com as demais nativas, uma vez que estas diminuíram em abundância após a invasão (Flehtmann et al. 1995a, b).

Nossos resultados corroboram conclusões de outros trabalhos sobre a necessidade de aplicação de indicadores além de diversidade para a correta avaliação de impactos em comunidades (Mac Nally 2007; Collins et al. 2008; Magurran and Henderson 2010). Avaliando-se apenas os resultados da variação dos índices de diversidade, o impacto da invasão por *D. gazella* teria ocorrido por período curto, com a comunidade se recuperando logo em seguida (Fig. 3). Entretanto, as análises de *ranking* de abundância, MRS e *turnover* mostraram claramente que apesar de rápida, a influência da invasão afetou significativamente a comunidade.

Os possíveis impactos de invasões biológicas em funções ecossistêmicas vêm ganhando cada vez mais atenção e sendo cada vez mais necessários (Simberloff 2014; Vilà and Hulme 2017). Besouros coprófagos são de grande importância para o ecossistema por promoverem a ciclagem de nutrientes e, em casos como áreas de pastagem, contribuírem para o controle de parasitos dos animais (Halffter and Matthews 1966; Hanski and Cambefort 1991; Nichols et al. 2008). Apesar de não ter sido avaliado diretamente neste trabalho, baseando-se na literatura, podemos apontar para um possível grande impacto negativo da função ecossistêmica da comunidade nativa em consequência da invasão por *D. gazella*. Áreas de pastagem apresentam, naturalmente, baixa diversidade de espécies coprófagas quando comparadas com

áreas de mata, com domínio de algumas espécies muito abundantes e várias espécies infrequentes (Klein 1989; Halffter et al. 1992). Este cenário é ainda mais acentuado naquelas formadas por espécie forrageira exótica como *Urochloa debumbens*, caso da área de estudo. Nestas pastagens praticamente inexistem espécies de hábito rolator, sendo as escavadoras as responsáveis pela remoção dos recursos (Almeida and Louzada 2009; Almeida et al. 2011; Correa et al. 2016). Na área de estudo, a importância destas espécies, bem como correlação negativa das residentes na quantidade de massas fecais incorporadas ao solo, foi mostrada experimentalmente (Flechtmann et al. 1995a). Desse modo, o fato de que espécies escavadoras vem diminuindo seu tamanho populacional, apresentam *turnover* negativo e composição de espécies menor do que a anterior à invasão, sugere fortemente que a incorporação de massas fecais pode estar sofrendo diminuição em decorrência da invasão.

Adicionalmente, para que os serviços ecossistêmicos sejam mantidos em uma comunidade, o *turnover* das espécies tem que ocorrer de maneira assíncrona, ou seja, aquelas que diminuem em abundância são compensadas pelo aumento de outras espécies, porém com função similar (Srivastava and Vellend 2005; Loreau 2010), o que não vem ocorrendo com a comunidade nativa desde a invasão. Espécies escavadoras vem apresentando *turnover* negativo e, apesar de residentes estarem indicando tendência ao equilíbrio, não promovem os serviços ecossistêmicos. Essa compensação entre espécies pode acontecer em comunidades mais diversas, onde o *turnover* é mais intenso, pois há maior taxa de compensações por espécies equivalentes (Doak et al. 1998; Tilman et al. 1998; Yachi and Loreau 1999). Finalmente, a remoção e incorporação das massas fecais ao solo poderia ocorrer caso *D. gazella* compensasse seus impactos mantendo alta abundância. Entretanto, como mostrado no Capítulo 1, a população dessa espécie vem diminuindo anualmente desde o sétimo ano após a invasão.

Este trabalho tem a limitação de ter sido realizado a partir de uma armadilha em um local. Entretanto, devido ao fato de se tratar de projeto de longa duração (1356 semanas), à regularidade e padronização das coletas (mesma armadilha), este estudo permite determinar com precisão a resposta de uma comunidade nativa à uma invasão biológica, bem como comprovar que as mudanças observadas foram causadas pela espécie exótica.

Referências

- Allen CR, Birge HE, Slater J, Wiggers E (2016) The invasive ant, *Solenopsis invicta*, reduces herpetofauna richness and abundance. *Biol Invasions* 19:1–10. doi: 10.1007/s10530-016-1343-7

- Almeida S, Louzada J, Sperber C, Barlow J (2011) Subtle land-use change and tropical biodiversity: dung beetle communities in Cerrado grasslands and exotic pastures. *Biotropica* 43:704–710. doi: 10.1111/j.1744-7429.2011.00751.x
- Almeida SDSP De, Louzada JNC (2009) Estrutura da Comunidade de Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) em Fitofisionomias do Cerrado e sua Importância para a Conservação. *Neotrop Entomol* 38:32–43. doi: 10.1590/S1519-566X2009000100003
- Alvarez Bohle MC, Damborsky MP, Bar ME, Ocampo FC (2009) Records and distribution of the Afro Asian species *Digitonthophagus gazella* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in Argentina. *Rev la Soc Entomol Argentina* 68:373–376.
- Bahlai CA, Werf W Vander, O’Neal M, et al (2015) Shifts in dynamic regime of an invasive lady beetle are linked to the invasion and insecticidal management of its prey. *Ecol Appl* 25:1807–1818. doi: 10.1002/eap.1345
- Barbero E, Lopez-Guerrero Y (1992) Some considerations on the dispersal power of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) in the New World (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Trop Zool* 5:115–120.
- Bellard C, Jeschke JM (2016) A spatial mismatch between invader impacts and research publications. *Conserv Biol* 30:230–232. doi: 10.1111/cobi.12611
- Bianchin I, Honer MR, Gomes A (1992) Controle integrado da mosca-dos-chifres na região Centro-Oeste. *A Hora Vet* 11:43–46.
- Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, et al (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol* 26:333–339. doi: 10.1016/j.tree.2011.03.023
- Blossey BB (1999) Before, during and after: the need for long-term monitoring in invasive plant species management. *Biol Invasions* 1:301–311. doi: 10.1023/a:1010084724526
- Blume RR, Aga A (1978) *Onthophagus gazella* F: progress of experimental release in south Texas. *Folia Entomológica Mex* 39–40:190–191.
- Blume RR, Aga A (1975) *Onthophagus gazella*: mass rearing and laboratory biology. *Environ Entomol* 4:735–736.
- Borcard D, Gillet F, Legendre P (2011) *Numerical Ecology with R*, 1st edn. Springer-Verlag New York, New York
- Bordat P (2016) Le genre *Labarrus* Mulsant & Rey, 1870, dans la région afrotropicale (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Cathar La Rev* 13:19–40.
- Bornemissza GF (1970) Insectary studies on the control of dung breeding flies by the activity of the dung beetle, *Onthophagus gazella* F. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Aust J Entomol* 9:31–41. doi: 10.1111/j.1440-6055.1970.tb00767.x

- Bornemissza GF (1979) The Australian Dung Beetle Research Unit in Pretoria. *S Afr J Sci* 75:257–260.
- Bornemissza GF (1960) Could dung eating insects improve our pastures? *Jour Aust Inst Agric Sci* 26:54–56.
- Buse J, Šlachta M, Sladecek FXJ, et al (2015) Relative importance of pasture size and grazing continuity for the long-term conservation of European dung beetles. *Biol Conserv* 187:112–119. doi: 10.1016/j.biocon.2015.04.011
- Butchart SHM, Walpole M, Collen B, et al (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* (80-) 328:1164–1168. doi: 10.1126/science.1187512
- Cambefort Y (1984) Étude écologique des coléoptères Scarabaeidae de Côte d'Ivoire.
- Carlsson NOL, Jeschke JM, Holmqvist N, Kindberg J (2010) Long-term data on invaders: When the fox is away, the mink will play. *Biol Invasions* 12:633–641. doi: 10.1007/s10530-009-9470-z
- Carthey AJR, Banks PB (2016) Naivet?? is not forever: responses of a vulnerable native rodent to its long term alien predators. *Oikos* 125:918–926. doi: 10.1111/oik.02723
- Chao A, Simon-Freeman R, Grether G (2013) Patterns of Niche Partitioning and Alternative Reproductive Strategies in an East African Dung Beetle Assemblage. *J Insect Behav* 26:525–539. doi: 10.1007/s10905-012-9364-2
- Chao AN, Chiu C-HH, Jost L (2014) Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers. *Annu Rev Ecol Evol Syst* Vol 45 45:297–324. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540
- Collins SL, Suding KN, Cleland EE, et al (2008) Rank clocks and plant community dynamics. *Ecology* 89:3534–3541. doi: 10.1890/07-1646.1
- Correa CM de A, Puker A, Ferreira KR, et al (2016) Using dung beetles to evaluate the conversion effects from native to introduced pasture in the Brazilian Pantanal. *J Insect Conserv* 20:447–456. doi: 10.1007/s10841-016-9877-7
- Crawley MJ, Kornberg H, Lawton JH, et al (1986) The Population Biology of Invaders [and Discussion]. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 314:711–731. doi: 10.1098/rstb.1986.0082
- Crooks JA (2005) Lag times and exotic species: the ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Ecoscience* 12:316–329. doi: 10.2980/11195-6860-12-3-316.1
- de Clercq P, Mason PG, Babendreier D (2011) Benefits and risks of exotic biological control agents. *BioControl* 56:681–698. doi: 10.1007/s10526-011-9372-8
- de Oca EM, Halffter G (1995) Daily and seasonal activities of a guild of the coprophagous,

- burrowing beetle (Coleoptera Scarabaeidae Scarabaeinae) in tropical grassland. *Trop Zool* 8:159–180. doi: 10.1080/03946975.1995.10539277
- de Oca EM, Halffter G (1998) Invasion of Mexico by two dung beetles previously introduced into the United States. *Stud Neotrop Fauna Environ* 33:37–45. doi: 10.1076/snfe.33.1.37.2174
- DeBach P (1966) The competitive displacement and coexistence principles. *Annu Rev Entomol* 11:183–212. doi: 10.1146/annurev.en.11.010166.001151
- Demétrio CGB, Hinde J, Moral RA (2014) Models for Overdispersed Data in Entomology. In: *Ecological Modelling Applied to Entomology*. Springer International Publishing, Cham, pp 219–259
- Desurmont GA, Harvey J, Van Dam NM, et al (2014) Alien interference: Disruption of infochemical networks by invasive insect herbivores. *Plant, Cell Environ* 37:1854–1865. doi: 10.1111/pce.12333
- Doak DF, Bigger D, Harding EK, et al (1998) The Statistical Inevitability of Stability-Diversity Relationships in Community Ecology. *Am Nat* 151:264–276. doi: 10.1086/286117
- Dornelas M, Gotelli NJ, McGill B, et al (2014) Assemblage Time Series Reveal Biodiversity Change but Not Systematic Loss. *Science* (80-) 344:296–9. doi: 10.1126/science.1248484
- Dornelas M, Magurran AE, Buckland ST, et al (2013) Quantifying temporal change in biodiversity: challenges and opportunities. *Proc R Soc Biol Sci* 280:1–10. doi: 10.1098/rspb.2012.1931
- Drake JM (2004) Allee effects and the risk of biological invasion. *Risk Anal* 24:795–802. doi: 10.1111/j.0272-4332.2004.00479.x
- Duncan RP (2016) How propagule size and environmental suitability jointly determine establishment success: a test using dung beetle introductions. *Biol Invasions* 18:985–996. doi: 10.1007/s10530-016-1083-8
- Elgersma KJ, Ehrenfeld JG (2011) Linear and non-linear impacts of a non-native plant invasion on soil microbial community structure and function. *Biol Invasions* 13:757–768. doi: 10.1007/s10530-010-9866-9
- Flehtmann CAH, Rodrigues SR, do Couto HTZ (1995a) Controle biológico da mosca-dos-chifres (*Haematobia irritans irritans*) em Selvíria, Mato Grosso do Sul. 2. Ação de insetos fimícolas em massas fecais no campo. *Rev Bras Entomol* 39:237–247.
- Flehtmann CAH, Rodrigues SR, Gaspareto CL (1995b) Controle biológico da mosca-dos-chifres (*Haematobia irritans irritans*) em Selvíria, Mato Grosso do Sul. 6. Outros insetos fimícolas. *Rev Bras Entomol* 39:287–296.

- Florens FBV, Baider C, Seegoolam NB, et al (2016) Long-term declines of native trees in an oceanic island's tropical forests invaded by alien plants. *Appl Veg Sci* 20:1–12. doi: 10.1111/avsc.12273
- Garnas J, Groden E, Drummond FA (2014) Mechanisms of Competitive Displacement of Native Ant Fauna by Invading *Myrmica rubra* (Hymenoptera: Formicidae) Populations. *Environ Entomol* 43:1496–1506. doi: 10.1603/en14079
- Génier F, Moretto P (2017) *Digitonthophagus Balthasar, 1959*: taxonomy, systematics, and morphological phylogeny of the genus revealing an African species complex (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Zootaxa* 4248:110. doi: 10.11646/zootaxa.4248.1.1
- Gruntman M, Segev U, Glauser G, Tielbörger K (2016) Evolution of plant defences along an invasion chronosequence: Defence is lost due to enemy release - but not forever. *J Ecol* 255–264. doi: 10.1111/1365-2745.12660
- Gutierrez J, Macqueen A, Brun LO (1988) Essais d'introduction de quatre espèces de bousiers Scarabaeinae en Nouvelle Calédonie et au Vanuatu. *Acta Oecologica-Oecologia Appl* 9:39–53.
- Gwinn DC, Allen MS, Bonvechio KI, et al (2016) Evaluating estimators of species richness: the importance of considering statistical error rates. *Methods Ecol Evol* 7:294–302. doi: 10.1111/2041-210X.12462
- Halfpeter G, Favila ME, Halfpeter V (1992) A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia entomológica Mex* 84:131–156.
- Halfpeter G, Matthews EG (1966) The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera. Scarabaeidae). A monograph. *Folia Entomol Mex* 12/14:1–32.
- Hallett LM, Jones SK, MacDonald AAM, et al (2016) codyn: An R package of community dynamics metrics. *Methods Ecol Evol* 7:1146–1151. doi: 10.1111/2041-210X.12569
- Hanski I, Cambefort Y (1991) *Dung Beetle Ecology*, 1st edn. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Hengeveld R (1989) *Dynamics of Biological Invasions*, 1st edn. Springer Netherlands, Dordrecht
- Hill MO (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427–432. doi: 10.2307/1934352
- Howden HF, Scholtz CH (1986) Changes in a Texas dung beetle community between 1975 and 1985 (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Coleopt Bull* 40:313–316.
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2016) iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of

- species diversity (Hill numbers). *Methods Ecol Evol* 7:1451–1456. doi: 10.1111/2041-210x.12613
- Imura O, Morimoto N, Shi K, Sasaki H (2014) Landscape diversity of pasture dung beetle communities in the central region of mainland Japan and implications for conservation management. *Biodivers Conserv* 23:597–616. doi: 10.1007/s10531-014-0619-4
- Jackson MC, Ruiz-Navarro A, Britton JR (2015) Population density modifies the ecological impacts of invasive species. *Oikos* 124:880–887. doi: 10.1111/oik.01661
- Jost L (2006) Entropy and diversity. *Oikos* 113:363–375. doi: 10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x
- Kaufman PE, Wood LA (2012) Indigenous and exotic dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae and Geotrupidae) collected in Florida cattle pastures. *Ann Entomol Soc Am* 105:225–231. doi: 10.1603/AN11121
- Kenis M, Auger-Rozenberg M-AA, Roques A, et al (2009) Ecological effects of invasive alien insects. *Biol Invasions* 11:21–45. doi: 10.1007/s10530-008-9318-y
- Klein BC (1989) Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology* 70:1715–1725. doi: 10.2307/1938106
- Koenig WD, Liebhold AM, Bonter DN, et al (2013) Effects of the emerald ash borer invasion on four species of birds. *Biol Invasions* 15:2095–2103. doi: 10.1007/s10530-013-0435-x
- Kohlmann B (1994) A preliminary study of the invasion and dispersal of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) in Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zool Mex* 61:35–42.
- Kornis MS, Carlson J, Lehrer-Brey G, Vander Zanden MJ (2014) Experimental evidence that ecological effects of an invasive fish are reduced at high densities. *Oecologia* 175:325–334. doi: 10.1007/s00442-014-2899-5
- Kottek M, Grieser J, Beck C, et al (2006) World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol Zeitschrift* 15:259–263. doi: 10.1127/0941-2948/2006/0130
- Kumschick S, Gaertner M, Vila M, et al (2015) Ecological Impacts of Alien Species: Quantification, Scope, Caveats, and Recommendations. *Bioscience* 65:55–63. doi: 10.1093/biosci/biu193
- LeBrun EG, Abbott J, Gilbert LE (2013) Imported crazy ant displaces imported fire ant, reduces and homogenizes grassland ant and arthropod assemblages. *Biol Invasions* 15:2429–2442. doi: 10.1007/s10530-013-0463-6
- Lee JM, Peng Y-S (1982) Influence of manure availability and nesting density on the progeny

- size of *Onthophagus gazella*. *Environ Entomol* 11:38–41. doi: 10.1093/ee/11.1.38
- Lee JM, Peng Y-S (1981) Influence of adult size of *Onthophagus gazella* on manure pat degradation, nest construction, and progeny size. *Environ Entomol* 10:626–630. doi: 10.1093/ee/10.5.626
- Legendre P, Legendre L (2012) *Numerical Ecology*, 3rd edn. Elsevier
- Liebholt AM, Yamanaka T, Roques A, et al (2016) Global compositional variation among native and non-native regional insect assemblages emphasizes the importance of pathways. *Biol Invasions* 18:893–905. doi: 10.1007/s10530-016-1079-4
- Loreau M (2008) Biodiversity and Ecosystem Functioning: Science (80-). doi: 10.1126/science.1064088
- Loreau M (2010) Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philos Trans R Soc B-Biological Sci* 365:49–60. doi: 10.1098/rstb.2009.0155
- Mac Nally R (2007) Use of the abundance spectrum and relative-abundance distributions to analyze assemblage change in massively altered landscapes. *Am Nat* 170:319–330. doi: 10.1086/519859
- Magurran AE (2007) Species abundance distributions over time. *Ecol Lett* 10:347–354. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01024.x
- Magurran AE (2008) Diversity Over Time. *Folia Geobot* 43:319–327. doi: 10.1007/s12224-008-9013-x
- Magurran AE, Henderson PA (2003) Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature* 422:714–716. doi: 10.1038/nature01547
- Magurran AE, Henderson PA. (2010) Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological assemblages. *Philos Trans R Soc B-Biological Sci* 365:3611–3620. doi: 10.1098/rstb.2010.0285
- Marchante H, Marchante E, Freitas H, Hoffmann JH (2015) Temporal changes in the impacts on plant communities of an invasive alien tree, *Acacia longifolia*. *Plant Ecol* 216:1481–1498. doi: 10.1007/s11258-015-0530-4
- Matioli JC, Siveira Neto S (1988) Armadilhas luminosas: funcionamento e utilização. *Bol Técnico da EPAMIG* 28:1–44.
- McCarthy JM, Hein CL, Olden JD, et al (2006) Coupling long-term studies with meta-analysis to investigate impacts of non-native crayfish on zoobenthic communities. *Freshw Biol* 51:224–235. doi: 10.1111/j.1365-2427.2005.01485.x
- McGeoch MA, Butchart SHM, Spear D, et al (2010) Global indicators of biological invasion: species numbers, biodiversity impact and policy responses. *Divers Distrib* 16:95–108. doi:

10.1111/j.1472-4642.2009.00633.x

- McGeoch MA, Lythe MJ, Henriksen M V., McGrannachan CM (2015) Environmental impact classification for alien insects: a review of mechanisms and their biodiversity outcomes. *Curr Opin Insect Sci* 12:46–53. doi: 10.1016/j.cois.2015.09.004
- Morrison LW (2002) Long-term impacts of an arthropod-community invasion by the imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ecology* 83:2337–2345. doi: 10.2307/3072064
- Nichols E, Spector S, Louzada J, et al (2008) Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biol Conserv* 141:1461–1474. doi: 10.1016/j.biocon.2008.04.011
- Noriega JA, Horgan FG, Larsen TH, Valencia G (2010) Records of an invasive dung beetle species, *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) (Coleoptera: Scarabaeidae), in Peru. *Acta Zool Mex* 26:451–456.
- Peacock L, Worner SP (2008) Biological and ecological traits that assist establishment of alien invasive insects. *New Zeal Plant Prot* 61:1–7.
- Porter SD, Savignano DA (1990) Invasion of polygine fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology* 71:2095–2106. doi: 10.2307/1938623
- Pyšek P, Richardson DM, Pergl J, et al (2008) Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *Trends Ecol Evol* 23:237–244. doi: 10.1016/j.tree.2008.02.002
- Quintero I, Halffter G (2009) Temporal changes in a community of dung beetles (Insecta: Coleoptera: Scarabaeinae) resulting from the modification and fragmentation of tropical rain forest. *Acta zoológica Mex* 25:625–649.
- Quintero I, Roslin T (2005) Rapid recovery of dung beetle communities following habitat fragmentation in Central Amazonia. *Ecology* 86:3303–3311. doi: 10.1890/04-1960
- Ramsay J, Silverman BW (2005) *Functional Data Analysis*, 2nd edn. Springer-Verlag New York
- Ridsdill-Smith TJ, Edwards PB (2011) Biological control: ecosystem functions provided by dung beetles. In: Ridsdill-Smith TJ, Simmons LW (eds) *Ecology and evolution of dung beetles*, 1st edn. Wiley-Blackwell, Oxford, pp 245–266
- Ripa SR, Rojas PS, Velasco G (1995) Releases of biological control agents of insect pests on Easter Island (Pacific Ocean). *Entomophaga* 40:427–440. doi: 10.1007/bf02373730
- Rivera C, Wolff M (2007) *Digitonthophagus gazella* (Coleoptera: Scarabaeidae): distribución en América y dos nuevos registros para Colombia. *Rev Colomb Entomol* 33:190–192.
- Roy H, Wajnberg E (2008) *From Biological Control to Invasion: the Ladybird Harmonia axyridis as a Model Species*. Springer Netherlands, Dordrecht

- Roy HE, Brown PMJ, Adriaens T, et al (2016) The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology. *Biol Invasions* 18:997–1044. doi: 10.1007/s10530-016-1077-6
- Roy S, Lavine J, Chiaromonte F, et al (2009) Multivariate statistical analyses demonstrate unique host immune responses to single and dual lentiviral infection. *PLoS One*. doi: 10.1371/journal.pone.0007359
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, et al (2001) The population biology of invasive species. *Annu Rev Ecol Syst* 32:305–332.
- Sato S, Chiba T, Hasegawa H (2012) Long-term fluctuations in mollusk populations before and after the appearance of the alien predator *Euspira fortunei* on the Tona coast, Miyagi Prefecture, northern Japan. *Fish Sci* 78:589–595. doi: 10.1007/s12562-012-0491-7
- Seebens H, Blackburn TM, Dyer E, et al (2017) No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nat Commun* 1–9. doi: 10.1038/ncomms14435
- Shimadzu H, Dornelas M, Magurran AE (2015) Measuring temporal turnover in ecological communities. *Methods Ecol Evol* 6:1384–1394. doi: 10.1111/2041-210x.12438
- Simberloff D (2013) Biological invasions: Much progress plus several controversies. *Contrib to Sci* 9:7–16. doi: 10.2436/cs.v9i1.83121
- Simberloff D (2014) Biological invasions: what's worth fighting and what can be won? *Ecol Eng* 65:112–121. doi: 10.1016/j.ecoleng.2013.08.004
- Simberloff D, Holle B Von (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol Invasions* 21–32. doi: 10.1023/a:1010086329619
- Smith ABT, Skelley PE (2007) A review of the Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) of southern South America. *Zootaxa* 1458:1–80.
- Srivastava DS, Vellend M (2005) Biodiversity-Ecosystem Function Research: Is It Relevant to Conservation? *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36:267–294. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152636
- Stork NE, McBroom J, Gely C, Hamilton AJ (2015) New approaches narrow global species estimates for beetles, insects, and terrestrial arthropods. *Proc Natl Acad Sci U S A* 112:7519–23. doi: 10.1073/pnas.1502408112
- Strayer DL (2012) Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecol Lett* 15:1199–1210. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01817.x
- Strayer DL, Cid N, Malcom HM (2011) Long-term changes in a population of an invasive bivalve and its effects. *Oecologia* 165:1063–1072. doi: 10.1007/s00442-010-1792-0
- Strayer DL, Eviner VT, Jeschke JM, Pace ML (2006) Understanding the long-term effects of

- species invasions. *Trends Ecol Evol* 21:645–651. doi: 10.1016/j.tree.2006.07.007
- Strayer DL, Malcom HM (2006) Long-term demography of a zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) population. *Freshw Biol* 51:117–130. doi: 10.1111/j.1365-2427.2005.01482.x
- Stricker KB, Hagan D, Flory SL (2015) Improving methods to evaluate the impacts of plant invasions: lessons from 40 years of research. *AoB Plants* 7:plv028-plv028. doi: 10.1093/aobpla/plv028
- Thiele J, Kollmann J, Markussen B, Otte A (2010) Impact assessment revisited: improving the theoretical basis for management of invasive alien species. *Biol Invasions* 12:2025–2035. doi: 10.1007/s10530-009-9605-2
- Thomsen MS, Wernberg T, South PM, Schiel DR (2016) To include or not to include (the invader in community analyses)? That is the question. *Biol Invasions* 18:1515–1521. doi: 10.1007/s10530-016-1102-9
- Tilman D, Lehman CL, Bristow CE (1998) Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? *Am Nat* 151:277–282. doi: 10.1086/286118
- van Lenteren JCC, Bale J, Bigler E, et al (2006) Assessing risks of releasing exotic biological control agents of arthropod pests. *Annu Rev Entomol* 51:609–634. doi: 10.1146/annurev.ento.51.110104.151129
- Venables WN, Ripley BD (2002) *Modern Applied Statistics with S*, 4th edn. Springer-Verlag New York, New York, NY
- Verdú JR, Cortez V, Ortiz AJ, et al (2015) Low doses of ivermectin cause sensory and locomotor disorders in dung beetles. *Sci Rep*. doi: 10.1038/srep13912
- Vidaurre T, Noriega JA, Julieta Ledezma M (2008) First report on the distribution of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) (Coleoptera: Scarabaeidae) in Bolivia. *Acta Zool Mex Nueva Ser* 24:217–220.
- Vilà M, Hulme PE (2017) *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services*, 1st edn. Springer International Publishing, Cham
- Wilkie EM, Bishop MJ, O'Connor WA (2013) The density and spatial arrangement of the invasive oyster *Crassostrea gigas* determines its impact on settlement of native oyster larvae. *Ecol Evol* 3:4851–4860. doi: 10.1002/ece3.872
- Wilson KA, Magnuson JJ, Lodge DM, et al (2004) A long-term rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) invasion: dispersal patterns and community change in a north temperate lake. *Can J Fish Aquat Sci* 61:2255–2266. doi: 10.1139/f04-170
- Wood SN (2017) *Generalized Additive Models: An Introduction with R*, 2nd edn. CRS Press

- Yachi S, Loreau M (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proc Natl Acad Sci U S A* 96:1463–1468. doi: 10.1073/pnas.96.4.1463
- Yelenik SG, D'Antonio CM (2013) Self-reinforcing impacts of plant invasions change over time. *Nature* 503:517–520. doi: 10.1038/nature12798
- Yokomizo H, Possingham HP, Thomas MB, Buckley YM (2009) Managing the impact of invasive species: the value of knowing the density-impact curve. *Ecol Appl* 19:376–386. doi: 10.1890/08-0442.1
- Young OP (2007) Relationships between an introduced and two native dung beetle species (Coleoptera: Scarabaeidae) in Georgia. *Southeast Nat* 6:491–504. doi: 10.1656/1528-7092(2007)6[491:RBAIAT]2.0.CO;2
- Zenni RD, Dickie IA, Wingfield MJ, et al (2016) Evolutionary dynamics of tree invasions: complementing the unified framework for biological invasions. *AoB Plants* plw085. doi: <https://doi.org/10.1093/aobpla/plw085>
- Zunino M, Barbero E (1993) Escarabajos, ganado, pastizales: algunas consideraciones deontológicas. *Folia Entomol Mex* 87:95–101.

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados encontrados mostraram que avaliação de impactos causados por espécies exóticas podem ser ainda mais complexos de se avaliarem quando se considera uma comunidade toda. Conhecimento das interações e comportamentos das espécies mostraram-se de grande importância para a correta avaliação das mudanças, pois podem afetar sobremaneira a resposta das espécies. Além disso, o efeito da espécie exótica pode estar sendo intensificado devido a resposta de outra espécie. Aparemente, a recuperação da comunidade nativa, e até mesmo a dinâmica populacional da espécie exótica *D. gazella*, pode estar sendo fortemente influenciada pela espécie *L. pseudolivinus*. Os impactos causados por *D. gazella* podem ter levado ao aumento de um comportamento pouco comum de *L. pseudolivinus* na área de estudo, o cleptoparasitismo, mas que pode no cenário pós invasão estar exercendo grande impacto na comunidade nativa. Esta possibilidade necessita de estudos para sua comprovação ou refutação.

O grande esforço amostral das coletas com armadilha luminosa possibilitou estudar os impactos de uma invasão biológica na comunidade nativa de maneira única, entretanto, há a necessidade da caracterização da comunidade local para que se possa concluir sobre as reais mudanças e possíveis mecanismos que as causaram. No caso de besouros coprófagos, isto seria conseguido através de estudos com outros tipos de armadilhas, principalmente pitfall iscadas com massas fecais bovinas. Uma vez que esses estudos existem para a área da Fazenda, o próximo passo será trabalhar com esses dados, tendo-se assim bem caracterizada a comunidade local através de método que comprova hábito alimentar coprófago das espécies, podendo então utiliza-las nas análises dos dados de armadilha luminosa para possível comprovação das mudanças.

As metodologias de análises empregadas possibilitaram observar novos aspectos que não haviam sido levantados inicialmente, como a importância de uma outra espécie exótica para na resposta da comunidade a uma invasão. Entretanto, também gerou dificuldades na análise e interpretação dos resultados, haja vista o grande número de hipóteses levantadas para cada resposta observada.

Os impactos foram mostrados, sendo necessário realização de novos estudos para melhor compreensão dos mesmos e confirmação das várias hipóteses levantadas.

APÊNDICES

APÊNDICE A. Valores de precipitação anual total (mm), médias das temperaturas média, mínima e máxima do ar (°C) registradas em Selvíria, Mato Grosso do Sul, Brasil de novembro de 1989 a novembro de 2015.

APÊNDICE B. Abundância total de diferentes espécies de besouros coprófagos coletados em armadilha luminosa, em área de pastagem, em Selvíria, Mato Grosso do Sul, de novembro de 1989 a novembro de 2015. Em negrito, ano de invasão de *D. gazella*.

Espécies	Ano (nov. 1989-nov. 2015)																										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	Total
Residentes																											
<i>Aidophus influcampervus</i> Schmidt, 1909	0	0	0	60	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	71
<i>Blackburneus furcatus</i> (Schmidt, 1909)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	5
<i>Blackburneus richteri</i> (Schmidt, 1911)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	9	4	1	0	0	0	20
<i>Blackburneus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
<i>Blackburneus thomasi</i> Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2011	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	1	7	0	0	0	0	22
<i>Gonaphodioides</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Labarrus pseudovividus</i> Balthasar, 1941	1132	579	10098	6657	4140	7650	6118	2571	2675	14896	4576	1525	1733	690	2299	13169	7863	7521	12917	28346	12387	12569	4784	2879	4656	12364	186794
<i>Nialaphodius nigrita</i> (Fabricius, 1801)	1	19	93	287	34	15	8	3	213	232	47	38	12	4	91	84	96	201	808	836	149	259	22	70	97	244	3963
<i>Trichaphodius brasiliensis</i> (Castelnau 1840)	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Trichilium externapunctatum</i> Pseudhorne de Borre, 1880	435	358	956	798	876	382	227	40	40	153	268	239	29	10	56	31	82	39	84	164	61	33	12	38	72	350	5833
<i>Genieridium bidens</i> (Balthasar, 1938)	116	265	574	613	1225	721	2678	655	305	524	734	569	41	172	354	817	865	320	258	582	174	257	576	354	383	673	14805
Escavadoras																											
<i>Ateuchus apicatus</i> (Harold, 1867)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Ateuchus nr. puncticollis</i> Harold, 1867	282	125	46	157	68	43	56	55	21	118	88	64	18	5	13	19	23	10	21	17	22	15	21	18	7	3	1335
<i>Ateuchus striatulus</i> Pseudhorne de Borre, 1886	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Ateuchus vividus</i> (Germar, 1823)	0	0	0	2	3	2	1	2	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	21
<i>Ateuchus</i> sp.	1	1	1	53	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	59
<i>Canthidium barbaceum</i> Pseudhorne de Borre, 1886	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Canthidium bokermanni</i> (Martinez, Halffter & Pereira, 1964)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Canthidium nr. megathopoides</i> Boucomont, 1928	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Canthidium nr. pinovoides</i> Balthasar, 1939	5	5	2	0	2	7	14	18	9	11	7	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	81
<i>Canthidium</i> sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Canthidium</i> sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Canthidium</i> sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Coprophanaeus cyanescens</i> Olivier, 1789	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Coprophanaeus spitzii</i> Pessoa, 1934	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	6
<i>Dichotomius bos</i> (Blanchard, 1846)	1238	77	317	265	465	2087	609	567	293	1206	929	926	574	568	899	262	871	967	569	447	540	370	368	522	70	117	16123
<i>Dichotomius carbonarius</i> Mannerheim, 1829	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Dichotomius nr. depressicollis</i> (Harold, 1867)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Dichotomius eucranoides</i> Pereira & Andretta, 1955	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Dichotomius gilaensis</i> Harold, 1869	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2
<i>Dichotomius nitus</i> (Olivier, 1789)	197	539	230	337	263	83	57	80	68	67	149	108	75	123	73	14	27	9	27	21	71	42	84	33	20	12	2809
<i>Dichotomius semisensu</i> (Germar, 1829)	75	12	10	4	12	4	1	1	1	6	2	1	4	0	1	0	2	2	0	10	2	4	4	2	0	2	162
<i>Dichotomius sexdentatus</i> (Luederwaldt, 1925)	4	2	3	1	8	1	5	1	3	1	3	2	3	4	4	0	0	0	2	8	15	22	2	3	0	0	97
<i>Digitonthophagus gazella</i> (Fabricius, 1787)	0	0	0	68	46849	176921	83558	36019	49903	14411	16702	9229	4570	7398	11909	3729	4057	5712	3312	3098	2665	1554	543	1738	1138	1504	486587
<i>Ontherus appendiculatus</i> (Mannerheim, 1829)	1417	158	1142	434	453	183	126	155	102	163	361	510	133	82	153	151	210	76	101	173	53	58	51	57	81	82	6665
<i>Ontherus dentatus</i> Luederwaldt, 1930	42	7	2	2	5	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	64
<i>Ontherus sulcator</i> (Fabricius, 1775)	10	9	5	7	6	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	42
<i>Orthophagus nr. hirculus</i> Mannerheim, 1829	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>Pseudocanthion xanthus</i> Matthews, 1966	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Uroxys</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Roladoras																											
<i>Canthon histrio</i> (LePeletier & Serville, 1828)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Maiaonella puncticollis aeneicollis</i> (Waterhouse, 1890)	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2
Total	4955	2156	13479	9745	54428	188108	93459	40174	53645	31793	23871	13213	7195	9056	15852	18277	14097	14862	18100	33726	16151	15199	6475	5714	6524	15351	725605

APÊNDICE C. Diversidade de Hill N_1 e abundância total de espécies de besouros coprófagos nativas escavadoras e residentes (A), escavadoras, *D. gazella* e residentes incluindo *L. pseudolivodus* (B), e de residentes, escavadoras, *D. gazella* e *L. pseudolivodus* (C) coletados semanalmente em armadilha luminosa em área de pastagem em Selvíria, Mato Grosso do Sul, Brasil, de novembro de 1989 a novembro de 2015. Ano corresponde ao período de novembro a novembro, assim, ano 1 corresponde às semanas de 23 novembro de 1989 a 16 de novembro de 1990, e sucessivamente.

APÊNDICE D. Biplot e análise funcional (AF) resultante da análise de componentes principais (ACP). A: Biplot mostrando resultados da ACP para espécies de besouros coprófagos nativas e espécie exótica *D. gazella* e *L. pseudolividus*, com a respectiva porcentagem da variância explicada por cada componente principal (CP). B: Idem A, porém sem *L. pseudolividus*; C: idem B, porém sem *D. gazella*. Nas figuras com índice 2 e 3, superior corresponde ao gráfico dos loadings do CP1, chamado EOF 1 (A1) e EOF 2 (demais). Figura de baixo corresponde ao gráfico com abundância média durante os anos (preto), média acrescentando (vermelho) e subtraindo (azul) variabilidade das EOF's, o que corresponde à análise funcional da resposta das espécies exóticas em relação à média observada.

APÊNDICE E. *Biplot* e análise funcional (AF) resultante da análise de componentes principais (ACP) por grupos funcionais. A1: *Biplot* mostrando resultados da ACP para espécies de besouros coprófagos nativas de hábito escavadora, com a respectiva porcentagem da variância explicada por cada componente principal (CP). B1: Idem A, porém para espécies de hábito residente. C1: Idem B, porém incluindo espécie exótica *L. pseudolividus*. Figuras com índice 2 correspondem aos gráficos da AF, sendo superior correspondente aos loadings do CP2, chamado EOF 2, e o inferior ao gráfico com abundância média durante os anos (preto), média acrescentando (vermelho) e subtraindo (azul) variabilidade da EOF 2.

A1

A2

B1

B2

C1

C2

APÊNDICE F.

ÊNDICE F. Biplot resultante da análise de função discriminante (AFD) dos diferentes períodos de abundância de espécies de besouros coprófagos. **A:** comunidade nativa mais *L. pseudolividus* e *D. gazella*; **B:** comunidade nativa mais *L. pseudolividus*; **C:** comunidade nativa mais *D. gazella*; **D:** comunidade nativa escavadoras mais *D. gazella*; **E:** comunidade nativa residentes mais *L. pseudolividus*. Eixos horizontais e verticais representam a direção da primeira e segunda função discriminante (FD1 e 2), respectivamente. Setas indicam os loadings das espécies e sua orientação, comprimento a importância da abundância de cada uma em relação à direção da FD e dos diferentes períodos. Autovalores das FD são mostrados nas caixas no canto inferior das figuras (indicam importância de cada uma na discriminação dos períodos). Abreviação dos nomes das espécies que pouco influenciaram nos resultados (setas menores) foram retirados para melhor visualização da figura.

APÊNDICE G. Triplots de correlação resultante da análise de redundância (AR) entre variáveis abióticas significativas com a abundância anual de espécies de besouros coprófagos, indicando a ordenação das espécies, dos anos em relação às mudanças ambientais. **A:** comunidade nativa mais *D. gazella* e *L. pseudolividus*; **B:** comunidade nativa mais *D. gazella*; **C:** comunidade nativa mais *L. pseudolividus*; **D:** comunidade nativa residentes mais *L. pseudolividus*; **E:** comunidade nativa escavadoras mais *D. gazella*. Abreviação do nome das espécies com valores baixos (setas menores) foram removidos para aumentar a visualização dos resultados.

APÊNDICE H. Variação média anual da umidade relativa média do ar (%), medidos diariamente desde novembro de 1989 até novembro de 2015. **B:** número total anual de bovinos de diferentes idades na Fazenda de Pesquisa, Ensino e Extensão da UNESP-Ilha Solteira, em Selvíria, Mato Grosso do Sul, Brasil, de 1984 a 2016.

APÊNDICE I. Curvas de rarefação (linhas sólidas) e extrapolação (linhas tracejada), com intervalo de confiança de 95%, da representatividade amostral da abundância (**A**) e diversidade (**B**) da comunidade nativa incluindo as espécies exóticas *D. gazella* e *L. pseudolividus* (**A1** e **B1**, respectivamente) e de somente a comunidade nativa (**A2** e **B2**, respectivamente), amostra em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS. Para cada período, a curva de rarefação (linhas sólidas) e extrapolação amostral (linhas tracejadas), com intervalo de confiança de 95%, , foi extrapolado para duas vezes a maior abundância de cada comunidade. Índices de diversidade baseados nos números de Hill $q=0$, 1 e 2, que correspondem respectivamente à riqueza, exponencial da diversidade e Shannon e inverso da concentração de Simpson.

APÊNDICE J. Resultado da análise da influência de fatores ambientais na variação do número de Hill $q=0$, equivalente à riqueza de espécies, avaliado para comunidade de espécies nativas, de espécies nativas escavadoras e residentes. Variáveis com influência significativa a 5% de probabilidade destacas em negrito. Espécies coletadas em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS.

Número de Hill $q=0$ (Riqueza)									
Comunidade	Coef. Paramétrico	Estimado ($\pm$ EP)	valor z	p-valor	Smoother (s)	edf	χ^2	p-valor	DE (%)
Espécies nativas	Intercepto	2,43 $\pm$ 0,06	41,35	<0,001					62,3
	Tmédia	0,13 $\pm$ 0,17	0,766	0,444					
	Tmínima	-0,29 $\pm$ 0,17	-1,69	0,09					
	Tmáxima	0,06 $\pm$ 0,13	0,438	0,661					
	UR	0,15 $\pm$ 0,08	1,778	0,075					
	Precipitação	-0,07 $\pm$ 0,09	-0,751	0,453					
	q.Gado	-0,11 $\pm$ 0,09	-1,223	0,221					
	Ano					1	6,534	0,01	
	<i>D. gazella</i>					1	0	0,995	
	<i>L. pseudolividus</i>					1	0,283	0,595	
Espécies nativas escavadoras	Intercepto	2,03 $\pm$ 0,07	28,19	<0,001					65,8
	Tmédia	0,08 $\pm$ 0,20	0,385	0,7					
	Tmínima	-0,23 $\pm$ 0,20	-1,137	0,255					
	Tmáxima	0,10 $\pm$ 0,16	0,611	0,541					
	UR	0,17 $\pm$ 0,10	1,695	0,09					
	Precipitação	-0,05 $\pm$ 0,12	-0,466	0,641					
	q.Gado	-0,12 $\pm$ 0,11	-1,077	0,281					
	Ano					1	5,927	0,015	
	<i>D. gazella</i>					1	0,029	0,864	
	<i>L. pseudolividus</i>					1	0	0,983	
Espécies nativas residentes	Intercepto	1,33 $\pm$ 0,10	13,05	<0,001					61,8
	Tmédia	0,24 $\pm$ 0,29	0,825	0,41					
	Tmínima	-0,41 $\pm$ 0,30	-1,38	0,167					
	Tmáxima	0,00 $\pm$ 0,23	0,01	0,992					
	UR	0,13 $\pm$ 0,15	0,869	0,385					
	Precipitação	-0,08 $\pm$ 0,16	-0,529	0,597					
	q.Gado	-0,10 $\pm$ 0,16	-0,658	0,511					
	Ano					1	1,302	0,254	
	<i>D. gazella</i>					1	0,078	0,78	
	<i>L. pseudolividus</i>					1	0,812	0,367	

*Tmédia, Tmínima e Tmáxima= respectivas temperaturas do ar (°C). UR= umidade relativa do ar (%). Precipitação (mm). q.Gado (média anual de bovinos na área amostrada). *D. gazella* e *L. pseudolividus*= respectivas abundâncias destas espécies

APÊNDICE K. Resultado da análise da influência de fatores ambientais na variação do número de Hill $q=1$, equivalente ao exponencial da diversidade de Shannon, avaliado para comunidade com todas as espécies (nativas mais exóticas), de espécies nativas, de espécies nativas escavadoras e residentes. Variáveis com influência significativa a 5% de probabilidade destacas em negrito. Espécies coletadas em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS.

		Número de Hill q=1								
Comunidade	Coef. Paramétrico	Estimado (±EP)	t-valor	p-valor	Smoother (s)	edf	F-valor	p-valor	DE (%)	
<i>Espécies coprófagas nativas</i> + <i>D. gazella</i>	Intercepto	3,0 ± 0,16	19	<0,001					85,2	
	Tmédia	-1,60 ± 0,53	-3,02	0,008						
	Tmínima	0,49 ± 0,60	0,816	0,427						
	Tmáxima	0,58 ± 0,34	1,688	0,11						
	UR	-0,18 ± 0,33	-0,541	0,596						
	precipitação	-0,80 ± 0,4	-1,829	0,087						
	q.Gado	0,49 ± 0,28	1,731	0,104						
					Ano	2,965	1,398	0,223		
					<i>L. pseudolivinus</i>	1	3,693	0,073		
<i>Espécies coprófagas nativas</i> + <i>L. pseudolivinus</i>	Intercepto	2,91 ± 0,19	14,78	<0,001					60,2	
	Tmédia	-0,43 ± 0,59	-0,74	0,47						
	Tmínima	-0,08 ± 0,58	-0,137	0,892						
	Tmáxima	0,27 ± 0,45	0,609	0,55						
	UR	0,08 ± 0,30	0,282	0,781						
	precipitação	-0,37 ± 0,28	-1,293	0,213						
	q.Gado	0,32 ± 0,28	1,128	0,275						
					Ano	1	2,959	0,0103		
					<i>D. gazella</i>	1	0,124	0,729		
<i>Espécies coprófagas escavadoras, nativas</i> + <i>D. gazella</i>	Intercepto	1,98 ± 0,10	19,11	<0,001					81,3	
	Tmédia	-0,72 ± 0,37	-1,942	0,071						
	Tmínima	-0,06 ± 0,42	-0,137	0,893						
	Tmáxima	0,34 ± 0,23	1,468	0,163						
	UR	-0,22 ± 0,23	-0,967	0,349						
	Precipitação	-0,51 ± 0,32	-1,612	0,128						
	q.Gado	0,35 ± 0,19	1,791	0,094						
					Ano	3,408	1,87	0,111		
					<i>L. pseudolivinus</i>	1	0,256	0,621		
<i>Espécies coprófagas residentes, nativas</i> + <i>L. pseudolivinus</i>	Intercepto	1,74 ± 0,07	25,9	<0,001					60,8	
	Tmédia	-0,14 ± 0,20	-0,680	0,506						
	Tmínima	-0,04 ± 0,20	-0,193	0,849						
	Tmáxima	0,09 ± 0,18	0,625	0,54						
	UR	0,14 ± 0,10	1,341	0,197						
	precipitação	-0,14 ± 0,10	-1,442	0,167						
	q.Gado	0,13 ± 0,10	1,368	0,189						
					Ano	1	3,164	0,093		
					<i>D. gazella</i>	1	0,156	0,697		

APÊNDICE L. Resultado da análise da influência de fatores ambientais na variação do número de Hill $q=2$, equivalente ao inverso da concentração de Simpson, avaliado para comunidade com todas as espécies (nativas mais exóticas), de espécies nativas, de espécies nativas escavadoras e residentes. Variáveis com influência significativa a 5% de probabilidade destacas em **negrito**. Espécies coletadas em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS.

Número de Hill q=2									
Comunidade	Coef. Paramétrico	Estimado (±EP)	t-valor	p-valor	Smoother (s)	edf	F-valor	p-valor	DE (%)
<i>Espécies coprófagas nativas + D. gazella</i>	Intercepto	5,02 ± 0,58	8,648	<0,001					88,2
	Tmédia	6,37 ± 1,93	3,307	0,005					
	Tmínima	0,09 ± 2,21	0,04	0,969					
	Tmáxima	-5,62 ± 1,30	-4,366	0,0006					
	UR	1,15 ± 1,20	0,958	0,353					
	Precipitação	-0,93 ± 1,50	-0,552	0,589					
	q.Gado	-3,94 ± 1,00	-3,952	0,001					
					Ano	2,523	2,861	0,069	
					<i>L. pseudolivinus</i>	1,792	1,594	0,208	
<i>Espécies coprófagas nativas + L. pseudolivinus</i>	Intercepto	2,91 ± 0,25	11,6	<0,001					58,2
	Tmédia	0,24 ± 0,75	0,317	0,755					
	Tmínima	0,32 ± 0,74	0,438	0,667					
	Tmáxima	-0,21 ± 0,57	-0,365	0,72					
	UR	0,06 ± 0,39	0,17	0,867					
	Precipitação	0,55 ± 0,36	1,524	0,146					
	q.Gado	-0,61 ± 0,36	-1,671	0,113					
					Ano	1	1,152	0,298	
					<i>D. gazella</i>	1	0,233	0,635	
<i>Espécies coprófagas escavadoras, nativas + D. gazella</i>	Intercepto	9,64 ± 1,6	6,01	<0,001					79,6
	Tmédia	13,71 ± 4,6	2,976	0,009					
	Tmínima	-0,90 ± 5,44	2,976	0,87					
	Tmáxima	-12,48 ± 3,04	-3,665	0,002					
	UR	2,84 ± 3,04	0,933	0,364					
	Precipitação	-2,03 ± 3,50	-0,579	0,571					
	q.Gado	-2,96 ± 2,56	-1,153	0,266					
					Ano	1,931	1,967	0,216	
					<i>L. pseudolivinus</i>	1,576	0,719	0,508	
<i>Espécies coprófagas residentes, nativas + L. pseudolivinus</i>	Intercepto	5,30 ± 0,64	8,28	<0,001					44,2
	Tmédia	0,70 ± 1,92	0,363	0,721					
	Tmínima	-0,314± 1,88	-0,182	0,857					
	Tmáxima	0,59 ± 1,46	0,405	0,691					
	UR	-0,51 ± 0,99	-0,511	0,616					
	Precipitação	0,91 ± 0,93	0,984	0,339					
	q.Gado	-1,35 ± 0,92	-1,463	0,162					
					Ano	1	0,01	0,922	
					<i>D. gazella</i>	1	0,03	0,864	

APÊNDICE M. Contribuição das variáveis Ano, abundância de *D. gazella* e abundância de *L. pseudolivinus* à diversidade de Hill $q=0$ (A), equivalente à riqueza de espécies, $q=1$ (B), equivalente ao exponencial de Shannon, e $q=2$ (C), equivalente ao inverso da concentração de Simpson. **A1:** Contribuição dos Anos na riqueza de espécies da comunidade nativa, **A2:** na riqueza de espécies escavadoras nativas; **B1:** Contribuição dos Anos na diversidade $q=1$ de toda a comunidade (nativas mais exóticas); **B2:** Contribuição dos Anos na diversidade $q=1$ da comunidade nativas de espécies escavadoras; **B3:** Contribuição da abundância de *D. gazella* na diversidade $q=1$ da comunidade nativa de espécies escavadoras; **B4:** Contribuição da abundância de *L. pseudolivinus* na diversidade $q=1$ da comunidade nativa de espécies residentes; **C1:** Contribuição da abundância de *D. gazella* na diversidade $q=2$ da comunidade nativa de espécies coprófagas nativas; **C2:** Contribuição da abundância de *D. gazella* na diversidade $q=2$ da comunidade nativa de espécies escavadoras. Espécies coletadas em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS.

APÊNDICE N. Diversidade de espécies dada pelos números de Hill $q=1$ e 2, equivalentes, respectivamente, ao exponencial do índice de diversidade de Shannon e ao inverso da concentração de Simpson, da (A) comunidade de besouros coprófagos nativa mais *D. gazella*; (B) comunidade de besouros coprófagos nativa mais *L. pseudolividus*; (C) comunidade de besouros coprófagos escavadores nativos mais *D. gazella*; e (D) comunidade de besouros coprófagos residentes nativos mais *L. pseudolividus*. Espécies coletadas em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS. Linha cinza tracejada indica invasão por *D. gazella*.

APÊNDICE O. *Rank clocks* da abundância das espécies coprófagas nativas dominantes e exóticas *Digitonthophagus gazella* e *Labarrus pseudolivinus*, coletadas em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS. **A:** todas as espécies, nativas e exóticas; **B:** todas espécies nativas e somente *D. gazella*; **C:** todas espécies nativas e somente *L. pseudolivinus*; **D:** todas espécies de hábito paracoprídeo, nativas e exótica (*D. gazella*); **E:** somente espécies de hábito paracoprídeo nativas; **F:** todas espécies de hábito residente, nativas e exótica (*L. pseudolivinus*); e **G:** somente espécies de hábito residente nativas.

APÊNDICE P. *Mean rank shift (MRS)* das espécies coprófagas escavadoras nativas e exóticas *D. gazella* (**A**) e das espécies coprófagas residentes nativas e exótica *L. pseudolividus* (**B**) coletadas em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS.

APÊNDICE Q. Resultado da análise de turnover da comunidade de besouros coprófagos coletados em armadilha luminosa, em área de pastagem de *Urochloa decumbens*, em Selvíria/MS, de novembro de 1989 a novembro de 2015. Cada ano é comparado em relação ao ano 1 (1989). Gráficos na vertical correspondem à (1) medida do turnover (D , linha vermelha) e às mudanças de cada um de seus componentes, composição (D_1 , linha azul) e tamanho da comunidade (D_2 , linha verde), (2) contribuição de cada espécie analisada no turnover observado, e (3) contribuição de cada variável explicatória utilizada (Tmax, Tmin e Tmed: respectivamente, médias da temperaturas máxima, mínima e média do ar (°C); Quant. Bovino: quantidade média de animais por ano na fazenda; *D. gazella* e *L. pseudolividus* abundância: corresponde ao total anual de cada uma dessas espécies exóticas, as quais foram utilizadas como variáveis explicatórias sempre que não consideradas como variável resposta no turnover observado. Letras no canto superior esquerdo indicam os diferentes cenários avaliados: **A**, comunidade nativa (escavadoras e residentes) mais somente *D. gazella*; **B**, comunidade nativa (escavadoras e residentes) mais somente *L. pseudolividus*; **C**, comunidade nativa de hábito escavador mais *D. gazella*; **D**, comunidade nativa de hábito residente *L. pseudolividus*.

APÊNDICE R. Abundância anual de distintas espécies de besouros Scarabaeidae coletadas em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS.

APÊNDICE S. Abundância anual de distintas espécies de besouros Scarabaeidae coletadas em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS.

APÊNDICE T. Abundância anual de distintas espécies de besouros Scarabaeidae coletadas em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS.

APÊNDICE U. Abundância anual de distintas espécies de besouros Scarabaeidae coletadas em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS.

APÊNDICE V. Abundância anual de distintas espécies de besouros Scarabaeidae coletadas em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS.

APÊNDICE X. Abundância anual de distintas espécies de besouros Scarabaeidae coletadas em armadilha luminosa semanalmente de 23 de novembro de 1989 a 16 de novembro de 2015, em área de pastagem em Selvíria/MS.