



ANDRÉ LUIZ BATISTA TAVARES

**PADRÕES DE DIVERSIDADE BETA
FUNCIONAL DA COMUNIDADE DE
SCARABAEINAE EM MÚLTIPLOS USOS DA
TERRA NA AMAZÔNIA**

**LAVRAS – MG
2014**

ANDRÉ LUIZ BATISTA TAVARES

**PADRÕES DE DIVERSIDADE BETA FUNCIONAL DA COMUNIDADE
DE SCARABAEINAE EM MÚLTIPLOS USOS DA TERRA NA
AMAZÔNIA**

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

Orientador

Prof. Dr. Júlio Louzada

LAVRAS - MG

2014

**Ficha Catalográfica Elaborada pela Coordenadoria de Produtos e
Serviços da Biblioteca Universitária da UFLA**

Tavares, André Luiz Batista.

Padrões de diversidade beta funcional para comunidade de
Scarabaeinae em múltiplos usos da terra na Amazônia brasileira /
André Luiz Batista Tavares. – Lavras : UFLA, 2014.

79 p. : il.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Lavras, 2014.

Orientador: Júlio Neil Cassa Louzada.

Bibliografia.

1. Aninhamento. 2. Substituição espacial. 3. Rola-bosta. 4.
Características funcionais. I. Universidade Federal de Lavras. II.
Título.

CDD – 595.7649

ANDRÉ LUIZ BATISTA TAVARES

**PADRÕES DE DIVERSIDADE BETA FUNCIONAL PARA A
COMUNIDADE DE SCARABAEINAE EM MÚLTIPLOS USOS DA
TERRA NA AMAZÔNIA**

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

APROVADA em 24 de Fevereiro de 2014

Dr. Lucas Del Bianco Faria UFLA _____

Dr. Tadeu José de Abreu Guerra UFLA _____

Dr. Júlio Louzada

UFLA

Orientador

LAVRAS – MG

2014

*À minha família,
Por me ensinar que ausência não é solidão,
Que fins são recomeços,
Que o melhor sempre está por vir,
Que existem sentimentos incondicionais.*

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Universidade Federal de Lavras (UFLA), ao Departamento de Entomologia (DEN) e ao Programa de Pós Graduação em Entomologia, pela oportunidade concedida para realização do mestrado.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos.

Gostaria de agradecer ao meu orientador Júlio Louzada, por ter me recebido de portas abertas e possibilitado muitas oportunidades, não podendo deixar de citar toda sua paciência e compreensão durante todo o processo de desenvolvimento deste trabalho.

Aos professores do departamento de Entomologia pela dedicação, ensinamentos e patrocínio das festas. Em especial ao professorrrrr quase Uruguaio Martin Pareja, por todo o seu comprometimento, competência e amizade desde o início em qualquer circunstância. Um exemplo!

Aos membros da banca, Lucas Faria e Tadeu Guerra, que tão prontamente aceitaram o convite e pelas contribuições para o trabalho.

A galera do setor ecologia, pelo acolhimento e a Dona Marlene pela simpatia e seu café fundamental, pontualmente às 13:13 horas.

Não posso deixar de agradecer aos *rola-bosteiros*, pelo excelente ambiente de trabalho e amizade. Agradeço também a Vanesca por todo apoio desde a ideia inicial do projeto até os ajustes finais. Sem essa ajuda nada disso seria possível. Obrigado!

Meus sinceros agradecimentos ao Fabinho, primeiramente pela ajuda nas análises. Em segundo lugar por toda a generosidade com que compartilha o que sabe. É a visão que tenho de alguém inteligente. Admirável mesmo nessa “idade”.

Seguindo a linha da idade, tenho que agradecer aos “meus meninos”, Luiza, Carol e Tássio pela companhia mais terna que eu podia ter.

Um agradecimento especial aos meus “chefes” Livia (Dornelinhas) e Victor (Toru). A esses dois, não me cabe em palavras o quão grato sou a eles. Compartilharam comigo momentos de alegria, tristeza, raiva e fizeram de momentos difíceis agradáveis, momentos felizes ainda mais. Definitivamente fizeram por mim mais do que mereço.

Tenho que agradecer a república 1/cada, Calourada e Wallace, pela parceria e amizade nesse tempo de convivência. Agradeço também por terem deixado a casa em pé pra continuássemos morando nela.

Agradecer a turma de mestrado 2012, em especial a sala 7, João Fernandes, Sandra, Ivana, Willian e Roberta, por dividir comigo e fazer de todo o fardo que pode ser um mestrado em momentos que jamais serão esquecidos.

Agradeço aos meus eternos amigos de Ilha Solteira - SP, que sem eles não seria nem metade da pessoa que sou. Mesmo de longe são ainda muito importantes em cada passo que dou.

A meus amigos de Paranaíba – MS, que são um motivo que resistiram ao tempo e a distância e ainda torcem por mim.

A minha família que sempre me apoia, me conforta e me recebe de braços abertos. Sem vocês nada disso teria sentido.

“Não há melhor elevação do que a descoberta”

Edward O. Wilson

EPIGRAFE

RESUMO

Para verificar o efeito do múltiplo uso da terra na composição taxonômica e funcional da comunidade de Scarabaeinae na Amazônia foram utilizados os índices de diversidade beta proposto por Baselga (2010), e assim, definir padrões e processos que ordenam a composição de espécies e grupos funcionais em diferentes tipos de uso da terra e na paisagem. Os rola-bostas foram coletados com armadilha de queda em quatro tipos de uso da terra na reserva do Jari - Pará: floresta primária, corredor de floresta primária, floresta secundária e plantações de eucalipto. Os caracteres utilizados para estabelecer os grupos funcionais foram: biomassa, estratégia de alocação de alimento, dieta, período de atividade e habilidade de voo. As espécies raras e ocasionais foram removidas gradativamente para evitar superestimativas nos padrões de dissimilaridade. Para diversidade beta taxonômica e de grupo funcional, β_{sor} e β_{sim} aumentam seus valores com o aumento da intensidade do uso do solo. Em floresta primária, a dissimilaridade de grupos funcionais apresentou um padrão de aninhamento, diferindo de todos os sistemas avaliados. A remoção de espécies raras ou ocasionais interferiu no padrão de substituição e aninhamento em corredores florestais. Os maiores valores de diversidade beta (β_{sor}) e substituição espacial (β_{sim}) taxonômico e funcional nos sistemas mais intensivamente utilizados demonstram que uma alta dissimilaridade está relacionada a ambientes mais impactados. A diferença nos padrões de diversidade beta taxonômica e de diversidade beta funcional remete a importância da utilização da diversidade funcional como um complemento em estudos que buscam interpretar os padrões de composição das comunidades.

Palavras-chave: Aninhamento. Substituição espacial. Rola-bosta. Características funcionais

ABSTRACT

To verify the effects of multiple land uses in the taxonomic and functional diversity of dung beetles were utilized beta diversity indices, proposed by Baselga (2010). Thus, it was possible to define patterns and process involved in species and functional groups distributions between different land uses and in the landscape levels. Dung beetles were sampled with pitfall traps in four land uses located at Brazilian Amazon: primary forest, primary forest corridor, secondary forest and Eucalyptus plantation. Dung beetle traits used to make functional groups were: biomass, food relocation strategy, diet, diel activity and flight ability. Rare and occasional species were sequentially removed to avoid overestimated dissimilarity patterns. Taxonomic and functional beta diversity presented the same patterns in general, with β_{sor} and β_{sim} (turnover) increasing with the increase of land use intensity. In primary forest, functional dissimilarity presented a nestedness pattern, differing from all of the studied systems. Landscape presented the highest values of beta diversity and turnover in relation to primary forest, according to species and functional beta diversity. The removal of rare or occasional species changed the patterns of turnover and nestedness found in the corridor. The highest values of taxonomic and functional β_{sor} and β_{sim} in more degraded land uses are an evidence that a high dissimilarity is related to more disturbed environments. The difference in taxonomic and functional beta diversity patterns suggests the importance of using functional diversity as a complement in the studies that seek to interpret patterns of dung beetles community composition. Using information obtained in this study, it is possible to establish conservation strategies that are effective not only in maintaining species, but also ecosystem services.

Key-words: Nestedness. Spatial turnover. Dung beetle. Functional traits

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 Exemplos hipotéticos envolvendo quatro ilhas (A – D) e três áreas de amostragem em cada. A comunidade de A1 – A3 é completamente aninhada, devido às comunidades mais pobres em espécies serem subconjuntos das comunidades mais ricas. As áreas B1 – B3 apresentam a mesma riqueza (seis espécies cada) com três espécies comuns para as três áreas e três espécies exclusivas em cada área, apresentando um padrão de substituição espacial. As áreas C1 - C3 apresentam ambos os padrões, devido C2 e C3 serem subconjuntos de C1 (aninhamento), mas algumas espécies são trocadas entre C2 e C3, os quais são um subconjunto uma da outra. As áreas D1 – D3 apresentam substituição espacial e não apresentam aninhamento, mas apresentam diferenças na riqueza.....	27
Figura 2 Localização geográfica da área de estudo, destacando-se o município de Laranjal do Jari – AP e os limites da região do Jari onde se encontra o município de Monte Dourado – PA.....	39
Figura 3 Desenho esquemático da distribuição de armadilhas dentro de cada transecto. Acima um esquema de uma armadilha do tipo <i>pitfall</i> iscada com fezes humanas.....	42
Figura 4 Determinação das categorias de biomassa das espécies de Scarabaeinae. Gr = Grande; Me = Médio; Pe = Pequeno.....	45
Figura 5 Distribuição das armadilhas para obtenção da dieta das espécies de Scarabaeinae.....	46
Figura 6 Determinação das categorias de índice de habilidade de voo de Scarabaeinae. A = Alta; M = Média; B = Baixa.....	49
Figura 7 Diagrama de Venn mostrando o compartilhamento de espécies e grupos funcionais entre quatro tipos de sistema de uso da terra.....	53

Figura 8 Valores médios de grupos funcionais dentro de múltiplos usos do solo. FP = floresta primária; C = Corredor de floresta primária; FS = floresta secundária; E = eucalipto.....	54
Figura 9 Proporção dos componentes de diversidade beta para espécies e grupos funcionais. F. primária = floresta primária; F. secundária = floresta secundária.....	55
Figura 10 Média \pm desvio padrão dos valores de B _{so} (diversidade beta global), β_{sim} (dissimilaridade por substituição) e β_{nes} (dissimilaridade resultante de aninhamento) baseado na composição de espécies registrado para diferentes sistemas de uso da terra na Amazônia brasileira (P = paisagem, FP = floresta primária, C = corredor, FS = floresta secundária e E = eucalipto). Letras diferentes significam diferenças significativas ($p < 0.05$).....	57
Figura 11 Média \pm desvio padrão dos valores de B _{so} (diversidade beta global), B _{sim} (dissimilaridade por substituição) e B _{nes} (dissimilaridade resultante de aninhamento) baseado na composição de grupos funcionais registrado para diferentes sistemas de uso da terra na Amazônia brasileira (P = paisagem, FP = floresta primária, C = corredor, FS = floresta secundária e E = eucalipto). Letras diferentes significam diferenças significativas ($p < 0.05$).....	60
Figura 12 Curvas de remoção de espécies com base em suas abundâncias nas amostras. β_{so} = diversidade beta global; β_{sim} = dissimilaridade por substituição; β_{nes} = dissimilaridade resultante de aninhamento.....	61

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	12
2. REFERENCIAL TEÓRICO	19
2.1. Diversidade funcional	19
2.2. Diversidade de espécies e escalas espaciais.....	21
2.2.1 Diversidade alfa	21
2.2.2 Diversidade gama	22
2.2.3 Diversidade beta	22
2.2.3.1 Componentes da diversidade beta.....	24
2.3. Besouros rola-bosta (Scarabaeinae: Scarabaeidae: Coleoptera)	27
2.3.1 Hábito alimentar	28
2.3.2 Alocação de recurso.....	29
2.3.3 Associação com o habitat.....	30
2.3.4 Funções ecológicas	30
2.4. Amazônia	32
2.4.1 O uso do solo e efeito sobre a diversidade.....	34
3. OBJETIVOS	36
3.1 Objetivo geral	36
3.2 Objetivos específicos	36
4. HIPÓTESES	38
5. MATERIAL E MÉTODOS	39
5.1 Área de estudo	39
5.1.1 Sistemas estudados	40
5.2 Amostragem dos besouros Scarabaeinae	41
5.3 Características das espécies de Scarabaeinae.....	43

5.3.1 Biomassa.....	43
5.3.2 Período de atividade.....	44
5.3.3 Dieta.....	45
5.3.4 Estratégia de alocação de recurso	46
5.3.5 Índice de habilidade de voo	47
5.4 Análise dos dados	49
5.4.1 Geração de grupos funcionais.....	49
5.4.2 Diversidade beta	50
5.4.2.1 Reamostragem	51
5.4.2.2 Efeito de espécies raras e ocasionais.....	51
5.4.2.3 Diversidade beta e seus componentes.....	51
6. RESULTADOS	53
6.1 Padrões de riqueza de espécies	53
6.2 Padrões de riqueza de grupos funcionais	54
6.3 Partição da diversidade beta.....	55
6.4 Comparação dos valores de diversidade beta	55
6.4.1 Diversidade beta taxonômica	55
6.4.2 Diversidade beta funcional	58
6.5 Curvas de remoção de espécies.....	58
6.6 Diversidade beta da paisagem.....	62
7. DISCUSSÃO	63
7.1 Riqueza de espécies	63
7.2 Grupos funcionais	65
7.3 Padrões de aninhamento e substituição funcional e taxonômico	66
7.4 Padrões de diversidade beta taxonômica e funcional na paisagem.....	69
7.5 Padrões de diversidade beta taxonômica e seus componentes.....	70

7.6 Padrões de diversidade beta funcional e seus componentes	73
7.7 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	75
8. CONCLUSÃO	75
9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	76
APÊNDICE.....	102

1. INTRODUÇÃO

O homem é, há muito tempo, fascinado pela diversidade biológica. Acredita-se que esse fato se deve a uma predisposição genética humana de interagir com outros organismos (KAHN JR., 1997). Com isso é compreensível o interesse que os pesquisadores em ecologia demonstram pelos padrões e processos que regem a biodiversidade (MAGURRAN, 2011). Existe uma tendência natural em buscar respostas sobre os seres vivos e as interações com o ambiente aos quais estes pertencem.

Embora a busca por entender a biodiversidade seja antiga, muito ainda precisa ser feito. As limitações para as pesquisas (tempo, dinheiro, especialistas em grupos taxonômicos e métodos de coleta padronizados) não permitem um levantamento de todas as espécies de determinado ambiente. Dessa forma, faz-se necessário buscar alternativas para conseguir mensurar a diversidade biológica e determinar seus padrões no espaço e no tempo (MAGURRAN, 2011).

A riqueza de espécies é uma das medidas mais simples de mensurar a diversidade biológica. Muitas métricas de diversidade existentes hoje foram estabelecidas através da quantificação do número de espécies de um táxon em uma assembleia determinada (MAGURRAN, 2011). Utilizando a riqueza de espécies em diferentes tipos de escalas, foi estabelecida uma hierarquia diferindo diversidades expressas por α (alfa), β (beta) e γ (gama) (WHITTAKER; WILLIS; FIELD, 2001). A diversidade alfa é definida como a riqueza de espécies em escala local. A diversidade gama é definida como o *pool* de espécies regional, resultante do somatório da riqueza de espécies em escala local. A diversidade beta é a variação na composição de espécies entre diferentes áreas (WHITTAKER, 1960; WHITTAKER; WILLIS; FIELD, 2001).

A capacidade da diversidade β em mostrar o quanto dissimilar podem ser a composição de espécies de duas comunidades faz dela um dos principais objetos de estudo na ecologia de comunidades. Por permitir investigar os mecanismos que determinam os padrões de diversidade em locais distintos muitas são as abordagens onde a diversidade beta pode ser empregada. (BASELGA, 2010). Anderson et al. (2011) mostraram diversas maneiras de mensurar a dissimilaridade entre ambientes. Esses autores sugerem que essa dissimilaridade seria uma medida direta da diversidade beta e mostram que os diferentes índices determinam diferentes respostas para padrões de diversidade relacionados à variação na composição de espécies. Assim, é de suma importância que a hipótese a ser testada seja comparável com o índice de dissimilaridade escolhido. Com base nisso, muitas outras métricas de diversidade beta tem ganhado espaço, visto que somente a riqueza de espécies não é suficiente para entender os padrões e processos da diversidade (SWENSON; ANGLADA-CORDERO; BARONE, 2010; VILLÉGER; GRENOUILLET; BROSSE, 2013). Uma medida que tem ganhado uma maior atenção é a diversidade beta funcional, pois esta expressa aspectos da funcionalidade do ambiente que não podem ser determinados quando somente a composição de espécies é investigada (SWENSON; ANGLADA-CORDEIRO; BARONE, 2010; SWENSON, 2011), em tão pouco com dados de riqueza e abundância.

A diversidade beta funcional tem como finalidade entender os padrões de dissimilaridade espacial na distribuição de caracteres (*traits*) dos indivíduos. Como não poderia deixar de ser, esta medida está relacionada às funções que cada espécie realiza no ecossistema (SWENSON, 2011; SIEFERT et al., 2012). Os caracteres são propriedades bem definidas, mensuráveis, de caráter morfológico, fisiológico ou comportamental que são relacionados positivamente ao *fitness* do indivíduo (MCGILL et al., 2006; WEBB et al., 2010). A

mensuração de caracteres permite obter uma gama de perfis morfo-fisiológicos que são mais sensíveis as alterações ambientais. Esses caracteres são selecionadas por filtros ambientais, onde as espécies que não possuem as características apropriadas para o filtro são excluídas. Essa seleção dos diferentes perfis ocorre em nível de indivíduo e, portanto, afeta primeiramente a abundância de uma espécie antes de sua extinção por completo no ambiente. Com isso, a riqueza de espécies, por si só, é menos preditora de alterações ambientais, pois responde tardiamente a mudanças no ambiente (MOUILLOT et al., 2013).

A crescente ameaça à biodiversidade tem feito que pesquisadores busquem estabelecer padrões tanto para diversidade beta quanto para diversidade beta funcional que expliquem a diferença na composição de espécies e *traits* (ou combinações destes) entre vários níveis de alteração ambiental. A identificação desses padrões é necessária para que melhores estudos sejam feitos visando definir estratégias de conservação (SWENSON; ANGLADA-CORDERO; BARONE, 2010; SIEFERT et al., 2012).

Dois padrões ecológicos são amplamente reportados devido a diferença na composição de espécies entre áreas, (a) a substituição espacial de espécies (*turnover*) e (b) o aninhamento das assembleias (*nestedness*) (BASELGA, 2010). A substituição espacial de espécies é um padrão apresentado por comunidades em que o processo de perda ou ganho de espécies se dá de maneira aleatória. Este padrão segue a teoria neutra, que propõe que a persistência no local está associada a presença de nichos vagos, e a colonização relacionada à dificuldade de dispersão da espécie ou barreiras ecológicas (QIAN; RICKLEFS; WHITE, 2005) .

O aninhamento é um padrão em que as comunidades que apresentam baixos valores de riqueza de espécie são um subconjunto das áreas mais ricas em espécies no que diz respeito a composição específica. Este é resultado de um

processo de perda de espécies e está relacionado ao modelo determinístico que dita que os filtros ambientais vão selecionar as espécies com características que são favoráveis aquele ambiente e, portanto, ambientes que se tornarem mais severos farão com que algumas espécies sejam perdidas (ALMEIDA-NETO et al., 2008; LOUZADA et al., 2010). É importante salientar que uma comunidade pode ser gerida pelos dois processos, tanto pela perda sequencial quanto pela troca de espécies e estes processos variam entre diferentes grupos taxonômicos (BASELGA, 2010; LOUZADA et al., 2010).

A fim de definir se as comunidades são determinadas por aninhamento ou substituição, Baselga (2010) propôs um modelo aditivo de diversidade β , derivado do índice de dissimilaridade de Sørensen (β_{sor}), que particiona o quanto da dissimilaridade é formada a partir da troca de espécies (β_{sim}) ou pela perda de espécies (β_{nes}). A partir dessa partição pode-se então estabelecer se a composição das espécies é promovida por aninhamento ou substituição (BASELGA, 2012; BASELGA; GOMEZ-RODRIGUEZ; LOBO, 2012; BASELGA; ORME, 2012).

Contudo, pouco se fez sobre aninhamento e substituição no que diz respeito a distribuição espacial de grupos funcionais. Esses padrões podem revelar aspectos importantes para a conservação de ecossistemas megadiversos como a Amazônia e o Cerrado.

A floresta Amazônica estende-se por nove países sulamericanos, ocupando cerca de 40% do território brasileiro (FERRI, 1980). Cobrindo grande parte do território nacional, esse bioma apresenta 41% de todos os remanescentes florestais classificados como floresta tropical do mundo, sendo considerado um dos maiores e mais importante bioma em termos de diversidade biológica, cultural e endemismo (FAO, 1993; MEIRELES FILHO, 2004; COSTA; MAGNUSSON; LUIZAO, 2005; MALHI et al., 2008; STONE et al., 2009).

Uma característica interessante deste ecossistema é que sua biodiversidade não é homogeneamente distribuída, mesmo quando em escalas pequenas e intermediárias, tornando esse ecossistema ainda mais singular em termos ecológicos (TOUMISTO, et al., 1995). Além disso, a Amazônia gera diversos benefícios para a sociedade de forma direta e indireta por meio de seus processos ecológicos (serviços ambientais), tais como estoque de carbono, manutenção do regime de chuvas e a própria biodiversidade em si (FEARNSIDE, 1997).

Apesar de todos esses aspectos essa mesma floresta perdeu 392.201 km² de área devido ao desmatamento no período entre 1988 e 2011. Embora tenha havido uma redução em área desmatada a partir de 2008, quando foi implementado o Plano Nacional de Mudança Climática (INPE, 2011) houve nos últimos anos um grande crescimento da atividade agropecuária e expansão de infraestruturas relacionadas ao transporte e geração de energia, mantendo esse bioma em constante ameaça (LAURANCE, 2005; FEARNSIDE, 2005, 2008). Hoje o desmatamento, é com certeza, uma das maiores preocupações para os conservacionistas, sobretudo quando envolve a conversão de florestas em sistemas agrícolas, pois o desmatamento está previsto como um dos principais responsáveis pela alteração nos padrões da biodiversidade (SALA et al., 2000).

A conversão de uma área de floresta primária em outro tipo de sistema de uso da terra subdivide extensas áreas em pequenos fragmentos não contínuos, acarretando na redução da mesma, perda de habitat e no aumento do efeito de borda (LAURANCE, 2000). Também, dependendo da paisagem ao qual o fragmento está inserido, pode influenciar na movimentação e no grau de isolamento alterando assim a composição das espécies nas áreas remanescentes (SUAREZ; BOLGER; CASE, 1998; PERFECTO; VANDERMEER, 2002; OLIFIERS; CERQUEIRA, 2006). Junto a isso as funções ecológicas dentro de um ecossistema também são diretamente afetadas pela transformação da

paisagem (BRAGA et al., 2013). A perda de funções ecológicas é algo caro e muitas vezes impossível de recuperar (HOOPER et al., 2005). Assim a intensificação do uso da terra vem preocupando a comunidade científica e novos planos estão em desenvolvimento para prever esses impactos (KÖHLER; REINHARD; HUTH, 2002).

Para então poder mensurar tanto a perda de diversidade de espécies quanto a de diversidade funcional, são necessários grupos taxonômicos que respondam a fragmentação do habitat e permitam visualizar qual o panorama dos ambientes em estudo (MCGOECH et al., 2002).

Um grupo que é amplamente utilizado, e considerado modelo para pesquisas de biodiversidade e conservação, são besouros escarabeíneos (SPECTOR, 2006). Pertencentes a subfamília Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae) esse grupo é representado por besouros popularmente conhecidos como rola-bosta. São detritívoros e utilizam principalmente fezes, carcaças e frutos em decomposição como recurso alimentar e para nidificação. A alimentação, geralmente, envolve a alocação dos recursos para o interior de galerias escavadas no solo (HALFFTER; MATTHEWS, 1966). Esse comportamento faz com que os escarabeíneos sejam importantes na manutenção e na regulação de ecossistemas, pois promovem a remoção da superfície e reingresso de matéria orgânica no solo, com isso também propiciam o aumento da aeração e fertilidade do solo, a dispersão secundária de sementes e o controle biológico de dípteros e nematoides de importância veterinária (HALFFTER; MATTHEWS, 1966; NICHOLS et al., 2008). Além da participação em diversos processos ecológicos, este grupo também tem sido considerado um bom bioindicador da qualidade ambiental, pois são sensíveis e respondem rapidamente às mudanças ambientais através de alterações na riqueza de espécies, distribuição de abundância, composição específica e na estrutura das

guildas (HALFFTER; FAVILA, 1993; LARSEN; LOPERA; FORSYTH, 2006; NICHOLS et al., 2007; GARDNER et al., 2008a).

Esses besouros são considerados importantes em estudos de mudanças no uso do solo, uma vez que os recursos alimentares utilizados por este grupo provêm de organismos que são fortemente afetados pela fragmentação, como populações de primatas e outros mamíferos de grande porte e pássaros (LUMARET; KADIRI; BERTRAND, 1992; ESTRADA et al., 1998; ANDRESEN; FEER, 2005). Além disso, os seus recursos alimentares estão distribuídos de maneira bastante desigual no tempo e no espaço, o que pode aumentar a probabilidade de extinção destes besouros (TERBORGH; WINTER, 1980). Adicionalmente, as espécies de escarabeíneos que vivem em ambientes florestais são extremamente estenotópicas, evitando os ambientes abertos, o que reforça a ideia da matriz como uma barreira para a dispersão (HOWDEN; NEALIS, 1975; KLEIN, 1989).

Portanto, entender como se comporta a composição de rola-bostas em áreas de múltiplo uso da terra é de grande interesse para os conservacionistas, visto que esse grupo permite obter respostas em vários níveis de investigação (NICHOLS et al., 2008). A compreensão de padrões de diversidade beta e funcional desse grupo pode auxiliar na elaboração de medidas mitigatórias a respeito de quais áreas devem ser preservadas (LOUZADA et al., 2010). Diversos trabalhos tem mostrado a mudança na composição de espécies e grupos funcionais em comunidades desses besouros em relação a fragmentação florestal e mudanças no uso da terra, principalmente na Amazônia (NICHOLS et al., 2007; BARLOW et al., 2010; BEIROZ, 2012; KORASAKI et al., 2013; BRAGA et al, 2013) porém pouco foi feito para determinar quais são os padrões de diversidade beta funcional dessas comunidades em um gradiente de intensificação do uso do solo.

2. REFERENCIAL TEÓRICO

2.1. Diversidade funcional

A perda de funções ecológicas tem preocupado cientistas e governantes a respeito da irreversibilidade desses acontecimentos, e devido a isso, abordagens que se baseiam em diversidade funcional têm crescido significativamente nos últimos tempos em trabalhos científicos (HOOPER et al., 2005; PETCHEY; GASTON, 2006; LOREAU, 2010).

O funcionamento de um ecossistema pode ser influenciado por diversos fatores e um deles são os caracteres (*traits*) funcionais dos organismos ali presentes. A influência do indivíduo nas funções vai variar de acordo com os *traits* das espécies (SLADE et al., 2007; COOK-PATTON; BAUERLE, 2012). Os *traits* são quaisquer características morfológicas, fisiológicas ou comportamentais, geralmente medida em nível individual, e que tem relevante ligação com as funções do organismo (MOUILLOT et al., 2013).

A diversidade beta funcional, de forma ampla, é definida como a quantificação na variação de atributos de uma comunidade em questão (CADOTTE; CARSCADDEN; MIROTCHNICK, 2011). Para mensurar a diversidade funcional, é necessário que se siga quatro condições:

a) Incluir nas medidas somente as informações funcionais apropriadas (*traits*) sobre os organismos, e retirar as informações irrelevantes.

b) Os *traits* devem ser avaliados de acordo com sua importância funcional relativa.

c) A medida estatística de diversidade de *traits* de considerar as características matemáticas necessárias. Por exemplo, medidas de diversidade contínua ou descontínua.

d) A medida deve ser capaz de explicar e prever as variações nos processos ecossistêmicos.

A relação entre a diversidade funcional e o ambiente é complexa e dependente do contexto. Diferentes *traits* funcionais podem demonstrar respostas individuais para diferentes gradientes, o que significa que mudanças importantes na diversidade podem ocorrer com mínima mudança na riqueza, podendo explicar variações no ecossistema que a riqueza não pode (CADOTTE; CARSCADDEN; MIROTCHNICK, 2011; MOUILLOT et. al., 2013). Sendo assim, com sua capacidade de explicar os aspectos da diversidade que afetam as funções, a diversidade funcional deveria ser incorporada dentro dos estudos visando tomadas de decisão de medidas de restauração e conservação (CADOTTE; CARSCADDEN; MIROTCHNICK, 2011).

2.2.1 Grupos funcionais

As espécies podem ser reunidas em grupos funcionais segundo a combinação de *traits* que podem eventualmente estar relacionados a funções ecológicas. Os *traits* são características ao qual tem relevante ligação com as funções do organismo. São caracterizados por refletir adaptações às variações no ambiente físico e biótico e trade-offs (ecofisiológicos e/ou evolutivos) entre diferentes funções dentro de um organismo. Em plantas, *traits* incluem aspectos morfológicos, ecofisiológicos, bioquímico e regenerativo. Já em animais, estes *traits* são combinados com história de vida, comportamento e hábito alimentar (DE BELLO et al., 2010).

Este agrupamento pode ser feito de maneira arbitrária, ou através de métodos estatísticos de agrupamento, como o uso de dendogramas obtidos por meio de uma medida de similaridade (CASANOVA; PLA; DI RIENZO, 2011). Grupos funcionais são, portanto, uma coleção de

organismos com conjuntos de características funcionais que coocorrem em uma mesma área e são tradicionalmente associados com respostas similares para fatores externos e/ou efeitos sobre os processos ecossistêmicos. Um grupo funcional é frequentemente referido como guilda, especialmente quando se refere a animais (DE BELLO et al., 2010)

2.3. Diversidade de espécies e escalas espaciais

Na busca de descrever e explicar a diversidade biológica e também desvendar quais os mecanismos responsáveis por seus padrões, Whittaker (1960; 1972), propôs que a diversidade tem pelo menos três componentes definidos de acordo com a escala espacial em que são medidos. Estes componentes foram nomeados de diversidade alfa, beta e gama.

2.2.1 Diversidade alfa

A diversidade alfa é a riqueza de espécies em uma comunidade local. Está relacionada aos componentes de riqueza específica, grau de concentração de dominância nas espécies mais abundantes e equitabilidade geral da distribuição de abundância (MARTINS; SANTOS, 2004). Segundo Halffter e Moreno (2005) a diversidade alfa pode ser determinada das seguintes formas:

a) Diversidade alfa pontual: a riqueza de espécies de um grupo em determinado ponto. Ela pode variar muito de um lugar pra outro, dentro da mesma comunidade ou em um mesmo tipo de paisagem, pois essa diversidade é

influenciada por elementos como espécies raras, espécies turistas, fenômenos demográficos e heterogeneidade da paisagem.

b) Diversidade alfa média: média das riquezas de espécies que são coletadas em vários lugares na mesma comunidade e dentro de uma mesma paisagem. Esta diversidade proporciona uma visão mais geral sobre o número de espécies que compõe uma comunidade de qualquer na região.

c) Diversidade alfa acumulada: número de espécies que são coletados num ponto durante um determinado intervalo de tempo. Contudo, este valor apresenta problemas, porque são considerados todos os novos registros de espécies, mas não são excluídas as que não fazem parte mais da comunidade. Assim, essa medida não incorpora possíveis trocas temporais de espécies, o que pode criar uma super-estimativa da diversidade.

2.2.2 Diversidade gama

A diversidade gama é entendida como o número de espécies em um conjunto de comunidades que integram uma determinada paisagem. Uma paisagem pode ser definida como uma área terrestre heterogênea distinguível, formada por um conjunto de ecossistemas que se repetem de uma forma similar e com história biogeográfica em comum (HALFFTER; MORENO, 2005).

2.2.3 Diversidade beta

No estudo da variação de comunidades na escala paisagem ou numa região geográfica, podemos medir a diversidade beta com seus componentes, através da análise de composição de espécies entre comunidades,

heterogeneidade espacial entre e dentro das comunidades e o grau de similaridade ecológica entre as espécies que compõem o *pool* total de espécies disponíveis para colonizar cada comunidade do sistema (WHITTAKER, 1972).

O entendimento desses padrões e a maneira como a composição de espécies se distribui espacialmente são essenciais para avaliação total de como a diversidade é mantida. Tal entendimento é também crucial para o planejamento da conservação da biodiversidade (BALVANERA et al., 2002). O fator mais comum associado com a determinação da diversidade beta é a heterogeneidade ambiental. Em ambientes heterogêneos, espécies com diferentes médias de tolerâncias podem gerar padrões diferenciados de distribuição espacial (NEKOLA; WHITE, 1999).

Diferentes medidas de diversidade beta foram propostas, mas ainda não há um consenso sobre qual delas é a mais apropriada para indicar uma questão ecológica em particular (VELLEND, 2001; KOLEFF; GASTON; LENNON, 2003; JOST 2007; JURASINSKI; RETZER; BEIERKUHNLEIN, 2009; TOUMISTO, 2010a). Muitos ecólogos também usam a diversidade beta para descrever medidas que incorporam informações adicionais, tal como a abundância relativa de espécies (LEGENDRE; BORCARD; PERES-NETO, 2005), ou a relação taxonômica, filogenética ou funcional entre espécies (IZAAK; PRICE, 2001; CLARKE; SOMERFIELD; CHAPMAN, 2006; GRAHAM; FINE, 2008; SWENSON; ANGLADA-CORDERO; BARONE, 2010). O uso de medidas ou análises diferentes sobre um único conjunto de dados pode naturalmente resultar em interpretações bastante diferentes (ANDERSON et al., 2011).

O uso de diversidade beta funcional é uma das novas abordagens de diversidade beta que busca ser uma medida complementar ao uso da diversidade beta taxonômica na indicação do funcionamento do ecossistema (VILLÉGER; GRENOUILLET; BROSSE, 2013). Comparado com a diversidade beta

taxonômica, os estudos sobre diversidade beta funcional são escassos, o que torna investigações com essa abordagem de fundamental importância, visto que o conhecimento sobre a diversidade beta taxonômica não é suficiente para entender a estrutura das assembleias de espécies e seus efeitos sobre o funcionamento do ecossistema (VILLÉGER; MASON; MOUILLOT, 2008; MOUILLOT et al., 2011; SWENSON et al., 2012). Para este objetivo, muitos índices de diversidade funcional têm sido propostos (PETCHEY; GASTON, 2006; MOUCHET et al., 2010), incluindo aqueles que avaliam a nível de dissimilaridade funcional entre as comunidades (ANDERSON; ELLINGSEN; MCARDLE, 2006; RICOTTA; BURRASCANO, 2008; DE BELLO et al., 2010; SWENSON; ANGLADA-CORDERO; BARONE, 2011; SWENSON, 2011; SIEFERT et al., 2012; VILLÉGER; GRENOUILLET; BROSSE, 2013). Esses índices podem demonstrar, por exemplo, que diferentes processos ecológicos são determinantes na estruturação taxonômica e funcional de um ecossistema (colonização aleatória ou resultante de barreiras ecológicas), uma vez que a comparação da dissimilaridade funcional e taxonômica traz respostas que não poderiam ser encontradas caso somente a diversidade beta taxonômica fosse determinada (SWENSON; ANGLADA-CORDERO; BARONE, 2010). Sendo assim, a diversidade beta funcional é importante no entendimento dos processos que estabelecem a comunidade através de gradientes ambientais e escalas espaciais (SWENSON; ANGLADA-CORDERO; BARONE, 2011; SWENSON, 2012; SIEFERT et al., 2012).

2.2.3.1 Componentes da diversidade beta

A diversidade beta reflete dois fenômenos opostos: aninhamento e substituição espacial (HARRISON; ROSS; LAWTON, 1992). A diferenciação dos componentes de substituição espacial e aninhamento da diversidade beta é

crucial para aumentar nosso entendimento de questões centrais a respeito de biogeografia, ecologia e conservação. Em ecologia, atribuir à diferença nos padrões de diversidade beta para seus respectivos fenômenos biológicos é essencial para analisar a casualidade dos processos básicos da biodiversidade (BASELGA, 2010).

O aninhamento de assembleias de espécies ocorre quando a fauna de áreas com menor número de espécies é um subconjunto de fauna das áreas mais ricas (ULRICH; GOTELLI, 2007), refletindo um processo não aleatório de perda de espécies como consequência de qualquer fator que promova a desagregação ordenada das comunidades (GASTON; BLACKBURN, 2000).

O quesito mínimo para que o aninhamento seja um padrão de uma assembleia é que habitats apresentem disponibilidades diferentes de recursos e condições, e que as espécies possuam diferenças em suas capacidades de colonizar e persistir nesses habitats (RYTI; GILPIN, 1987). Para isso quatro fatores são mais importantes no estabelecimento deste padrão: aleatorização da amostragem, tamanho da área, isolamento e tipo de habitat (WRIGHT et al., 1998).

Wright *et al.* (1998) sugere que a diferença dos fatores propostos para causar o aninhamento pode ser pensado como uma série de filtros determinísticos, ao qual selecionam espécies capazes de conviver com características específicas de determinadas ilhas ou fragmentos. Tamanho da área e o grau isolamento selecionam espécies por meio de extinção e colonização diferencial, enquanto que o tipo de habitat e amostragem selecionam as espécies por sua preferência de habitat e abundância, respectivamente.

Ao contrário do aninhamento, a substituição espacial de espécies implica a troca de algumas espécies por outras como uma consequência de uma seleção ambiental ou espacial e restrições históricas (QIAN; RICKLEFS; WHITE, 2005).

Todas as medidas de substituição espacial tentam quantificar o quanto comunidades que ocupam áreas diferentes apresentam uma composição de espécies diferentes umas das outras, medidas esta que podem aumentar com o aumento da distância e diminuição do tamanho das áreas em questão (HARTE; KINZIG, 1997). Medidas de substituição podem ser separadas em dois grupos: aquelas que quantificam quanto áreas são diferentes e aquelas que quantificam quanto estas são similares (GASTON; BLACKBURN, 2000).

Quando se trata dos componentes da diversidade beta, embora muitas matrizes de configuração da composição de espécies sejam possíveis, todas as situações no qual comunidades não são idênticas podem ser descritas por apenas esses dois padrões principais (aninhamento e substituição espacial) ou combinações de ambos, desencadeados somente por dois processos básico que são troca ou perda/ganho de espécies (Figura 1) (BASELGA, 2010).

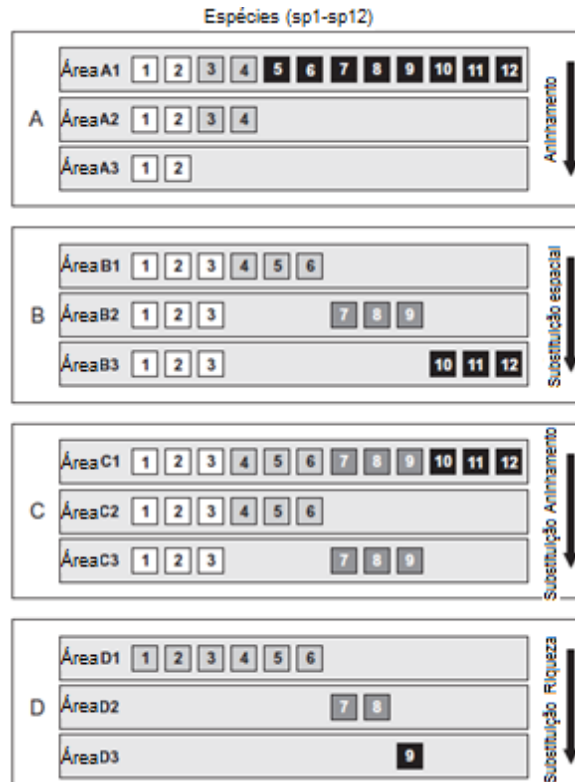


Figura 1 Exemplos hipotéticos envolvendo quatro ilhas (A – D) e três áreas de amostragem em cada. A comunidade de A1 – A3 é completamente aninhada, devido às comunidades mais pobres em espécies serem subconjuntos das comunidades mais ricas. As áreas B1 – B3 apresentam a mesma riqueza (seis espécies cada) com três espécies comuns para as três áreas e três espécies exclusivas em cada área, apresentando um padrão de substituição espacial. As áreas C1 - C3 apresentam ambos os padrões, devido C2 e C3 serem subconjuntos de C1 (aninhamento), mas algumas espécies são trocadas entre C2 e C3, os quais são um subconjunto uma da outra. As áreas D1 – D3 apresentam substituição espacial e não apresentam aninhamento, mas apresentam diferenças na riqueza.

Fonte Adaptado de Baselga (2010).

2.3. Besouros rola-bosta (Scarabaeinae: Scarabaeidae: Coleoptera)

Os besouros conhecidos vulgarmente como rola-bostas compreendem um grupo cosmopolita composto por aproximadamente 6.000 espécies agrupadas em 234 gêneros (HALFFTER, 1991; BROWNE; SCHOLTZ, 1999). Das 11 tribos que este grupo apresenta (VAZ-DE-MELLO, 2007), seis foram registradas no território brasileiro, sendo estas Ateuchini, Deltochilini, Coprini, Oniticellini, Onthophagini e Phanaeini (ZUNINO, 1985; HANSKI; CAMBEFORT, 1991), no qual até no ano 2000 mais de 600 espécies em 49 gêneros haviam sido registradas (VAZ-DE-MELLO, 2000).

2.3.1 Hábito alimentar

A maioria dos escarabeídeos possui hábito alimentar detritívoro, no qual indivíduos que se alimentam de fezes de vertebrados herbívoros (coprófagos) são os mais comuns (HALFFTER; MATTHEWS, 1966). Estes utilizam basicamente o líquido rico em microrganismos presentes nos recursos para sua alimentação (HALFFTER; MATTHEWS, 1966; HALFFTER; EDMONDS, 1982).

Embora os coprófagos sejam a maioria, a diversificação no uso de recursos é uma característica deste grupo, ao qual podem ser encontradas espécies que se alimentam de carcaças (necrófagos), de restos vegetais em decomposição (saprófagos), frutos em decomposição (carpófagos), de fungos (micetófagos), além de algumas espécies serem predadoras (diplópodos, formigas e cupins), foréticas de caramujos ou generalistas (HALFFTER; MATTHEWS, 1966; HALFFTER, 1991).

Essa diversidade na dieta de Scarabaeinae se deve, provavelmente, como resultado da extinção de uma boa parte da fauna de grandes mamíferos

durante o Pleistoceno, o que favoreceu o caráter adaptativo de tipos de comportamentos alimentares diferentes de coprofagia (HALFFTER; MATTHEWS, 1966; HANSKI; CAMBEFORT, 1991).

2.3.2 Alocação de recurso

A reprodução e a alimentação em Scarabaeinae estão associados à alocação de uma porção do recurso para um local diferente da fonte original a fim de evitar a competição com outras espécies de rola-bostas ou com outros animais (HANSKI; CAMBEFORT, 1991).

Três guildas podem ser formadas na forma de alocação de recurso: Paracoprídeos (escavadores), telecoprídeos (roladores) e endocoprídeos (residentes) (GILL, 1991).

a) Paracoprídeos: escavam túneis ao lado ou abaixo da fonte de alimento. Os recursos alimentares que serão utilizados para reprodução e/ou alimentação são levados para o interior desses túneis (HANSKI; CAMBEFORT, 1991).

b) Telecoprídeos: fabricam uma bola de recurso que é enterrada superficialmente, após ser roladas distâncias que podem variar de poucos centímetros à alguns metros da fonte de origem (HALFFTER; EDMONDS, 1982)

c) Endocoprídeos: permanecem enterrados abaixo ou dentro do depósito de alimento, sem aloca-los para lugares longe da fonte (HALFFTER; EDMONDS, 1982). Os adultos se alimentam diretamente dos depósitos de

recurso, e pode ocorrer a confecção de bolas durante a reprodução (LOUZADA, 2008).

2.3.3 Associação com o habitat

Os Scarabaeinae possuem especificidade de habitat, uma vez que a riqueza, a abundância, a estrutura e a composição de sua comunidade é fortemente afetada pelo tipo de vegetação, sendo a cobertura vegetal um dos fatores mais importantes para os rola-bostas da região tropical (HALFFTER; MATTHEWS, 1966; HALFFTER; FAVILA, 1993; HALFFTER; ARELLANO, 2002; ANDRESEN, 2005; GARDNER et al., 2008). Além disso, a mudança no tipo de vegetação interfere na oferta de alimento para os escarabeíneos, uma vez que a comunidade de vertebrados que disponibilizam o recurso presentes em cada ambiente também é diferente (HALFFTER; ARELLANO, 2001).

Conseqüentemente, o estabelecimento de novos ambientes a partir da transformação de habitats naturais (DAVIS et al., 2001; NICHOLS et al., 2008) faz com que essas comunidades respondam de maneira negativa a essas alterações, o que permite com que esse grupo seja utilizado como um bom instrumento na avaliação de impactos no meio ambiente (KLEIN, 1989; FAVILA e HALFFTER, 1997; DAVIS et al., 2001; HALFFTER; ARELLANO, 2002; SPECTOR, 2006).

2.3.4 Funções ecológicas

Uma função ecológica é a capacidade de processos naturais proverem benefícios e serviços que satisfaçam às necessidades do homem (DE GROOT, 1992). Uma única função pode ser realizada por diversos organismos, uma vez que a co-ocorrência destes organismos em uma mesma função se dá devido a

variação dos caracteres (*traits*) nos indivíduos conferindo as espécies de uma mesma área diferentes níveis de influência sobre as funções (GRIME, 1998; SLADE et al., 2007; COOK-PATTON; BAUERLE, 2012; TANAKA; MANO, 2012).

Os besouros rola-bostas exercem inúmeras funções ecológicas, devido, principalmente, por seu hábito alimentar e comportamental (NICHOLS et al., 2008). A ligação intrínseca com recursos efêmeros (fezes, principalmente) e o solo fazem deles importantes componentes nas funções ecossistêmicas relacionadas a incorporação de matéria orgânica em decomposição ao solo, incremento da permeabilidade e aeração dos solos, controle de parasitas e moscas vetores, dispersão secundária de sementes e polinização (SHEPHERD; CHAPMAN, 1998; KOLLER et al., 1999; AVENDAÑO-MENDOZA, et al. 2005; LOUZADA, 2008; NICHOLS et al., 2008).

Os processos relacionados à manutenção da integridade e produtividade do solo estão fortemente relacionados ao comportamento do escarabeíneos em construir galerias para a nidificação e alimentação (DE GROOT et al., 1992). Através da construção dessas galerias no solo, os rola-bostas promovem a incorporação de matéria orgânica, o aumento da aeração e aumento da infiltração e retenção de água (KIRK, 1992; MITTAL, 1993; BANG et al., 2005). Braga (2009), por exemplo, verificou que para cada 70 gramas de fezes removidas pelos rola-bostas mais de três vezes esse peso de solo é revolvido.

Os rola-bostas têm se mostrado efetivos no controle de moscas de importância médico veterinária (NICHOLS et al., 2008). A eficiência na utilização de fezes em sua alimentação faz desse grupo um grande competidor para organismos que utilizam deste mesmo recurso. As populações de moscas que atacam a produção animal, por exemplo, se desenvolvem em fezes (FLECHTMANN; RODRIGUES; COUTO, 1995). Estas sofrem uma redução significativa na sua população em áreas de maior diversidade de escarabeíneos

(RIDS DILL-SMITH, 1993; BRAGA et al., 2012). Isso se dá porque além da competição por recurso, pode ocorrer predação de moscas por ácaros foréticos e a danificação de ovos das moscas pelos besouros durante o manuseio das fezes (NICHOLS et al., 2008).

Outra função que os besouros realizam é a dispersão secundária de sementes (SLADE et al, 2007), que ocorre quando esses insetos realizam o enterrio de fezes de animais frugívoros contendo sementes (ESTRADA; COATES-ESTRADA, 1991; VULINEC, 2002). Com o uso das fezes de vertebrados, os escarabeíneos promovem o enterrio das sementes em diferentes profundidades (ANDRESEN, 2002), podendo levar à diminuição da predação destas sementes por vertebrados (ESTRADA; COATES-ESTRADA, 1991) e outros insetos. Além disso, o transporte e enterrio das sementes, em conjunto com as fezes, podem levar também à diminuição da competição entre plântulas, devido à diminuição da agregação das sementes (ANDRESEN, 1999).

2.4. Amazônia

Caracterizada pela sua vasta extensão, a Floresta Amazônica cobre um território com cerca de cinco milhões de km². Presente em nove países sul-americanos (Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Guiana, Guiana Francesa, Peru, Suriname e Venezuela) o Brasil é o que abriga maior parte da floresta com, aproximadamente, 40% do território nacional representado por este bioma. Dentro do território nacional a Floresta Amazônica estende-se principalmente pelos estados do Acre, Amazonas e Pará e pelos estados do Amapá, Roraima e Rondônia. Ao sul da Amazônia a floresta se expande acompanhando os vales de grandes afluentes do Amazonas, como o rio Tapajós, Madeira e Xingu ou de seu confluente o rio Tocantins, recobrando, portanto, grande extensão do norte dos estados de Mato Grosso e Goiás (FERRI, 1980).

Somado a isso, a Floresta Amazônica abriga o maior número de espécies endêmicas por unidade de área, altíssima diversidade de vertebrados e de plantas terrestres vasculares (IUCN et al., 2008, HUBBELL et al., 2008), sendo portanto uma das maiores e mais importantes florestas do mundo em termos de biodiversidade (ALBAGLI, 2001; COSTA; MAGNUSSON; LUIZAO, 2005; MALHI et al., 2009; STONE et al., 2009). Em uma avaliação da fauna de uma região próxima à Belém, 32 famílias de aracnídeos, 47 gêneros de formigas e 23 espécies de mamíferos foram encontrados, além do fato que em um único metro quadrado de solo de floresta de terra firme deste bioma foram contabilizados cerca de 60 mil artrópodes (ADIS; MORAIS; MESQUITA, 1987), evidenciando a grande biodiversidade neste bioma.

Muito embora a floresta Amazônica apresente a maior expressão da biodiversidade tropical do planeta, esta apresenta também a maior taxa absoluta de desmatamento florestal (MYERS, 1997; MAYAUX et al., 2005; HANSEN et al., 2008). Nos últimos anos, a Amazônia experimentou grande crescimento da atividade pecuária e do cultivo de soja, como também um aumento na implantação de rodovias, estradas e outras infraestruturas de transporte (LAURANCE, 2005). Além da perda de biodiversidade é importante ressaltar a perda de importantes serviços prestados por este bioma que estão relacionados com a produtividade agrícola nesta região (FEARNSIDE, 2005). Devido a sua importância em termos de área e a sua magnitude em termos de biodiversidade e processos ecológicos associados, o estudo de distúrbios antrópicos neste ambiente torna-se essencial, de forma que se possa estabelecer medidas conservacionistas para a preservação de sua diversidade e processos ecológicos associados.

2.4.1 O uso do solo e efeito sobre a diversidade

A preservação da biodiversidade é um dos maiores desafios da sociedade moderna, neste início de século, devido ao intenso uso dos ecossistemas naturais pelo homem. Preservar a diversidade biológica requer a utilização de enormes áreas e isso pode gerar um conflito pela utilização dos solos. Nos ecossistemas terrestres, as florestas tropicais se destacam pela sua enorme biodiversidade (BURSLEM; GARWOOD; THOMAS, 2001) e, embora ocupem apenas 7% da extensão da Terra, elas contêm mais da metade de todas as espécies conhecidas pela ciência (WHITMORE, 1990). O Brasil é detentor de uma megabiodiversidade e grande parte dela se encontra na Floresta Amazônica. A Amazônia não só mantém 60% das florestas tropicais remanescentes do mundo, mas também armazena milhares de toneladas de carbono na sua biomassa (FEARNSIDE, 2000; HOUGHTON et al., 2000).

As modificações dos habitats compreende um dos principais agentes de modificação da paisagem (NICHOLS et al., 2007). É previsto que a mudança no uso da terra, seguida pela mudança climática serão as maiores responsáveis por alterações nos padrões de biodiversidade (SALA et al., 2000). Atualmente a biodiversidade das florestas é influenciada por uma grande quantidade de processos humanos associados que atuam em diferentes escalas temporais e espaciais (GARDNER et al., 2009).

Essas modificações podem afetar a estrutura da comunidade de organismos que vivem nesse bioma, pois enquanto muitas espécies não toleram essas variações, outras são beneficiadas e conseguem colonizar ou aumentar suas populações nessas condições. Adicionalmente tem sido observadas modificações na biomassa e/ou tamanho (GARDNER et al., 2008a, SHAHABUDDIN et al., 2010), abundância (ESTRADA; COASTES-ESTRADA, 2002), número de espécies (SCHULZE et al., 2004; DIAS et al., 2008) e composição de espécies

de escarabeíneos (GARDNER et al., 2008a) devido a variação do sistema estudado.

A expansão agrícola, atuando como uma modificadora da paisagem, é a maior responsável pela mudança no uso do solo em regiões tropicais (GEIST; LAMBIN, 2002). A conversão de uma área de floresta primária resultando na sua fragmentação subdivide extensas áreas em pequenos fragmentos não contínuos, acarretando na redução da mesma e no aumento do efeito de borda (LAURANCE, 2000). Próximo às bordas ocorrem alterações microclimáticas devido ao aumento da penetração da luz solar e do vento (DIDHAM, et al. 1999), alterando a composição da fauna e da flora (GALETTI et al., 2006). Devido à maior permeabilidade na floresta, os animais silvestres ficam mais susceptíveis à caça (REYNA-HURTADO; TANNER, 2005) e a floresta fica mais vulnerável à entrada de espécies exóticas (SUAREZ; BOLGER; CASE, 1998) e à queimadas (LAURANCE, 2004). Na Amazônia a perda da biodiversidade é a principal consequência do desflorestamento e é irreversível (VIEIRA; SILVA; TOLEDO, 2005).

A intensificação das atividades agrícolas pode também levar a alterações nas funções do ecossistema, diminuição da diversidade de vegetais e de animais, reduzindo ou levando a perda total de importantes serviços para um bom funcionamento do ecossistema o que, finalmente, pode levar à perda da sua produtividade e sustentabilidade (GILLER, 1997).

3. OBJETIVOS

3.1 Objetivo geral

Este trabalho foi realizado com o objetivo de descrever os padrões gerais de diversidade beta e seus componentes de distribuição espacial para espécies e grupos funcionais da comunidade de Scarabaeinae, em múltiplos usos da terra em floresta tropical.

3.2 Objetivos específicos

- 1) Obter grupos funcionais a partir de características morfológicas e ecológicas de Scarabaeinae;
- 2) Verificar se a dissimilaridade na composição de espécies e composição de grupos funcionais em cada tipo de uso da terra e paisagem é determinada em sua maior parte por aninhamento ou por substituição.
- 3) Comparar os valores de diversidade β e seus componentes, tanto para espécies quanto para grupos funcionais, entre os tipos de uso da terra e a paisagem.
- 4) Determinar se existem diferenças entre os padrões de diversidade β de espécies e de grupos funcionais, assim como para os componentes de substituição e aninhamento em diferentes tipos de uso da terra e paisagem;

- 5) Avaliar se a remoção gradual de espécies raras/ocasionais baseado em sua abundância na amostra altera os padrões da diversidade β de espécies, assim como em seus componentes de aninhamento e substituição para uma comunidade de Scarabaeinae em diferentes tipos de uso de terra;

4. HIPÓTESES

- 1) Tanto a diversidade beta taxonômica quanto a diversidade beta funcional serão determinadas em maior parte por aninhamento do que por substituição espacial de espécies ou grupos funcionais para todos os sistemas de uso e na paisagem.
- 2) A diversidade beta taxonômica e funcional de Scarabaeinae, assim como os componentes de aninhamento e substituição, apresentarão resposta semelhante aos tipos de uso da terra presentes na paisagem. Caso isso ocorra os valores da diversidade beta e beta funcional para floresta primária e corredor de floresta primária serão menores do que os encontrados em floresta secundária e plantações de eucalipto.
- 3) Floresta secundária e eucalipto são mais afetadas pela remoção gradual de espécies raras/ocasionais. Sendo assim, o spillover afetará mais os valores de diversidade beta e seus componentes.

5. MATERIAL E MÉTODOS

5.1 Área de estudo

As coletas foram realizadas em áreas pertencentes à empresa do Grupo Orsa (Jari Celulose/Orsa Florestal). Essas áreas estão localizadas no nordeste da Amazônia brasileira, no município de Monte Dourado, divisa entre os estados do Pará e do Amapá ($00^{\circ}27'00''$ - $01^{\circ}30'00''$ S, $51^{\circ}40'00''$ - $53^{\circ}20'00''$ W) (Figura 2). A propriedade da empresa compreende uma área total de 1,7 milhões de hectares, onde mais de 500.000 ha são de matriz de floresta primária sem perturbação, cerca de 53.000 ha são de plantação de eucalipto e uma área, com aproximadamente o mesmo tamanho das áreas reflorestadas, de floresta nativa em regeneração. Existem ainda remanescentes de floresta primária que funcionam como corredores ecológicos conectando plantações de eucalipto à matriz (BARLOW et al, 2007; GARDNER et al, 2008a).

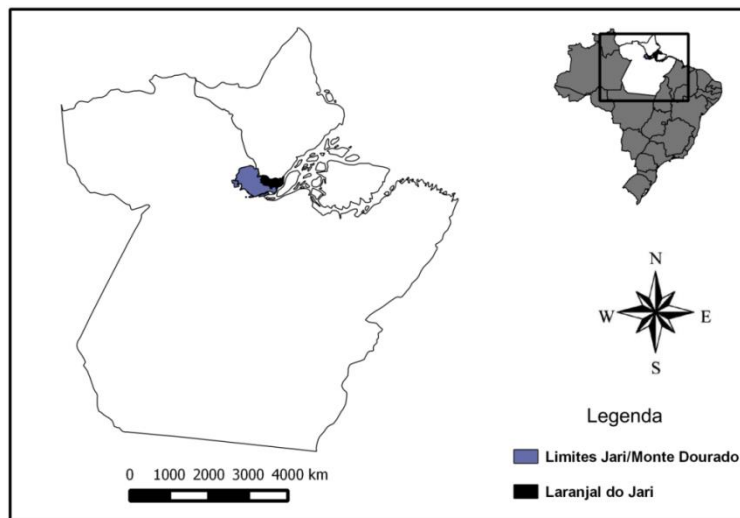


Figura 2 Localização geográfica da área de estudo, destacando-se o município de Laranjal do Jari – AP e os limites da região do Jari onde se encontra o município de Monte Dourado – PA.

Na região, o clima característico, segundo a classificação de Köppen-Geiger é do tipo Equatorial de Monção, Am, com moderada estação seca e temperaturas mínimas ≥ 18 °C. A precipitação anual acumulada fica entre 2000 à 2500 mm. A temperatura média anual situa-se em torno de 26°C com umidade relativa entre 80 e 85%. Os menores valores são observados durante o período chuvoso, que vai de dezembro a maio, enquanto, nos meses de estiagem, que vão de junho à novembro, as temperaturas médias mensais situam-se, normalmente, acima do valor médio anual (OLIVEIRA et al, 2004; KOTTEK et al, 2006).

5.1.1 Sistemas estudados

A vegetação que constitui a matriz (floresta primária) dessa região é principalmente floresta ombrófila densa das terras baixas (VELOSO et al, 1991). A vegetação do bioma é bastante variada e inclui oito formações florestais e não florestais. Essa variação faz com que a região abranja duas das quatro subprovíncias vegetacionais amazônicas, a Jari Trombetas e a planície Terciária, sendo a heterogeneidade vegetacional uma característica da primeira (RIZZINI, 1997). Como a pluviometria e a temperatura são mais ou menos constantes nessas florestas, o solo é considerado o principal fator responsável pelas variações vegetacionais encontradas. A grande maioria dos solos da região consiste de Latossolos Amarelos e Podzólicos Vermelho-Amarelo álicos. Os solos sob floresta de terra firme variam quanto aos teores de areia, silte e argila e à maior ou menor presença de cascalho (FEARNSIDE; LEAL-FILHO, 2001).

As plantações de eucalipto consistem de clones de crescimento rápido de *Eucalyptus urograndis*, com rotações de 5-7 anos. Essas culturas foram estabelecidas entre os anos de 1970 a 1980. O sub-bosque dessas áreas é periodicamente limpo e suprimido pelo uso de herbicidas (glifosato e isoxaflutol) (BARLOW et al, 2007; BARLOW et al, 2010a,b).

As áreas de floresta secundária consistem de matas em regeneração. Estas áreas, antes de vegetação nativa, foram derrubadas, cultivadas e cortadas clones das espécies dos gêneros *Eucalyptus* ou *Gmelina*. Após isto, estas foram subsequentemente abandonadas e deixadas em processo de regeneração de 1996 até o tempo atual. Essas áreas continham grande quantidade de palmeiras, *Inga* spp. e outras pioneiras. (BARLOW et al, 2007; BARLOW et al, 2010a,b).

Os corredores florestais são remanescentes de floresta primária dentro da matriz comercial de plantações de eucalipto. Estes podem ser faixas de floresta de terra firme (> 250 m de distância do curso de água mais próximo) ou matas ciliares (adjacentes aos cursos de água perene com pelo menos 2-5 m de largura) (BARLOW et al. 2010a,b).

5.2 Amostragem dos besouros Scarabaeinae

Para a amostragem dos escarabeíneos, foram selecionadas cinco áreas de florestas primárias, 17 áreas de plantações de *Eucalyptus*, 17 áreas de corredor florestal e seis áreas de floresta secundária. As coletas foram realizadas durante a estação chuvosa da região no ano de 2008.

A escala da paisagem permite selecionar áreas que são espacialmente independentes (média de distância entre os diferentes tipos de ambientes são de 30 km) e de tamanho suficiente para evitar problemas de pseudoreplicação espacial e efeito de borda (média de tamanho de 1687 ha).

Em cada área foi estabelecido um transecto de 600 metros, pelo menos a 1,5 km das respectivas bordas, no qual foram instaladas cinco armadilhas de queda do tipo *pitfall*. As armadilhas foram separadas 150 m uma das outras. A *pitfall* era composta de um recipiente plástico (18 cm de diâmetro e 15 cm de profundidade), com proteção plástica contra a chuva. O recipiente plástico foi enterrado no chão, com a abertura no mesmo nível da superfície do solo e dentro dele foram colocados cerca de 300 ml de solução de detergente líquido e sal. Em

cada armadilha foi colocado uma isca com 20g de fezes humanas dispostas dentro de um sachê feito com gaze (Figura 3). Estas armadilhas permaneceram em campo por seis dias, com retirada dos escarabeíneos e reposição da isca a cada 24 horas, totalizando cinco coletas por armadilha. Os escarabeíneos coletados nos cinco dias foram homogeneizados como uma amostra total de cada armadilha.

Os espécimes coletados foram acondicionados em álcool 70% e encaminhados para o Laboratório de Ecologia e Conservação de Invertebrados (LEGIN) da Universidade Federal de Lavras (UFLA) em Lavras- MG para triagem. A identificação foi feita com auxílio da chave dicotômica para gêneros de Scarabaeinae (VAZ-DE-MELLO et al., 2011), do guia de identificação das espécies locais e comparação com a coleção de referência já existente da área em estudo. A confirmação das espécies se deu pelo especialista no grupo Fernando Z. Vaz-de-Mello. Os espécimes *voucher* estão depositados na Coleção de Referência de Escarabeíneos Neotropicais (CREN) da UFLA e da Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT).

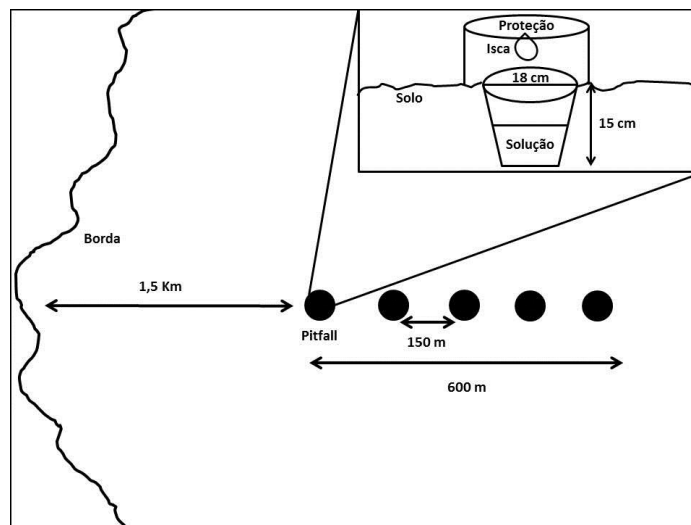


Figura 3 Desenho esquemático da distribuição de armadilhas dentro de cada transecto. Acima um esquema de uma armadilha do tipo *pitfall* iscada com fezes humanas.

5.3 Características das espécies de Scarabaeinae

Para determinar os grupos funcionais presentes nas áreas de estudos foram utilizadas cinco características: (1) biomassa, (2) período de atividade, (3) dieta, (4) estratégia de alocação de recurso e (5) índice de habilidade de voo. Essas características são frequentemente utilizadas na obtenção de grupos funcionais (BARRAGÁN et al., 2011; BEIROZ, 2012).

Os dados sobre as características de cada espécie foram baseadas em Beiroz (2012) e Vaz-de-Mello (com pess.), que determinou grupos funcionais para as mesmas espécies da mesma região de estudo. Das espécies coletadas, foi possível determinar as características de 65,6%, sendo estas, portanto, utilizadas na determinação dos grupos funcionais. A forma como essas características foram coletadas será explicada a seguir.

5.3.1 Biomassa

O tamanho corporal dos escarabeíneos está relacionado à quantidade de recurso incorporado ao solo, tamanho dos túneis escavados e a dispersão secundária de sementes. Rola-bostas grandes incorporam grande quantidade de recurso, o que favorece uma maior incorporação de nutrientes no solo, assim como a dispersão de sementes maiores junto das porções de recurso (ANDRESEN, 2002; SLADE et al., 2007; NICHOLS et al., 2008). Os maiores túneis proporcionam uma maior aeração e permeabilidade de água no solo, favorecendo o desenvolvimento de plantas (BANG et al., 2005; NICHOLS et al., 2008).

A fim de caracterizar as espécies de Scarabaeinae em seu tamanho corporal foi determinada a biomassa das espécies, já que estas duas variáveis são altamente correlacionadas (LOBO, 1993). Para cada espécie de escarabeíneo foram utilizados 15 exemplares. Estes foram secos em estufa a uma temperatura

de 40°C por três dias e posteriormente pesados em balança de precisão (0.0001g) (GARDNER et al., 2008a). Quando a quantidade de exemplares não era suficiente para completar a série, todos os indivíduos eram pesados ou então, utilizados dados do banco de dados do laboratório de Ecologia e Conservação de Invertebrados da UFLA. Os grupos foram divididos em grandes (Gr), médios (Me) e pequenos (Pe) por método visual dentro de uma distribuição decrescente da biomassa das espécies (Figura 4).

5.3.2 Período de atividade

A divisão em grupos que procuram alimento em horário diferente está relacionada à competição pelo recurso, assim como a preferência das espécies pelo melhor horário de voo em relação à temperatura e as variações climáticas (GILL, 1991; FEER; PINCEBOURDE, 2005).

Para caracterizar as espécies em seus períodos de atividade foram instaladas cinco armadilhas *pitfall* nos quatro sistemas de uso do solo iscadas com fezes humanas, distantes 100 m entre si em um transecto de 400 m. Estas foram inicialmente instaladas às 7:00 horas e coletadas às 18:00 horas e 6:00 horas, com reposição da isca ocorrendo às 19:00 horas. As armadilhas permaneceram no campo por 24 horas. As espécies que apresentaram porcentagem de queda igual ou maior que 80% (de no mínimo cinco indivíduos) do total capturado entre o período de 7:00 horas às 18:00 horas foram consideradas diurnas (Di) e entre o período de 19:00 horas até 6:00 horas, determinadas como noturnas (No). Abaixo dessa porcentagem as espécies foram consideradas generalistas de período de atividade (G) (MONTES-DE-OCA; HALFFTER, 1995). As espécies crepusculares (Cr) foram determinadas pela bibliografia e através de consulta a especialistas.

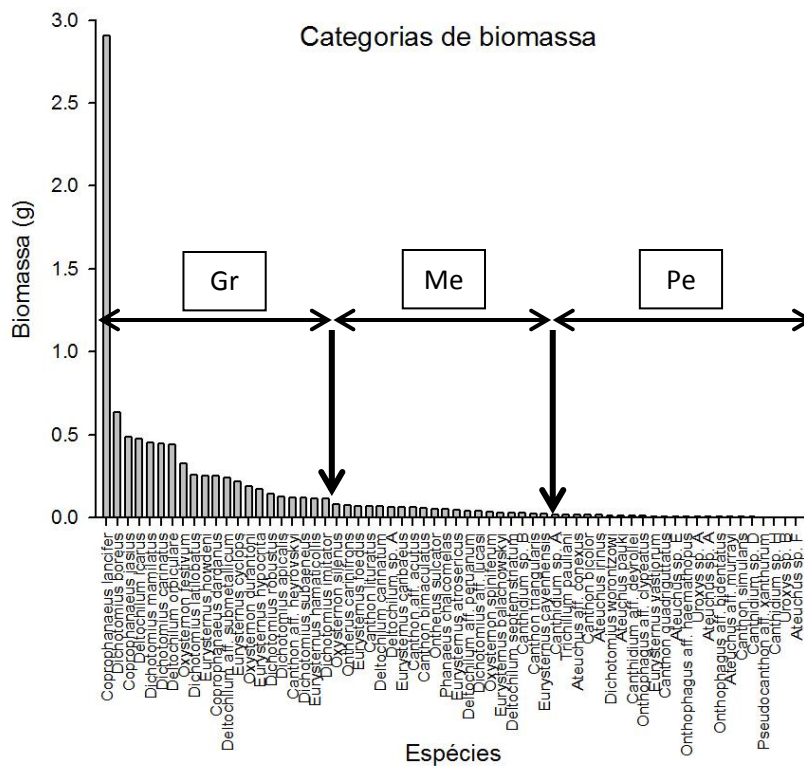


Figura 4 Determinação das categorias de biomassa das espécies de Scarabaeinae. Gr = Grande; Me = Médio; Pe = Pequeno.

5.3.3 Dieta

O tipo de recurso utilizado pelos rola-bostas está relacionado à remoção de matéria em decomposição (fezes ou carcaça) da superfície do solo, promovendo o aumento de nutrientes disponíveis no solo como também o aumento na taxa de mineralização do nitrogênio (BERTONE, 2004; YAMADA et al., 2007; NICHOLS et al., 2008).

Para obtenção dos dados da preferência alimentar dos Scarabaeinae, foram instalados grids de três por sete armadilhas, equidistantes em 100 m. As

armadilhas de solo foram iscadas alternadamente com 30 g de fezes e 30 g de carcaça (Figura 5). A especificidade da dieta foi determinada pela incidência de queda dos indivíduos nas diferentes iscas, sendo considerados especialistas quando capturados em número maior ou igual a 80% de indivíduos do total de uma espécie em cada isca. Foram determinadas coprófagas (Co) as espécies especialistas em fezes, necrófagas (Ne) as espécies especialistas em carcaça. Foram consideradas generalistas (G) as espécies capturadas para mais de um tipo de isca (HALFFTER; ARELLANO, 2002).

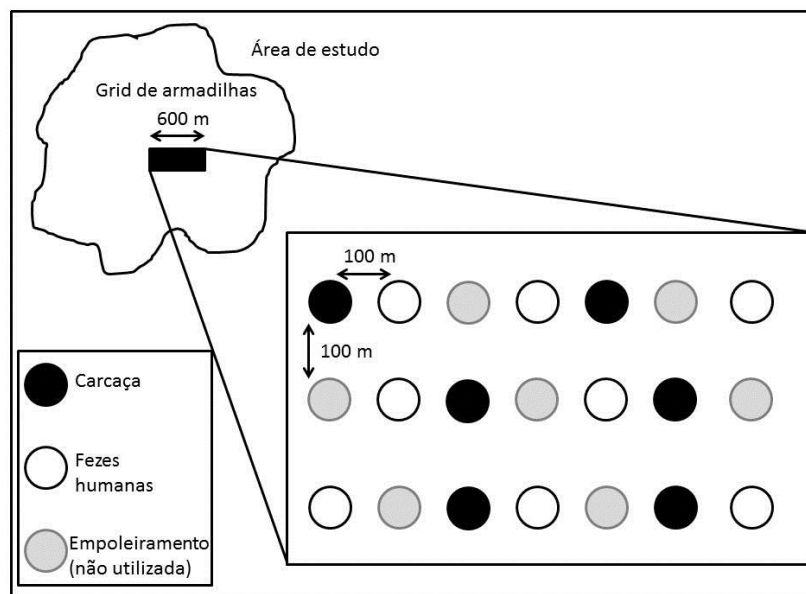


Figura 5 Distribuição das armadilhas para obtenção da dieta das espécies de Scarabaeinae.

Fonte: Adaptado Beiroz (2012)

5.3.4 Estratégia de alocação de recurso

As diferentes formas de alocação de recurso permitem que as espécies de Scarabaeinae reduzam a competição intra e interespecíficas por alimento e

espaço. Além disso, estas estratégias estão relacionadas à aeração, permeabilidade e descompactação do solo, assim como a dispersão secundária de sementes. Rola-bostas escavadores desempenham um papel na bioturbação do solo movendo grandes quantidades de solo durante a construção do ninho (MITTAL, 1993). A dispersão secundária de semente ocorre vertical e horizontalmente, pela ação combinada de escavadores e rola-dobras, respectivamente (ANDRESEN e LEVEY, 2004; NICHOLS et al., 2008).

Hanski e Cambefort (1991) propõem que todos os membros de cada gênero apresentam o mesmo comportamento de alocação de recurso e distinguem as guildas funcionais pelo gênero da espécie ou de acordo com o comportamento observado. Sendo assim, as espécies foram classificadas em: escavadores (Es) (paracoprídeos, cavam túneis e enterram porções do recurso abaixo ou adjacente ao local), residentes (Re) (endocoprídeos, onde vivem dentro ou logo abaixo do recurso) e rola-dobras (Ro) (telecoprídeos, os quais retiram porções do recurso e rola para longe da fonte) (HALFFTER; MATTHEWS, 1966).

5.3.5 Índice de habilidade de voo

O comprimento e forma da asa são altamente correlacionados com a habilidade de voo das espécies de Scarabaeinae. (SOUTHWOOD, 1966; SAETHBER, 1981). Asas longas e estreitas permitem um voo planado, enquanto asas curtas e largas uma maior manobrabilidade (DUDLEY, 2000).

Para determinar o comprimento e forma da asa e inferir sobre a habilidade de voo foram utilizados dois índices: carga unitária e índice de estreiteza da asa (DUDLEY, 2000). O índice de estreiteza está relacionado com o tamanho e o formato da asa (HILDEBRAND, 1995). A carga unitária representa a quantidade de massa corporal que é sustentada por cada milímetro

quadrado da área da asa (VOGEL, 1981). Analisados juntos, a carga unitária com baixo valor e o índice de estreiteza com alto valor, predispõe a um voo a longa distância (WOOTTON; BETTS, 1988). Já um baixo valor para o índice de estreiteza infere sobre a asa com uma tendência a forma elíptica, capaz de sustentar maior peso por unidade de área. Esse formato da asa permite que o animal decole e acelere rapidamente, com um controle sobre o voo mais preciso e uma manobrabilidade maior (HILDEBRAND, 1995).

Para calcular o índice de estreiteza (Ie) (HILDEBRAND, 1995) foram medidos a asa de cada espécie, a área e a envergadura da asa (2x comprimento + largura mediana), já para a carga unitária (CUn) (VOGEL, 1981), foram utilizados o peso e a área corporal (comprimento x largura). As medições da asa foram feitas em lupa digital Leica M205A por meio do programa LAS V3.7. As medidas corporais foram feitas por paquímetro digital. Os índices foram calculados pelas seguintes fórmulas:

$$\mathbf{Ie = Envergadura^2 / \text{Área da asa}}$$

$$\mathbf{CUn = \text{Peso} / \text{Área corporal}}$$

A fim de determinar a habilidade de voo (I.H.V.) de cada espécie foram utilizados dos dois índices na seguinte fórmula (ALVES, 2010):

$$\mathbf{I.H.V. = [(CUn+Ie)/CUn]/1000}$$

Para esse índice foram retiradas as asas de 15 exemplares de cada espécie, obtendo um valor médio para cada. A partir do índice de habilidade de voo as espécies foram divididas em categorias com espécies com alta (Al), média (Md) e baixa (Ba) habilidade de voo (Figura 6). As categorias foram determinadas por método visual da distribuição decrescente dos índices de habilidade de voo.

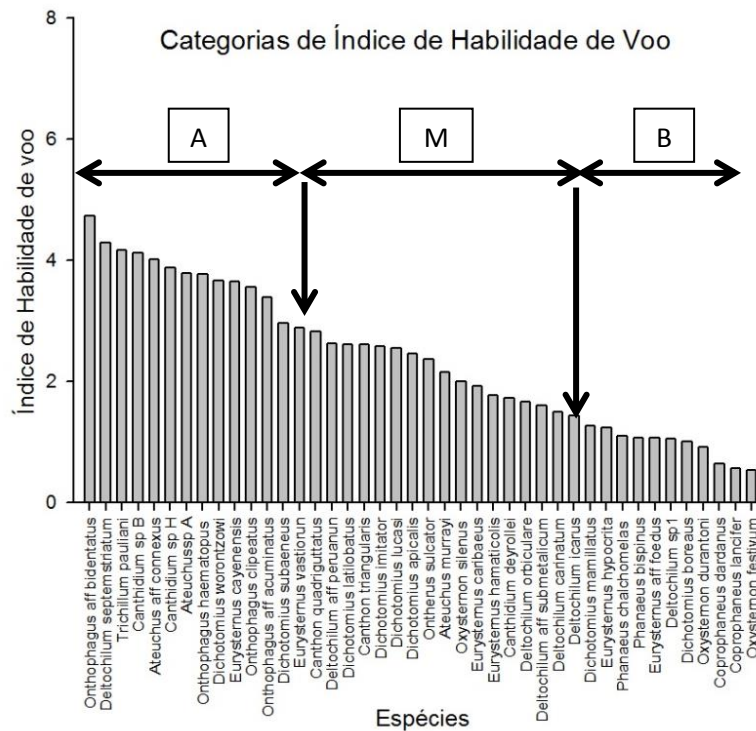


Figura 6 Determinação das categorias de índice de habilidade de voo de Scarabaeinae. A = Alta; M = Média; B = Baixa.

5.4 Análise dos dados

5.4.1 Geração de grupos funcionais

A partir das características mensuradas no item 5.3 foram gerados grupos funcionais através da análise de agrupamento baseado na distância de

similaridade de Ward. O método de Ward consiste em um procedimento de agrupamento hierárquico no qual a medida de similaridade usada para juntar agrupamentos é calculada como a soma de quadrados entre os dois agrupamentos feitos sobre todas as variáveis. Esse método tende a resultar em agrupamentos de tamanhos aproximadamente iguais devido a sua minimização de variação interna. Em cada estágio, combinam-se dois dos agrupamentos que apresentarem menor aumento na soma global de quadrados dentro do dendograma (HAIR et al., 2005).

A partir do dendograma gerado foi selecionado o ponto de corte na distância de Ward em 0,5 (CASANOVE; PLA; DI RIENZO, 2011). Os grupos funcionais formados foram utilizados de forma análoga a espécies dentro da matriz de espécie *versus* sítio de coleta para as análises de diversidade beta de grupo funcional.

Para averiguar a existência de diferenças significativas entre as médias de ocorrência de grupos funcionais para cada tipo de uso da terra (floresta primária, corredor de floresta primária, floresta secundária e plantações de eucalipto), modelos lineares generalizados foram gerados (GLM), com os valores de médios de ocorrência de grupo funcional como variável explicativa e os tipos de uso da terra como variável resposta com distribuição normal (Gaussiana) dos dados.

Para avaliar as possíveis diferenças entre os sistemas de uso da terra, efetuou-se uma análise de contraste. Os modelos lineares generalizados foram submetidos à análise de resíduo para adequação da distribuição de erros (CRAWLEY, 2002). Todas as análises também foram efetuadas utilizando-se o software R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2013).

5.4.2 Diversidade beta

5.4.2.1 Reamostragem

Para evitar que a diferença no número de áreas interferisse nos valores de diversidade beta, foi feita uma reamostragem no qual o número de áreas selecionadas em cada randomização dentro de cada sistema é igual ao número de áreas do sistema com menor repetição (floresta primária $n= 5$). Esse procedimento foi repetido 1000x e seus valores foram utilizados em todas as análises apresentadas. Para análise em nível de paisagem a reamostragem foi feita dentro de todas as áreas. Esse procedimento foi realizado no pacote *betapart* no software R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2013).

5.4.2.2 Efeito de espécies raras e ocasionais

Para verificar se a remoção de espécies raras ou ocasionais interfere nos resultados, foram feitas curvas de remoção de espécies, no qual foram retiradas espécies com abundâncias nas amostras entre 1 e 10 indivíduos e calculado os índices de diversidade. O modelo e análises foram feitos no software R por meio do pacote *SharedS* (FRAZÃO et al., em preparação; R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2013).

5.4.2.3 Diversidade beta e seus componentes

Para este trabalho, utilizou-se da abordagem de Baselga (2010, 2012), que propõe que a diversidade beta global, medida pelo índice de Sorensen (1948) (β_{sor}), pode ser decomposta matematicamente no índice de dissimilaridade de Simpson (1943) (β_{sim}), que representa a substituição espacial e um novo índice de dissimilaridade resultante da perda sequencial de espécies entre sítio amostrais, levando ao aninhamento (β_{nes}). Para essa análise foi usado

as funções *beta.multi* do pacote *betapart* (BASELGA; ORME, 2012). Essas análises foram realizadas com o programa R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2013).

Para essas análises, foi definida, como diversidade beta taxonômica, a diversidade beta obtida utilizando-se espécies, e a diversidade beta funcional a diversidade beta obtida por meio do uso de grupos funcionais. Os padrões da diversidade beta taxonômica e diversidade beta de grupo funcional foram demonstrados pela média dos valores de diversidade beta da reamostragem. Os componentes da diversidade β_{sim} e β_{nes} foram transformados em proporção para comparação entre os sistemas e a paisagem.

Para averiguar a existência de diferenças significativas entre os valores de β_{sor} , β_{sim} e β_{nes} , tanto para diversidade beta taxonômica como beta de grupo funcional para cada tipo de uso de solo (floresta primária, corredor de floresta primária, floresta secundária e plantações de eucalipto) e a paisagem, modelos lineares generalizados foram gerados (GLM), com os valores de diversidade beta e diversidade beta de grupo funcional e seus componentes como variável resposta e os tipos de uso da terra e paisagem como variável explicativa. Para essas análises foi utilizada a distribuição do tipo quasi-binomial.

Para avaliar as possíveis diferenças entre os sistemas de uso da terra e da paisagem, efetuou-se uma análise de contraste. Os modelos lineares generalizados foram submetidos à análise de resíduo para adequação da distribuição de erros (CRAWLEY, 2002). Todas as análises também foram efetuadas utilizando-se o software R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2013).

6. RESULTADOS

6.1 Padrões de riqueza de espécies

A riqueza total obtida nos sistemas de uso da terra foi de 99 espécies, sendo que 76 espécies ocorreram em floresta primária, 74 em corredor de floresta primária, 53 em floresta secundária e 61 em eucalipto. Do total de espécies apresentadas neste estudo 20,2% das espécies foram exclusivas de um sistema, 35,3% foram encontradas em todos os sistemas e 23,2% das espécies não foram encontradas em floresta primária, que é o representante da matriz na região (Figura 7). Das espécies coletadas nas áreas, foi possível determinar as características de 65,6%, estas, portanto, utilizadas na determinação dos grupos funcionais. Estas espécies representam 93,2% do total de indivíduos coletados.

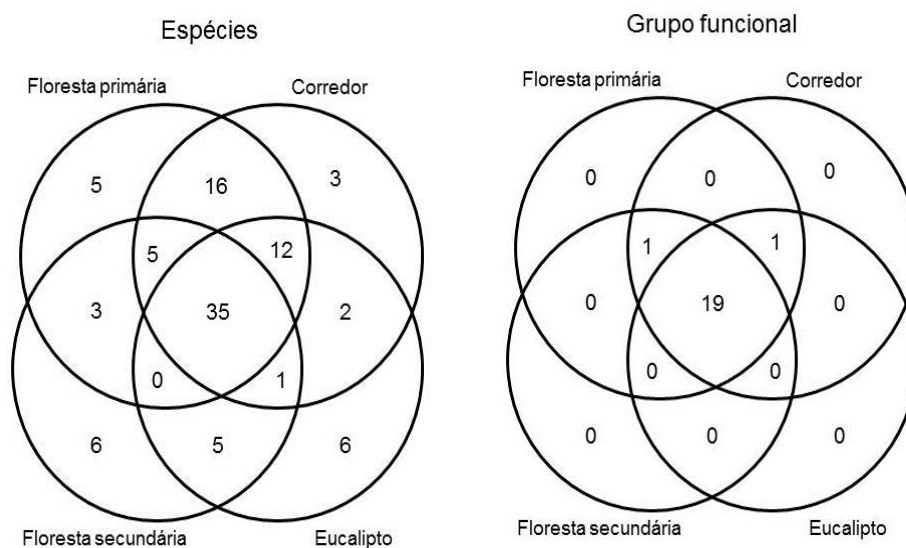


Figura 7 Diagrama de Venn mostrando o compartilhamento de espécies e grupos funcionais entre quatro tipos de sistema de uso da terra.

6.2 Padrões de riqueza de grupos funcionais

Através do método de agrupamento pela distância de Ward foram gerados 21 grupos funcionais, sendo que todos estão presentes em floresta primária e corredor de floresta primária. Para floresta secundária, não ocorreu o grupo 14 que é formado por duas espécies (*Deltochilum icarus* Oliver, 1789 e *Deltochilum orbiculare* Lansberge, 1874) e para eucalipto não ocorreu o grupo 7 também formado por duas espécies (*Canthon aff. heyrovskyi* e *Deltochilum aff. submetallicum*). Nestes grupos as características em comum entre as espécies são, principalmente, grandes (Gr) e roladores (Ro). Os sistemas de uso da terra diferiram em relação à média de ocorrência de grupos funcionais ($F = 11,92$, $p < 0.001$). Embora a maior parte dos grupos esteja presente em todos os usos do solo, a média de grupos por área é menor nos sistemas que passaram pela ação antrópica, sendo que as médias por área em floresta primária é 17,6, corredor é 12,8, floresta secundária é 12,1, eucalipto é 10,1 (Figura 8). A distribuição das espécies em seus respectivos grupos funcionais estão melhor detalhadas no APÊNDICE A.

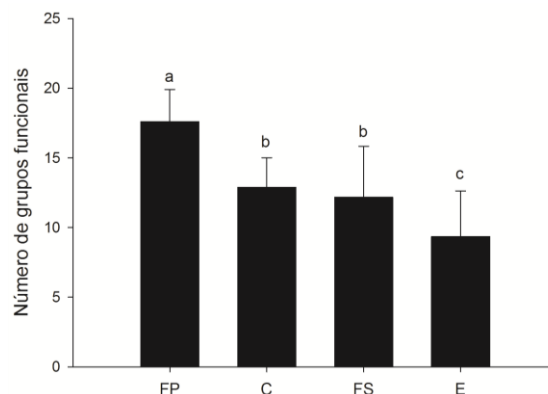


Figura 8 Valores médios de grupos funcionais dentro de múltiplos usos do solo. FP = floresta primária; C = Corredor de floresta primária; FS = floresta secundária; E = eucalipto.

6.3 Partição da diversidade beta

Quando comparadas as proporções de cada componente da diversidade beta (β_{sim} e β_{nes}), tanto taxonômica quanto funcional, todos os sistemas e a paisagem mostraram-se em maior parte com a dissimilaridade determinada por substituição espacial ($> 70\%$ em espécies e $> 60\%$ em grupos funcionais), com exceção de floresta primária, que apresentou um padrão de aninhamento para grupos funcionais ($> 50\%$) (Figura 9).

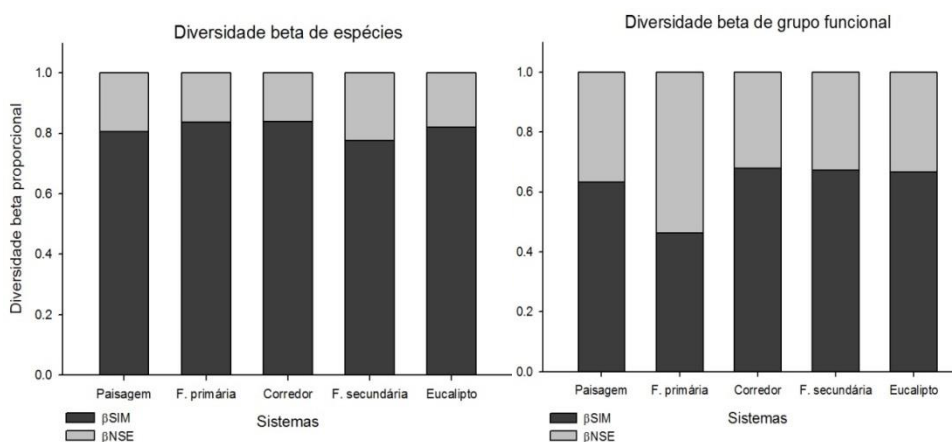


Figura 9 Proporção dos componentes de diversidade beta para espécies e grupos funcionais. F. primária = floresta primária; F. secundária = floresta secundária.

6.4 Comparação dos valores de diversidade beta

6.4.1 Diversidade beta taxonômica

Os sistemas de uso da terra diferiram em relação aos valores de diversidade beta global (β_{sor}) ($F = 2279$, $p = 0.001$), dissimilaridade por substituição (β_{sim}) ($F = 687.71$, $p < 0.001$) e dissimilaridade resultante de aninhamento (β_{nes}) ($F = 429.9$, $p < 0.001$) baseado na composição de espécies. Os valores da diversidade beta global e dissimilaridade por substituição

apresentaram o mesmo padrão, onde os maiores valores foram encontrados nos sistemas com maior intensidade de uso. Para os dois índices, o eucalipto apresentou o maior valor de diversidade beta, seguido de paisagem, floresta secundária, corredor e floresta primária que não diferiram entre si. A dissimilaridade resultante de aninhamento mostrou um padrão diferente do apresentado pela diversidade beta global e dissimilaridade por substituição. O maior valor foi encontrado em floresta secundária, seguido de eucalipto, paisagem, e, por fim corredor e floresta primária, que não foram diferentes significativamente (Figura 10; Tabela 1).

Tabela 1. Valores de diversidade beta e seus componentes para riqueza de espécies e grupos funcionais de Scarabaeinae em múltiplos usos da terra na Amazônia brasileira – Brasil - 2008.

Sistema	Espécie			Grupo funcional		
	SIM ¹	NES ²	SOR ³	SIM ¹	NES ²	SOR ³
Paisagem	0.569082	0.133724	0.702807	0.319637	0.181414	0.501051
Floresta primária	0.5	0.097015	0.597015	0.118421	0.137135	0.255556
Floresta secundária	0.527815	0.152764	0.680579	0.33343	0.162752	0.496182
Corredor	0.497044	0.097685	0.59473	0.25958	0.12224	0.38182
Eucalipto	0.589516	0.125787	0.715303	0.367456	0.177596	0.545051

¹Índice de diversidade beta de Simpson; ²Diversidade beta resultante de aninhamento; ³Diversidade beta global.

Fonte: LECIN/UFLA

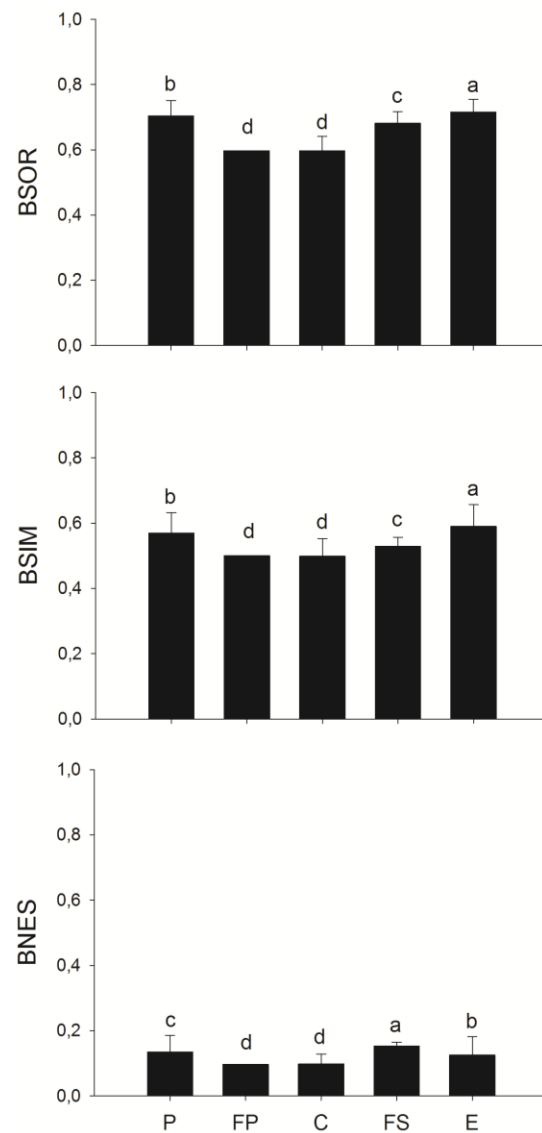


Figura 10 Média \pm desvio padrão dos valores de Bsor (diversidade beta global), β_{sim} (dissimilaridade por substituição) e Bnes (dissimilaridade resultante de aninhamento) baseado na composição de espécies registrado para diferentes sistemas de uso da terra na Amazônia brasileira (P = paisagem, FP = floresta primária, C = corredor, FS = floresta secundária e E = eucalipto). Letras diferentes significam diferenças significativas ($p < 0.05$).

6.4.2 Diversidade beta funcional

Os sistemas de uso da terra diferiram em relação aos valores de diversidade beta global (β_{sor}) ($F = 5432.1$, $p = 0.001$), dissimilaridade por substituição (β_{sim}) ($F = 3517.7$, $p < 0.001$) e dissimilaridade resultante de aninhamento (β_{nes}) ($F = 391.25$, $p < 0.001$) baseado na composição de grupos funcionais. A diversidade beta global foi maior no eucalipto, seguido pela paisagem e floresta secundária, que não diferiram entre si. Os menores valores de diversidade beta global foram encontrados no corredor e floresta primária respectivamente. A dissimilaridade por substituição apresentou o mesmo padrão citado acima, contudo a floresta secundária e paisagem diferiram entre si. A paisagem e eucalipto apresentaram valores maiores e semelhantes estatisticamente em relação a dissimilaridade resultante de aninhamento. O segundo maior valor foi encontrado na floresta secundária, seguida pela floresta primária e eucalipto (Figura 11; Tabela 1).

Quando analisados em nível de espécies os índices β_{sor} e β_{sim} demonstraram valores maiores do que quando analisados em nível de grupo funcional. Já β_{nes} apresentou valores menores (Figura 10 e 11; Tabela 1).

6.5 Curvas de remoção de espécies

As curvas de remoção de espécies demonstraram pouca alteração para diversidade beta global e dissimilaridade por substituição em eucalipto ao longo da remoção de espécies, enquanto que para floresta secundária, corredor e floresta primária apresentaram-se maiores variações a partir da remoção de espécies com três indivíduos. Diferentemente do eucalipto que permaneceu com padrões inalterados ao longo da remoção, floresta primária e corredor apresentaram algumas modificações em seus padrões para diversidade beta

global e floresta secundária, floresta primária e corredor para dissimilaridade por substituição (Figura 11).

Os valores de dissimilaridade resultante de aninhamento apresentaram menor interferência da remoção de espécies raras em eucalipto e floresta primária. Para floresta secundária a remoção de espécies com três indivíduos foi o maior responsável pelas mudanças nos valores de β_{nes} enquanto que em corredor a remoção de espécies com abundância igual a 1 resultou em alterações nos padrões de dissimilaridade resultante de aninhamento entre todos os sistemas exceto eucalipto (Figura 11). É importante dizer que maior parte dos valores de diversidade beta mantiveram o padrão inicial após a remoção de espécies com abundâncias igual a 10 indivíduos, mesmo para sistemas que comumente apresentam muitas espécies ocasionais (floresta secundária). Comparados com a paisagem como um todo, a remoção de espécies apresentou pouca variação em β_{sor} , β_{sim} e β_{nes} com mudanças de padrão somente em β_{nes} .

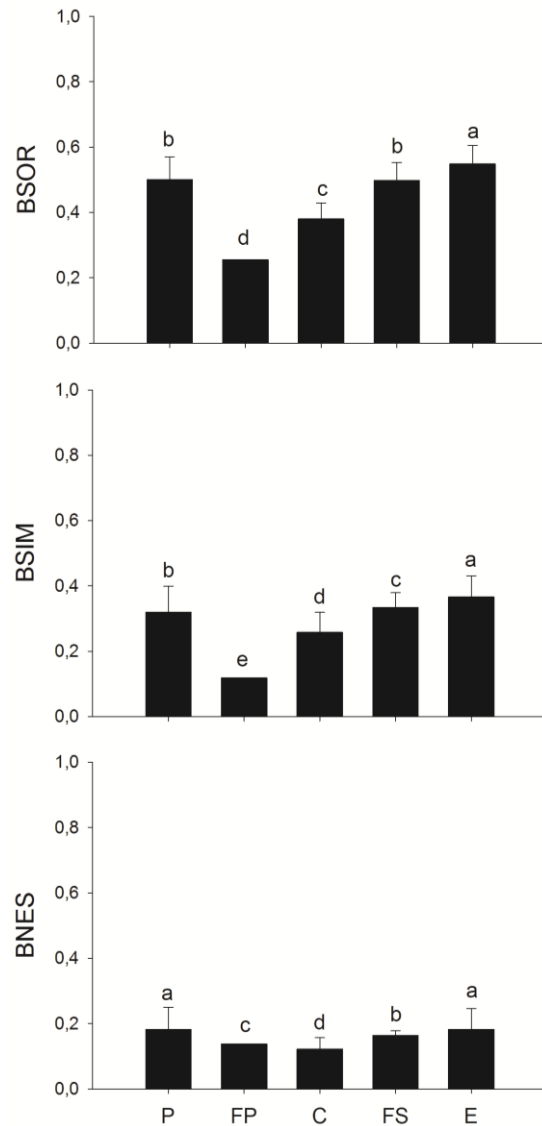


Figura 11 Média \pm desvio padrão dos valores de Bsor (diversidade beta global), Bsim (dissimilaridade por substituição) e Bnes (dissimilaridade resultante de aninhamento) baseado na composição de grupos funcionais registrado para diferentes sistemas de uso da terra na Amazônia brasileira (P = paisagem, FP = floresta primária, C = corredor, FS = floresta secundária e E = eucalipto). Letras diferentes significam diferenças significativas ($p < 0.05$).

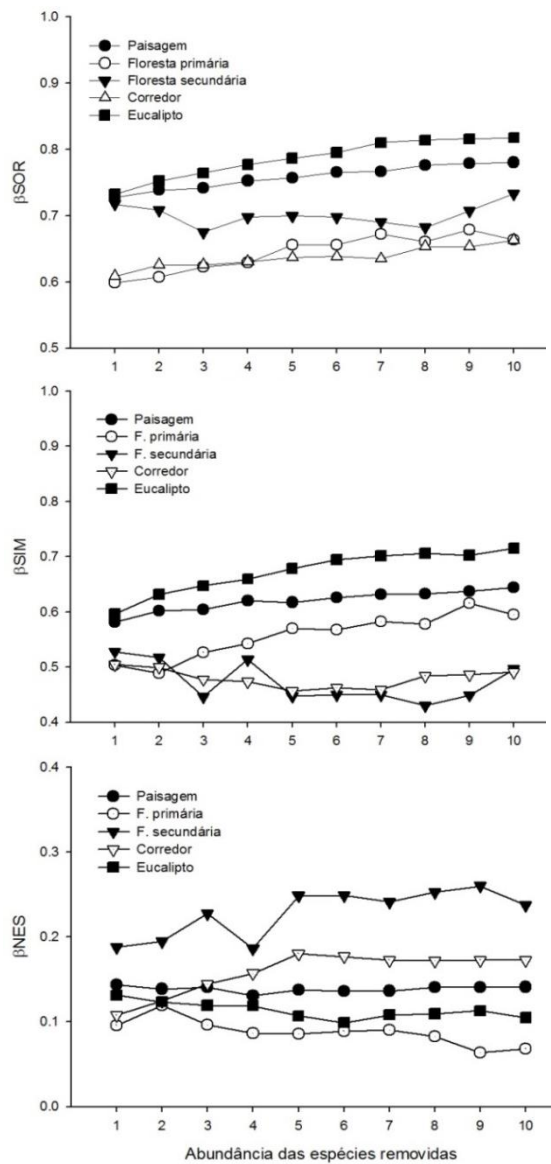


Figura 12 Curvas de remoção de espécies com base em suas abundâncias nas amostras. β_{sor} = diversidade beta global; β_{sim} = dissimilaridade por substituição; β_{nes} = dissimilaridade resultante de aninhamento.

6.6 Diversidade beta da paisagem

O padrão apresentado pela paisagem tem valores altos de diversidade beta, com altos valores de substituição. Essas características são determinadas para espécies, principalmente pela contribuição de quase 22% das espécies coletadas distribuídas nos três tipos de uso que sofreram modificações na região de estudo, uma vez que os valores de diversidade beta para floresta primária, mesmo com, aproximadamente 76% das espécies da paisagem, apresentaram índices baixos de diversidade beta em todos os resultados (Figura 6, 9; Tabela 1). Já para grupo funcional a maior contribuição para os valores altos de diversidade beta é a distribuição irregular de todos os grupos funcionais dentro dos sistemas modificados, uma vez que floresta primária contribui pouco para a diversidade, devido aos seus baixos valores de dissimilaridade de Sorensen e dissimilaridade por substituição de espécies. (Figura 7, 11; Tabela 1)

7. DISCUSSÃO

Os padrões de diversidade beta taxonômico e funcional demonstraram um aumento nos valores de diversidade beta global (β_{sor}) e dissimilaridade por substituição (β_{sim}) seguindo a intensificação do uso da terra. Todos os sistemas estudados apresentaram um padrão de substituição espacial de espécies, exceto por floresta primária que demonstrou que a maior parte da dissimilaridade deste sistema é provocada por aninhamento. Comparados os valores de diversidade beta dos sistemas com a paisagem, esta apresentou um alto valor de substituição espacial. Em corredor florestal a presença de espécies ocasionais ou raras interfere nos padrões de aninhamento e substituição deste sistema. Os representativos valores de substituição, tanto de espécies quanto de grupos funcionais, indicam que a intensidade de uso do solo provoca uma acentuada alteração na composição das espécies de rola-bosta na Amazônia, e esta alteração acarreta uma instabilidade funcional devido à alta troca de características (*traits*).

7.1 Riqueza de espécies

As áreas de floresta primária, junto a corredor de floresta primária apresentam uma maior riqueza de espécies, enquanto que a floresta secundária apresentou o menor número e eucalipto uma riqueza entre corredor e floresta secundária. Os padrões de riqueza de espécies para a comunidade de Scarabaeinae deste trabalho vão ao encontro de outros resultados apresentados para o mesmo grupo em sistemas de múltiplos usos da terra na Amazônia. Esses trabalhos mostraram que a conversão de florestas nativas em outros tipos de usos da terra faz com que a comunidade de rola-bostas responda de maneira semelhante, ao qual a maior perda em riqueza de espécies e alterações na

estrutura e composição dessas comunidades ocorre em sistemas com maior intensidade de uso (SCHEFFLER, 2005; GARDNER et al., 2007; GARDNER et al., 2008a; BRAGA et al., 2012; BRAGA et al., 2013; KORASAKI et al. 2013).

A transformação da paisagem em um mosaico de diferentes usos da terra é uma alarmante ameaça a biodiversidade (BALMFORD; GREEN; PHALAN, 2012) e a resposta de diferentes taxas tem corroborado ainda mais com os efeitos negativos dessa mudança (BARLOW et al., 2007). Para rola-bosta esse efeito negativo pode estar relacionado ao tipo de vegetação uma vez que esse grupo é sensível a mudanças na estrutura desses ambientes (HALFFTER; MATTHEWS, 1966; HALFFTER; ARELLANO, 2002; NICHOLS et al., 2007; GARDNER et al., 2008a; SHAHABIDDIN et al., 2010; SHAHABIDDIN, 2010). Floresta secundária e eucalipto no Jari, normalmente, são caracterizados pelo dossel baixo e relativamente abertos com ambientes quentes e secos no sub-bosque. Essa diferença microclimática ajuda a explicar o empobrecimento das comunidades de Scarabaeinae na região (GARDNER et al., 2008a).

Em corredor, apesar de ser um sistema alterado, apresenta a manutenção de boa parte das espécies de floresta primária. Isso se deve ao fato que essas áreas formam fragmentos florestais pouco modificados em seu interior e estão em boa parte conectando áreas de floresta primária contínua. A manutenção de espécies em fragmentos florestais está diretamente relacionada à qualidade deste fragmento, onde um menor efeito de borda, manutenção da cobertura florestal e conectividade com outros remanescentes florestais é crucial para a permanência das espécies, ajudando a manter comunidades semelhantes às encontradas em áreas intactas (QUINTERO e ROSLIN, 2005; NICHOLS et al., 2007; ARELLANO; LÉON-CORTÉS; HALFFTER, 2008; BARLOW et al, 2010b; AUDINO, 2011; QIE et al., 2011).

Para floresta secundária a menor riqueza ressalta o que recentes trabalhos vêm demonstrando a respeito destes sistemas em recuperação. Estes

sistemas podem apresentar padrões de riqueza tão ou mais baixos do que os encontrados em monocultivos (BARLOW et al., 2007; GARDNER et al., 2008a, OLIVEIRA, 2011). Florestas secundárias tem alta dependência da disposição dos fragmentos na paisagem, além de que a qualidade dos habitats em floresta secundária pode variar muito de uma área para outra, permitindo intensas modificações no padrão de riqueza dessas áreas (PERFECTO; VANDERMEERT, 2002; HAWES et al., 2009; OLIVEIRA, 2011). Muitos grupos, dentre eles rola-bostas, tem apresentado uma relevante riqueza de espécies em plantações de eucalipto, embora, muitas funções ecossistemas possam ter sido perdidas (BARLOW et al., 2007).

7.2 Grupos funcionais

Os diferentes grupos funcionais estiveram presentes em quase todos os sistemas. Apesar dessa distribuição quase igualitária, a média de grupos por área demonstra que em áreas com maior intensidade de uso da terra, a frequência de ocorrência destes é bastante afetada. Corredor, floresta secundária e eucalipto têm em média um pouco mais da metade do total de grupos, diferentemente de floresta primária, que possui uma média bem mais próxima do total. Características convergentes em espécies próximas intensificam a competição por um mesmo recurso, uma vez que estas apresentam forma similar de utilização (FLORES; BELTRAN, 2000). Essa competição intra e intergrupo pode ser responsável pela ocorrência ou não de grupos funcionais dentro de determinados ambientes. Junto à isso, a sensibilidade das características nas espécies pode levar à permanência ou extinção destas no ambiente, o que reduz o número de espécies redundantes, ou pelo menos a redução da variabilidade das características (TURVEY; FRITZ, 2011). Portanto, a perda de algumas espécies dentro de um grupo funcional, ou eventualmente o grupo funcional inteiro se dá

pela sensibilidade das características, e conseqüentemente das espécies frente às alterações ambientais (NAVARRETE; HALFFTER, 2008; BARRAGÁN et al., 2011).

Os grupos, que não estiveram presentes em floresta secundária e eucalipto, tinham em comum as características grandes (Gr) e roladores (Ro) e vão ao encontro dos resultados encontrados por Nichols et al. (2013). Um parâmetro que influencia a sensibilidade é o tamanho dos organismos, já que as espécies maiores são mais suscetíveis à extinção por necessitarem de mais recurso, menor prole e população, além de encontrarem mais facilmente barreiras durante seu voo (DOUBE, 1990; CARDILLO et al., 2005; GARDNER et al., 2008a; LARSEN et al., 2008). Adicionalmente as espécies grandes são as principais responsáveis pela realização das funções ambientais, principalmente na dispersão secundária de sementes (ANDRESEN, 2002). A ausência de roladores pode estar relacionada ao fato que as altas temperaturas do solo e do ar em áreas degradadas afetam esses indivíduos uma vez que estes cavam tuneis mais superficiais (HALFFTER; EDMONDS, 1982) e a taxa de sobrevivência das larvas pode ser reduzida pela redução na umidade do solo (SOWIG, 1995). Outra evidência sugere também que o aumento da serrapilheira em plantações florestais pode impactar o sucesso reprodutivo dos roladores por dificultar o deslocamento da porção de recurso (NICHOLS et al., 2013).

7.3 Padrões de aninhamento e substituição funcional e taxonômico

A composição de espécies apresentou um padrão de substituição para todos os sistemas e a paisagem como um todo. A diversidade e composição de espécies em comunidades são fundamentalmente formadas pela colonização de espécies do pool regional *versus* a extinção de espécies residentes por meio de eventos estocásticos e seleção natural (VELLEND, 2010). Mudanças contínuas

da composição são assim inerentes à comunidade, mas as atividades humanas estão cada vez mais influenciando a colonização e extinção de espécies e, portanto também os padrões da biodiversidade. Em locais com presença humana, a perda de espécies residentes é frequentemente acompanhada pela colonização de um pequeno conjunto de espécies nativas e exóticas que persistem em ambientes antropizados (MCKINNEY; LOCKWOOD, 1999; CLAVEL; JULLIARD; DEVICTOR, 2011).

A mudança no uso da terra segue essa aceleração de troca de espécies, visto que a composição das espécies nesses sistemas apresenta alto grau de substituição (BARLOW et al., 2007; PARRY et al., 2007; HAWES et al., 2009; WANGER et al., 2010). Isso ocorre, possivelmente, porque nessas áreas a permanência de corredores de floresta primária minimizam as barreiras ecológicas entre os sistemas. Corredores e fragmentos bem manejados conseguem manter uma boa parte das espécies de floresta primária de besouros rola-bostas (BARLOW et al., 2010b) e funcionam como um facilitador na dispersão das espécies para os outros sistemas mais degradados (HILL, 1995). Corroborando com isso o fato que somente 20% das espécies não estão presentes em mais de um sistema. Nesses sistemas, a maior parte da colonização e permanência das espécies se dá pela perspectiva da dispersão de assembleia (HUBBELL, 2001). Esta teoria afirma que comunidades são abertas, de dispersão aleatória, com assembleias de espécies não equilibradas e em grande parte distribuídas ao acaso. O alto valor de substituição dentro de floresta primária deve-se ao fato que a Amazônia não possui uma biodiversidade homogênea (TOUMISTO et al., 1995 PERES et al., 2010). A diversificação ecológica de rola-bostas é considerada um importante mecanismo de redução da sobreposição de nichos, permitindo a coexistência entre espécies que seriam fortes competidoras (DAVIS; SCHOLTS; CHOWN, 1999; FEER; PINCEBOURDE, 2005). Além disso, muitos fatores ambientais recorrentes

contribuem na modificação da composição de diversos grupos taxonômicos, dentre eles os besouros rola-bostas, como fogo (ANDRADE et al., 2011), surgimento de clareiras e bordas (FEER, 2008) e tipos de solos (HANSKI; CAMBEFORT, 1991).

Para grupos funcionais o padrão de diversidade beta foi de substituição, para todos os sistemas e paisagem como um todo, exceto para a floresta primária que apresentou um padrão de dissimilaridade resultante de aninhamento. A distribuição dos grupos funcionais tem sua dissimilaridade aumentada pela menor ocorrência dos grupos nas áreas como também uma maior variação na identidade de cada grupo. Um padrão de substituição indica que as áreas perdem e ganham grupos e isso ocorre mais acentuadamente nos ambientes onde a intensificação do uso da terra é maior (STOFER et al., 2006; QUESTAD et al., 2011). A permanência de grupos funcionais nas áreas antropizadas pode estar relacionada à redundância funcional dentro dos grupos, o que significaria que a ausência de determinada espécie não eliminaria o grupo tornando imperceptíveis as mudanças nas propriedades do ecossistema (HOOPER et al., 2005). Diferentemente, a floresta primária apresentou uma condição na qual a dissimilaridade é causada por meio da perda de grupos funcionais, com a dissimilaridade sendo um resultado de áreas com menor número de grupos. Esse padrão ressalta a ideia que os ambientes não alterados têm alta similaridade em suas funções e suporta um modelo baseado no nicho dirigido por filtros ecológicos através de um gradiente ambiental (SIEFERT et al., 2012). Esses filtros selecionam os grupos por meio da exclusão de características menos suscetíveis, porém essa mudança pouco afeta a funcionalidade do ecossistema, visto que pode haver redundância funcional entre grupos (HOOPER et al., 2005; QUESTAD et al., 2011; SIEFERT et al., 2012; NDIRIBE et al., 2013).

A modificação nas propriedades do ecossistema está diretamente relacionada à perda de espécies (DE BELLO et al., 2010; BRAGA et al., 2013).

Dessa forma, corrobora o fato que ambientes com maior intensidade de uso do solo tem uma redução na riqueza e mudança na composição da comunidade, conseqüentemente, acarretando uma redução na ocorrência de grupos funcionais (BARRAGÁN et al., 2011; TISCHLER, DICKMAN; WARDLE, 2013). Logo, essa redução proporciona um padrão de substituição de grupos, que desencadeia uma alteração na estrutura funcional, no qual sai de altos níveis de similaridade de funções para altos níveis de dissimilaridade de funções. A mudança de padrão proporcionada pela conversão de floresta primária em outros tipos de uso da terra traz a tona que o *turnover* de grupo funcional é um indicativo de que os ambientes mais intensivamente manejados apresentam uma maior instabilidade funcional, uma vez que a alta variação de características não é o padrão de ambientes funcionalmente inalterados, como floresta primária por exemplo.

7.4 Padrões de diversidade beta taxonômica e funcional na paisagem

A paisagem apresentou um padrão de substituição para grupos funcionais e espécies. A entrada de 23% de espécies é, provavelmente, o responsável pela dissimilaridade da paisagem visto que a matriz original (floresta primária) não apresenta valores expressivos de diversidade beta, interferindo pouco neste grau de substituição. A criação de novos ambientes, como pastagens e monocultivos, pode favorecer a presença de algumas poucas espécies que conseguem tolerar a modificação do seu habitat e, pode permitir a colonização de espécies não florestais oriundas de outros ecossistemas adjacentes (ESCOBAR, 2004).

Já para os grupos funcionais essa incorporação apresenta um resultado onde a composição de grupos funcionais é alterada. Essa modificação no padrão da paisagem é expressiva visto que o número de espécies que possivelmente é responsável por essa diferença apresentar-se baixo. A entrada de espécies em

sistemas naturais pode trazer grandes mudanças no funcionamento do ecossistema acarretando a perda de grupos por meio de competição (HANSKI; KOSKELA, 1977; HOOPER et al, 2005). Apesar dessa mudança da diversidade funcional ser uma ameaça, isso pode representar também que a permanência de áreas de floresta primária são fundamentais como fonte de espécies que irão restabelecer às propriedades funcionais do ecossistema (GARDNER et al., 2007). A mudança de padrão em grupos funcionais vem concordar com muitos trabalhos que dizem que a utilização de riqueza de espécies apenas pode não representar as reais condições de um sistema, reforçando a ideia da utilização de métricas que representem riqueza, abundância e diversidade funcional (PETCHEY; GASTON, 2006; CADOTTE; CARSCADDEN; MIROTCHNICK, 2011; BRAGA et al., 2013; MOUILLOT et al., 2013).

7.5 Padrões de diversidade beta taxonômica e seus componentes

Os valores de diversidade beta apresentaram um gradiente para diversidade beta global e dissimilaridade por substituição, que aumentaram com a intensificação do uso da terra. Os maiores valores de diversidade beta são encontrados em sistemas com maior distúrbio (KESSLER et al., 2009; SHAHABUDDIN, 2010) Estes podem ser explicados pelo fato que a mudança no tipo de vegetação e consequente perda de habitat altera a estrutura da comunidade de besouros rola-bostas (GARDNER et al., 2008a; ALMEIDA; LOUZADA, 2009; DAVIS et al., 2010), modificando a distribuição das espécies nesses sistemas e reduzindo a equitatividade (NICHOLS et al., 2007). Essa transformação também cria novas condições microclimáticas que permitem a entrada de rola-bostas de áreas abertas (FEARNSIDE, 1999). A entrada de muitas espécies ocasionais no ambiente pode interferir na utilização de índices de dissimilaridade, uma vez que essas espécies não representam

verdadeiramente a riqueza e composição do sistema onde foi encontrado (BARLOW et al., 2010a). A remoção de espécies ocasionais ou raras reforça os padrões apresentados em para a diversidade beta global, uma vez que a retirada das mesmas pouco alterou os valores iniciais, pois embora corredor e floresta tenham variado ao longo da remoção, estes não diferiram estatisticamente.

Plantações de eucalipto apresentaram um alto valor de diversidade beta global. Isso se dá devido ao fato que essas áreas estão sujeitas a colonização de espécies de ambientes de variada estrutura da vegetação, desde espécies características de áreas abertas, como também de espécies de ambientes de mata fechada (HALFFTER; ARELLANO, 2002; LAURANCE et al., 2011). Porém, vale ressaltar que apesar deste provável acréscimo de 22,95 % de espécies, a dissimilaridade deste sistema é provocada mais pela frequência de ocorrência das espécies do que pela riqueza, visto que 45,9 % das espécies são removidas e os valores de diversidade beta global pouco variam. Para floresta secundária há uma maior dependência da identidade das espécies, uma vez que essa apresentou a menor riqueza de espécies e marcantes variações nos valores de diversidade beta com a remoção de 58,49 % de espécies ocasionais ou raras. A paisagem tem um alto valor de diversidade beta global, que diferiu de floresta primária. Os altos valores de substituição elevam os valores de diversidade da paisagem, uma vez que múltiplos usos do solo reduzem a diversidade local (α), porém elevam a diversidade regional (γ) (HALFFTER; ARELLANO, 2002; VILJANEN; ESCOBAR; HANSKI, 2010).

Os valores de dissimilaridade por substituição, como já dito, seguem o mesmo gradiente e são responsáveis em maior parte da diversidade beta dos sistemas em estudo. O valor de substituição aumenta com a intensificação do uso do solo, possivelmente pelo fato que a simplificação dos sistemas florestais acarrete a extinção de espécies especialistas e a colonização por espécies generalistas, uma vez que espécies generalistas tem uma maior amplitude na

utilização de recursos (HARRISON; ROSS; LAWTON, 1992). Porém, em sistemas de múltiplo usos é mais comum que as espécies de floresta primária colonizem novas áreas pela conectividade apresentada, já que 76,76 % das espécies ocorrem em floresta primária.

A remoção de espécies alterou os padrões de β sim para floresta primária que aumentou seu valor de substituição com a remoção de espécies. Isso se dá pelo fato que a composição de espécies em ambientes não alterados e mais complexos exibem maior equitabilidade (NICHOLS et al., 2007). A remoção de espécies provavelmente não remove somente espécies ocasionais, pois no caso de floresta secundária, ela pode retirar espécies que normalmente estão presentes em baixas abundâncias (raras) o que quebra a equidade da distribuição de espécies e aumenta o potencial de substituição dos sistemas (BARLOW et al., 2010a). A remoção de espécies em floresta secundária, pelo motivo já apresentado anteriormente, provoca a alteração nos padrões de substituição, e essa mudança é possivelmente dependente da identidade das espécies, uma vez que a retirada das espécies raras ou ocasionais reduz os valores de substituição neste sistema. Essas mudanças nos traz a atenção sobre a importância da distinção entre espécies raras e ocasionais em estudos futuros e deixa como um alerta, devido à sensibilidade do modelo a retirada dessas espécies, uma vez que a dependência da riqueza vai contra os critérios básicos da diversidade beta (WILSON; SCHMIDA, 1984; CHAO et al, 2005). A dissimilaridade resultante de aninhamento demonstrou que pouco dessa dissimilaridade dos sistemas é pela perda sequencial de espécies, embora, segundo Louzada et al.(2010) o eucalipto e a floresta secundária apresentam uma composição de espécies de rola-bostas que é um subconjunto da composição de floresta primária. A remoção de espécies só modificou o padrão de gradiente para corredor, que teve seu valor de dissimilaridade resultante de aninhamento aumentado.

7.6 Padrões de diversidade beta funcional e seus componentes

A diversidade beta global para grupos funcionais obteve o mesmo gradiente de aumento da diversidade seguindo o aumento da intensidade do uso da terra. Um aumento da diversidade beta funcional com o aumento da intensidade de uso do solo ainda é pouco retratada na literatura. Recentemente trabalhos com diversidade beta funcional tem buscado compreender a composição funcional entre gradientes espaciais (BASELGA, 2010, SIEFERT et al., 2012; TONIAL et al., 2012; SWENSON, 2013; VILLÉGER; GRENOUILLET; BROSSE, 2013) e temporais (BAETEN et al., 2012), porém, poucos trabalhos tem buscado compreender os padrões dessa diversidade em um gradiente de múltiplos usos da paisagem, bem como a utilização de grupos funcionais.

Com base no fato que a floresta primária apresenta uma média de ocorrência de grupos maior e uma dissimilaridade baixa, tudo indica que no ambiente natural é comum que todas as funções estejam presentes e que estas estão igualmente ocorrendo no ambiente, já que poucos atributos são eliminados. A utilização de características funcionais para avaliar a estrutura funcional de uma comunidade fornece uma abordagem que responde rápida e consistentemente às mudanças apresentadas na composição de diferentes grupos taxonômicos para vários tipos de distúrbios no ambiente (CADOTTE; CARSCADDEN; MIROTCNICK, 2011; MOUILLOT et al., 2013).

A diferença de composição proporcionada pela eliminação de *traits* (caracteres) em floresta primária se dá pela heterogeneidade ambiental comum desse sistema (CARREÑO-ROCABADO, et al., 2012; KUPFER; KIRSCH, 2013). Já a baixa ocorrência de grupos funcionais, junto a maior diferença entre funções em sistemas de uso mais intenso, exhibe um padrão funcional instável visto que os valores de diversidade beta global são altos em comparação a

floresta primária e, portanto, um indicativo de que uma maior diversidade beta de grupo funcional indica ambientes mais impactados e instáveis o que pode levar a grandes alterações nos serviços ecossistêmicos (PETCHEY; GASTON, 2006; NICHOLS et al., 2008; CADOTTE; CARSCADDEN; MIROTCHNICK, 2011; MOUILLOT et al.2013;).

A comparação de diversidade beta global e dissimilaridade por substituição entre grupo funcional e espécies reforça a ideia da utilização de métricas que buscam observar as mudanças das propriedades ecossistêmicas (VILLÉGER; GRENOUILLET; BROSSE, 2013). No caso de corredor, por exemplo, é retratado que baseado na composição de espécies os valores de diversidade beta global e dissimilaridade por substituição foram idênticos, enquanto que em grupo funcional isso não ocorre, já que β_{sim} , β_{sor} , β_{nes} , são significativamente diferentes. Essa diferença nos mostra que quando avaliado no nível de riqueza de espécies, o corredor apresentou-se idêntico à floresta primária, logo, está em condições ideais de conservação. Para grupos funcionais, no entanto, isso não ocorre, visto que o padrão da diversidade beta apresenta um aumento significativo. Assim, pode se dizer que embora a composição de espécies não apresente alterações, a composição funcional mostra-se afetada pela mudança do uso do solo (BARRAGÁN et al., 2011; BRAGA et al., 2013; NICHOLS et al., 2013).

Quando avaliado os padrões de diversidade beta pra grupo funcional, a paisagem apresentou alto valor de diversidade beta global e dissimilaridade por substituição, diferente da matriz de floresta primária. A mudança de uso da terra traz para a paisagem um alto valor de substituição funcional, que altera a estabilidade conferida pela alta similaridade funcional da floresta primária. Observações a nível de paisagem são importantes pois permitem entender processos que talvez não sejam bem compreendidos quando observados em

menores escalas menores ou em sistemas de uso do solo isoladamente (CHAMBERS et al., 2007; BOYLE; SMITH, 2010; DALE; KLINE, 2013).

7.7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Esse trabalho foi realizado com o objetivo de trazer esclarecimentos sobre os padrões que a comunidade de Scarabaeinae apresenta em múltiplos usos da terra, no nordeste da Amazônia brasileira. O estabelecimento de padrões é importante, pois esses são uma base conceitual para novas investigações a respeito da biodiversidade e as mudanças que nela ocorrem (LARSEN; FORSYTH, 2005; NICHOLS et al., 2007). Entender esses padrões é de crucial importância na determinação de estratégias de conservação, porém, é válido ressaltar que maiores investigações devem ser feitas a respeito, como por exemplo, compreender como os padrões de diversidade se expressam em escala temporal, ou mesmo compreender se essa composição de espécies e grupos funcionais ocorre de maneira neutra ou por meio de agrupamento (*assembly rules*).

8. CONCLUSÃO

Buscou-se, neste trabalho, determinar padrões de diversidade beta para espécies e grupos funcionais em Scarabaeinae, em múltiplos usos da terra na Amazônia. Foi encontrado que, para a composição de espécies e grupos funcionais a diversidade beta apresenta um gradiente que aumenta com a intensificação do uso do solo, assim como o seu padrão de substituição espacial de espécies. Floresta primária, ao contrário dos outros tipos de uso, apresenta um padrão de aninhamento, visto que maior parte da sua dissimilaridade vem deste padrão. A diferença entre floresta primária e os outros sistemas de uso da terra em termos de grupos funcionais demonstram uma instabilidade funcional dentro dos sistemas mais impactados. O uso da diversidade beta taxonômica e funcional demonstrou ser uma importante métrica a ser utilizada na avaliação da qualidade do ambiente, embora alguns cuidados devam ser tomados, devido a valores superestimados decorrentes de espécies ocasionais.

9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADIS, J.; MORAIS, J. W.; MESQUITA, H. G.. Vertical distribution and abundance of arthropods in the soil of a Neotropical secondary forest during the rainy season. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, Oxon, v. 22, n. 4, p. 189-197. nov. 1987.

ALBAGLI, S. **Amazônia**: fronteira geopolítica da biodiversidade. **Parcerias Estratégicas**, Brasília, n. 12, p. 1-19, set. 2001.

ALMEIDA, S.; LOUZADA, J. N. C. Estrutura da comunidade de Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) em fitofisionomias do Cerrado e sua importância para a conservação. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 38, n.1, p. 32-43, abr. 2009.

ALMEIDA-NETO, M.; et al. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. **Oikos**, Compenhagem, v. 117, p. 1227–1239. mar. 2008.

ALVES, R. F. **Relações Morfométricas, aerodinâmica, capacidade de dispersão, habilidade de voo e competição em 46 espécies de Scarabaeinae**. – Monografia (Graduação). Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil. 2010.

ANDERSON, M. J. et al. Navigating the multiple meanings of beta diversity: a roadmap for the practicing ecologist. **Ecology Letters**, Oxford, v.14, p. 19 – 28. jan. 2011.

ANDERSON, M.J.; ELLINGSEN, K.E.; MCARDLE, B.H. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. **Ecology Letters**, Oxford, v. 9, p. 683–693. jan. 2006.

ANDRADE, R. B. et al., Quantifying Responses of Dung Beetles to Fire Disturbance in Tropical Forests: The Importance of Trapping Method and Seasonality. **Plos one**. São Francisco. v. 6, n. 10, p. e26208. nov. 2011.

ANDRESEN, E.; FEER, F. The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. In: FORGET, P. M. et al. (Eds.). **Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment**, Wallingford: CABI Publishing, Oxon, 2005, p. 331-349.

ANDRESEN, E. Effects of season and vegetation type on community organization of dung beetles in a Tropical Dry Forest. **Biotropica**, Washington. v. 37, n. 2, p. 291-300. jun. 2005.

ANDRESEN, E., LEVEY, D. J. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. **Oecologia**, Berlin. v. 139, p. 45–54. jan. 2004.

ANDRESEN, E. Primary seed dispersal by red howler monkeys and the effect of defecation Patterns on the Fate of Dispersed Seeds. **Biotropica**, Washington, v. 34, n. 2, p. 261-272. jun. 2002.

ANDRESEN, E. Seed Dispersal by Monkeys and the Fate of Dispersed Seeds in a Peruvian Rain Forest. **Biotropica**, Washington, v. 31, n. 1, p. 145-158. jun. 1999.

ARELLANO, L.; LÉON-CORTÉS, J. L.; HALFFTER, G. Response of dung beetle assemblages to landscape structure in remnant natural and modified habitats in southern Mexico. **Insect Conservation and Diversity**, Somerset, v. 1, n. 4. nov. 2008.

AUDINO, L. D. **Estabilidade temporal da comunidade de Scarabaeinae em fragmentos de floresta Atlântica** - Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil. 2010.

AVENDAÑO-MENDOZA, C. et al. Dung beetle community (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in a tropical landscape at the Lachua Region, Guatemala. **Biodiversity and Conservation**, Londres, v. 14, n. 4, p. 801-822, abr. 2005.

- BAETEN, L. et al. Distinguishing between turnover and nestedness in the quantification of biotic homogenization. **Biodiversity and Conservation**, Londres v. 21, p. 1399 – 1409. jun. 2012
- BOYLE, S. A.; SMITH, A. T. Can landscape and species characteristics predict primate presence in forest fragments in the Brazilian Amazon? **Biological Conservation**. Essex. v. 143, p. 1134 – 1143. mai. 2012.
- BANG, H. S., et al. Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil. **Applied Soil Ecology**, Amsterdã, v. 29, n. 2, p. 165-171. jun. 2005.
- BALMFORD, A.; GREEN, R.; PHALAN, B. What conservationists need to know about farming. **Proceedings of the Royal Society B**. Oxford, v. 279, p. 2714 – 2724. abr. 2012
- BALVANERA, P. et al. Patterns of beta diversity in a Mexican tropical dry forest. **Journal of Vegetation Science**, Oxford, v. 13, n. 2, p. 145 – 158. abr. 2002.
- BARLOW, J.; GARDNER, T. A.; LOUZADA, J.; PERES, C. A. Measuring the Conservation Value of Tropical Primary Forests: The Effect of Occasional Species on Estimates of Biodiversity Uniqueness. **PLoS ONE**, v. 5, n. 3, p. e9609, mar. 2010a.
- BARLOW, J.; et al. A. Improving the design and management of forest strips in human-dominated tropical landscapes: a field test on Amazonian dung beetles. **Journal of Applied Ecology**, Oxford. v. 47, n. 4, p. 779-788, ago. 2010b.
- BARLOW, J. et al. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Boston. v. 104, n. 47, p. 18555-18560, nov. 2007.

BARLOW, J., et al. Diversity and composition of fruit-feeding butterflies in tropical Eucalyptus plantations. **Biodiversity and Conservation**, Nova Iorque, v. 17, n. 5, p. 1089-1104. mai. 2007a.

BARRAGÁN, F. et al. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. **PloS one**, São Francisco, v. 6, n. 3, p. e17976. mar. 2011.

BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v.19, p.134 – 143. jan. 2010.

BASELGA, A. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v.21, p.1223 – 1232. fev. 2012.

BASELGA, A.; ORME, C. D. L. *betapart*: an R package for the study of beta diversity. **Methods in Ecology and Evolution**, Londres, v.3, p.808– 812p, jun. 2012.

BASELGA, A. GOMEZ-RODRIGUEZ, C.; LOBO, J. M. Historical legacies in world amphibian diversity revealed by the turnover and nestedness components of beta diversity. **PLoS One**, São Francisco, v.7, p.e32341, fev. 2012.

BEIROZ, W. **Resposta da diversidade funcional de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) aos diferentes usos de solo na Amazônia** - Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil, 2012.

BERTONE, M., 2004. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae and Geotrupidae) in North Carolina Pasture Ecosystem, In: **Entomology**. North Carolina University, Raleigh. 2004. p. 134.

BORDONI, E. **Partição temporal e uso de recursos alimentares por espécies de escarabeíneos em floresta Amazônica**. 2010. Dissertação. (Mestrado) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2010.

BRAGA, R. F. **Efeitos da alteração do uso do solo na Amazônia brasileira sobre serviços ecológicos proporcionados pelos Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae)**. 2009. Dissertação. (Mestrado) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2009.

BRAGA, R. F. et al. Dung Beetle Community and Functions along a Habitat-Disturbance Gradient in the Amazon: A Rapid Assessment of Ecological Functions Associated to Biodiversity. **Plos one**. São Francisco, v. 8, n. 2, p. e57786. fev. 2013.

BRAGA, R. F., et al. Are Dung Beetles Driving Dung-Fly Abundance in Traditional Agricultural Areas in the Amazon? **Ecosystems**, Nova Iorque. 2012.

BROWNE, D. J.; SCHOLTZ, C. H. A phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera). **Systematic Entomology**, Oxford, v. 24, n. 1, p. 51-84, jan. 1999.

BURSLEM, D. R. R. P.; GARWOOD N. C.; THOMAS, S. C. Tropical forest diversity: the plot thickens. **Science**, Nova Iorque, v. 291, n. 5504, p. 606-607, jan. 2001.

CADOTTE, M. W.; CARSCADDEN, K.; MIROTCHNICK, N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 48, n. 5, p. 1079 – 1087. out. 2011

CARDILLO, M., et al. Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. **Science**, Nova Iorque, v. 309, n. 5738, p. 1239-1241. ago. 2005.

CARREÑO-ROCABADO, G. et al. Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. **Journal of Ecology**. Washington. v. 100, p. 1453 – 1463. nov. 2012.

CASANOVES, F., PLA, L.; DI RIENZO, J. A. **Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos**. 1 ed Turrialba: CATIE. 2011. 118p.

CHAMBERS, J. Q. et al. Regional ecosystem structure and function: ecological insights from remote sensing of tropical forests. **Trends in Ecology and Evolution**. Amsterdã. v. 22, n. 8, p. 414 – 423. ago. 2007.

CHAO, A. et al. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. **Ecology Letters**, Oxford. v. 8, p. 148 – 159. fev. 2005.

CLARKE, K. R.; SOMERFIELD, P. J.; CHAPMAN, M. G. On resemblance measures for ecological studies including taxonomic dissimilarities and a zero-adjusted Bray-Curtis coefficient for denuded assemblages. **Journal of Experimental Marine Biology**. Oxford, v. 330, n.1, p. 55 – 80. mar. 2006.

CLAVEL, J.; JULLIARD, R.; DEVICTOR, V. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? **Frontiers in Ecology and the Environment**. Washington. v. 9, n. 4, p. 222 – 228. mai. 2011.

COOK-PATTON, S. C.; BAUERLE, T. L. Potential benefits of plant diversity on vegetated roofs: A literature review. **Journal of environmental management**, Amsterdã, v. 106, n. 1, p. 85-92. mai. 2012.

COSTA, F. R. C., MAGNUSSON, W. E.; LUIZAO, R. C. Meso-scale distribution patterns of Amazonian understory herbs in relation to topography, soil and watersheds. **Journal of Ecology**, Washington, v. 93, n. 5, p. 863-878. jun .2005.

CRAWLEY, M. J. Seed predators and plant population dynamics. In: FENNER, M. (ed.). **Seeds: The ecology of regeneration in plant communities**, 2nd edn. CAB International, Wallington, UK. 2002. p.167-182

DALE, V. H.; KLINE, K. L. Issues in using landscape indicators to assess land changes. **Ecological Indicators**, Tempe. v. 28, p. 91 – 99. mai. 2013.

DAVIS, A. J., et al. Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 38, n. 3, p. 593- 616. jun. 2001.

DAVIS, A.L.V.; SCHOLTS, C.H.; CHOWN, S.L. Species turnover, community boundaries and biogeographical composition of dung beetle assemblages across an altitudinal gradient in South Africa. **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 26, n. 5, p. 1039-1055. nov. 1999.

DAVIS, A. L.V. Dung Beetle Assemblage Structure in Tswalu Kalahari Reserve: Responses to a Mosaic of Landscape Types, Vegetation Communities, and Dung Types. **Environmental Entomology**, College Park. v. 39, n. 3, p. 811 – 820. jun. 2010.

DE BELLO, F. et al. The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta. v. 21, p. 992– 1000. out. 2010.

DE GROOT, R. S. **Functions of nature : evaluation of nature in environmental planning, management and decision making**. Groninga: Wolters-Noordhoff, 1992. 315 p.

DIAS, N. S.; et al. Interação de fragmentos florestais com agroecossistemas adjacentes de café e pastagem: respostas das comunidades de formigas (Hymenoptera: Formicidae). **Iheringia Série Zoológica**, Porto Alegre, v. 98, n. 1, p. 136-142, mar. 2008.

DIDHAM, R. K. et al. Trophic structure stability and extinction dynamics of beetles (Coleoptera) in tropical forest fragments. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, Londres, v. 353, n. 1367, p. 437-451, nov. 1998.

DOUBE, B. M. A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. **Ecological Entomology**, Somerset, v. 15, n. 4, p. 371-383. nov. 1990.

DUDLEY, R. **The biomechanics of insect flight: Form, Function and Evolution**. Princeton, Princeton University Press. 2000. p.476.

ESCOBAR, F. Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. **Tropical Zoology**, Firenze. v. 17, n. 1, p. 123 – 136. mai. 2004.

ESTRADA, A.; COATES-ESTRADA, R. Dung beetles in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat island at Los Tuxtlas, Mexico. **Biodiversity and Conservation**, Londres, v. 11, n. 11, p. 1903-1918, nov. 2002.

ESTRADA, A.; COATES-ESTRADA, R. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 7, n. 4, p. 459-474. jul. 1991.

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

FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), Forest Resources Assessment 1990. **Tropical countries, FAO Forestry Paper**, FAO, Roma, p.112. jul. 1993.

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

FEARNSIDE, P. M. Amazon Forest maintenance as a source of environmental services. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 80, n. 1, p. 101-114. mar. 2008.

FEARNSIDE, P. M. Global warming and tropical land-use change: greenhouse gas emissions from biomass burning, decomposition and soils in forest conversion, shifting cultivation and secondary vegetation. **Climatic Change**, Dordrecht, v. 46, n. 1/2, p. 115-158. jul. 2000.

FEARNSIDE, P. M. Desmatamento na Amazônia brasileira: história, índices e consequências. **Megadiversidade**, Belo Horizonte, v. 1, n. 1, p. 113-123. jul. 2005.

FEARNSIDE, P. M.; LEAL-FILHO, N. Soil and development in Amazonia: Lessons from the Biological Dynamics of Forest Fragments Project. In: BIERREGAARD, C. GASCON, LOVEJOY, T. E. and MESQUITA, R. **Lessons from Amazonia: The Ecology and Conservation of a Fragmented Forest**, Yale university Press, New Haven, Connecticut, USA, 2001. p.291-312.

FEARNSIDE, P. M. Biodiversity as an environmental service in Brazil's Amazonian forests: risks, value and conservation. **Environmental Conservation**, Cambridge, v. 26, n. 4, p. 305-321. set. 1999.

FEARNSIDE, P. M. Environmental services as a strategy for sustainable development in rural Amazonia. **Ecological Economics**, Amsterdã, v. 20, n. 1, p. 53-70. jan. 1997.

FEER, F. Responses of dung beetle assemblages to Characteristics of rain forest edges. **Ecotopica**, Bonn. v. 14, p. 49 – 62. mar. 2008.

FEER, F.; S. PINCEBOURDE. Diel flight activity and ecological segregation within an assemblage of tropical forest dung and carrion beetles. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge. v. 21, p. 21–30. jan. 2005.

FERRI, M. G. **Vegetação Brasileira**. 1 ed. Belo horizonte: Editora Itatiaia, 1980. p.157.

MEIRELES FILHO, J. C. **O livro de ouro da Amazônia**: mitos e verdades sobre a região mais cobiçada do planeta. Ediouro Publicações, Rio de Janeiro, 2004. p. 397.

FLECHTMANN, C. A. H.; RODRIGUES, S. R.; COUTO, H. T. Z. Controle da mosca dos- chifres (*Haematobia irritans irritans*) em Selviria, Mato Grosso do Sul: ação de insetos fimícolas em massas fecais no campo. **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 39, n. 2, p. 237-247, ago. 1995.

FLORES, J. C.; BELTRAN, R. Gause's exclusion principle revisited: artificial modified species and competition. **Journal of Physics A: Mathematical and General**, Bristol, v. 33, n. 27, p. 4877-4882. ago. 2000.

GALETTI, M.; et al. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. **Botanical Journal of the Linnean Society**, Londres, v. 151, n. 1, p. 141-149, mai. 2006.

GASTON, K.J.; BLACKBURN, T.M. **Pattern and process in macroecology**. Blackwell Science, Oxford. 2000.

GARDNER, T. A. et al. The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. **Ecology Letters**, Oxford, v. 11, n. 9, p. 139-150, Set. 2008a.

GARDNER, T. A., et al. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecology Letters**, Oxford, v. 12, n. 6, p. 561-582. set. 2009.

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

GILL, B. D. Dung beetles in tropical American forests. In: HANSKI, ILKKA and CAMBEFORT, YVES (Org.). **Dung Beetle Ecology**. Nova Jersey: Princeton University Press, 1991. Cap. 12, p.211-229.

GILLER, K. E. **Nitrogen fixation in tropical cropping systems**. 2. ed. Wallingford, UK: CABI International, 1997. 423 p.

GRAHAM, C. H.; FINE, P. V. A. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. **Ecological Letters**. Oxford, v. 11, n. 12, p. 1265 – 1277. Dez. 2008.

GRIME, J. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology**, Washington, v. 86, n. 6, p. 902-910. dez. 1998.

HAIR, J. F. et al. **Análise multivariada de dados**. 5 ed. Porto Alegre: Bookman, 2005.

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

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

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

HALFFTER, G.; MORENO, C. E. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. In: Halffter, G. et al., (Eds.). **Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma**, Zaragoza: Acribia, 2005. p. 141 – 162.

HALFFTER, G.; EDMONDS, W. D. **The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae): An ecological and evolutionary approach**. Mexico, DF, Instituto de Ecología, 1982. 176p.

HALFFTER, G. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). **Folia Entomológica Mexicana**, Cidade do México, v. 82, p. 195-238. nov. 1991.

HANSEN, M. C. et al. Humid tropical forest clearing from 2000 to 2005 quantified by using multitemporal and multiresolution remotely sensed data. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington. v. 105, p. 9439–9444. mar. 2008.

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

HANSKI, I.; KOSKELA, H. Niche Relations among Dung-Inhabiting Beetles. **Oecologia**. Berlim, v. 28, p. 203 – 231. ago. 1977.

HARRISON, S.; ROSS, S.J.; LAWTON, J.H. Beta-diversity on geographic gradients in Britain. **Journal of Animal Ecology**, Oxford. v. 61, p. 151–158. jun. 1992.

HARTE, J.; KINZIG, A.P. On the implications of species–area relationships for endemism, spatial turnover, and food web patterns. **Oikos**, Copenhagen. v.80, p. 417–427. jan. 1997.

HAWES, J. et al. Diversity and composition of Amazonian moths in primary, secondary and plantation forests. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge. v. 25, n. 3, p. 281 – 300. abr. 2009.

HILDEBRAND, M. **Análise da estrutura dos vertebrados**. 2 ed. Atheneu Editora São Paulo Ltda., 2004. p 519-546.

HILL, C. J. Linear strips of rain forest vegetation as potential dispersal corridors for rain forest insects. **Conservation Biology**. Boston. v.9, n.6, p. 1559-1566. dez. 1995.

HOOPER, D. U. et al. A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, Washington, v. 75, n. 1, p. 3-35. fev. 2005.

HOUGHTON, R. A. et al. Annual fluxes of carbon from deforestation and regrowth in the Brazilian Amazon. **Nature**, Londres, v. 403, n. 6767, p. 301-304, jan. 2000.

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

HUBBELL, S. P., et al. How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct? **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 105, n. 1, p. 11498-11504. jan. 2008.

HUBBELL, S. J. **The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography**. Princeton University. Press, New Jersey. 2001.

INPE - Instituto nacional de pesquisas espaciais. **Projeto PRODES: Monitoramento da Floresta Amazônica brasileira por satélite**. Disponível em: <<http://www.obt.inpe.br/prodes/index.php>>. Acesso em: 17 ago. 2013.

IZAAK, C.; PRICE, A. R. G. Measuring beta-diversity using a taxonomic similarity index, and its relation to spatial scale. **Marine Ecology – Progress Series**, Oxford, v. 215, n. 1, p. 69 – 77. out. 2001.

JOST, L. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. **Ecology**. Tempe, v. 88, n.10, p. 2427 – 2439. out. 2007.

JURASINSKI, G.; RETZER, V.; BEIERKUHNLIN, C. Inventory, differentiation and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. **Oecologia**, Berlim, v. 159. n.1, p. 15 – 26. fev. 2009.

KAHN JR., P. H. Developmental Psychology and the Biophilia Hypothesis: Children's Affiliation with Nature. **Developmental Review**. Nova Iorque. v.17, p.1–61. mar. 1997.

KESSLER, M. et al. Alpha and beta diversity of plants and animals along a tropical land-use gradient. **Ecological Applications**, Tempe. v. 19, n. 8, p. 2142 – 2156. dez. 2009.

KIRK, A. A. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) active in patchy forest and pasture habitats in Santa Cruz Province, Bolivia, during spring. **Folia Entomologica Mexicana**, Cidade do México, v. 84, n. 1, p. 45-54. jun. 1992.

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

KÖHLER, P.; REINHARD, K.; HUTH, A. Simulating anthropogenic impacts to bird communities in tropical rain forests. **Biological Conservation**, Essex, v. 108, n. 1, p. 35-47. nov. 2002.

KOLEFF, P.; GASTON, K. J.; LENNON, J. J. Measuring beta diversity for presence-absence data. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 72, n. 3, p. 367 – 382. abr. 2003.

KOLLER, W. W. et al. Besouros coprófagos (Coleoptera; Scarabaeidae) coletados em Campo Grande, MS, Brasil. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Jaboticabal, v. 28, n. 3, p. 403-412, fev. 1999.

KORASAKI, V. et al. Using dung beetles to evaluate the effects of urbanization on Atlantic Forest biodiversity. **Insect Science**. Nova Iorque, v. 20, n. 3, p. 393-406. mar. 2013.

KUPFER, J. A.; KIRSCH, S. W. Heterogeneity of forest characteristics in primary and secondary forest stands on the third chickasaw loess bluff, Tennessee. **Physical Geography**. Nova Iorque, v. 19, n. 1, p. 35 – 54. out. 2013.

LARSEN, T. H.; FORSYTH, A. Trap Spacing and Transect Design for Dung Beetle Biodiversity Studies. **Biotropica**. Washington, v. 37, n. 2, p. 322 – 325. set. 2005.

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

LARSEN, T. H., et al. Understanding trait-dependent community disassembly: dung beetles, density functions, and forest fragmentation. **Conservation Biology**, Somerset, v. 22, n. 5, p. 1288-1298. abr. 2008.

LAURANCE, W. F. Do edge effects occurs over large spatial scales? **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdã, v. 15, n. 4, p. 134-135. abr. 2000.

LAURANCE, W. F. When bigger is better: the need for Amazonian mega-reserves. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdã, v. 20, n. 12, p. 645-648. dez. 2005.

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

LAURANCE, W. F. et al. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. **Biological Conservation**, Essex. v. 144, p. 56 – 67. aug. 2011.

LEGENBRE, P.; BORCARD, D.; PERES-NETO, P. R. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. **Ecology Monographs**, Oxford, v. 75, n. 4, p. 435 – 450. nov. 2005.

LOBO, J. M. Estimation of dung beetle biomass (Coleoptera: Scarabaeoidea). **European Journal of Entomology** **90**: 235-238. 1993.

LOREAU, M. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, Londres, v. 365, n. 1537, p. 49-60. jan. 2010.

LOUZADA, J. et al. A multi-taxa assessment of nestedness patterns across a multiple-use Amazonian forest landscape. **Biological Conservation**, Essex. v.143, p.1102-1109. mai. 2010.

LOUZADA, J. Scarabaeidae (Coleoptera - Scarabaeidae) detritívoros em ecossistemas tropicais: diversidade e serviços ambientais. In: MOREIRA, F. M. S.; SIQUEIRA, J. O.; BRUSAARD, L (Org.). **Biodiversidade de solos em ecossistemas brasileiros**. Lavras: Editora UFLA, 2008. Cap. p.299-322.

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

MALHI, Y. et al. Comprehensive assessment of carbon productivity , allocation and storage in three Amazonian forests. **Global Change Biology**, Somerset, v. 15, n. 5, p. 1255-1274. mai. 2009.

MAGURRAN, A. E. **Medindo a Diversidade Biológica**. Editora UFPR. Curitiba, Paraná, Brasil, 2011.

MARTINS, F.R.; SANTOS, F. A. M. **Técnicas usuais de estimativa da biodiversidade**. Revista Holos Edição especial. 2004. p. 236 – 267.

MAYAUX, P. et al. Tropical forest cover change in the 1990s and options for future monitoring. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, Londres, v. 360, n. 1454, p. 373-384, fev. 2005.

MCGILL, B. J. et al. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdã, v. 21, n. 4, p. 178-185. abr. 2006.

MCKINNEY; M. L.; LOCKWOOD, J. L. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. **Trends in Ecology and Evolution**. Amsterdã. v. 14, n. 11, p. 450 – 450. nov. 1999.

MITTAL, I. C. Natural manuring and soil conditioning by dung beetles. **Tropical Ecology**, Varanasi, v. 34, n. 2, p. 150-159, jan. 1993.

MONTES-DE-OCA, T. E.; HALFFTER, G. Daily and seasonal activities of a guild of the coprophagous, burrowing beetle (Coleoptera Scarabaeidae Scarabaeinae) in tropical grassland. **Tropical Zoology**, Oxon, v. 8, n. 1, p. 159-180. mai. 1995.

MOUCHET, M. A. et al. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, n. 24, p. 867–876. mai. 2010.

MOUILLOT, D. et al. A. Functional approach reveals community responses to disturbances. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdã, v.28, n. 3, p. 167-177. mar. 2013.

MYERS, N. Florestas tropicais e suas espécies, sumindo, sumindo...? In: WILSON, E. O. **Biodiversidade**. Rio de Janeiro, Nova Fronteira, 1997, p. 89-97.

NAVARRETE, D.; HALFFTER, G. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, Mexico: the effects of anthropogenic changes. **Biodiversity and Conservation**, Londres, v. 17, n. 12, p. 2869-2898, nov. 2008.

NEKOLA, J. C.; WHITE, P. S. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 26, n. 4, p. 867 – 878. jul. 1999.

NDIRIBE, C. et al. Plant functional and phylogenetic turnover correlate with climate and land use in the Western Swiss Alps. **Journal of Plant Ecology**, v.6. n. 12. p. 166 – 171. mar. 2013.

NICHOLS, E. et al. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. **Biological Conservation**, Essex, v. 137, n. 1, p. 1-19. jun. 2007.

NICHOLS, E. et al. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. **Biological Conservation**, Essex, v. 141, n. 6, p. 1461-1474. jun. 2008.

NICHOLS, E. et al. Trait-dependent response of dung beetle populations to tropical forest conversion at local and regional scales. **Ecological Society of America**. Nova Iorque. v. 94, n. 1, p. 180 – 189. jun. 2013

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

OLIVEIRA, L. L., et al. Mapas dos parâmetros climatológicos do Estado do Pará: umidade, temperatura e insolação, médias anuais. **Anais do XIII Congresso Brasileiro de Meteorologia**, Fortaleza, v. 13, n. 1, p. 7. mar. 2004.

OLIVEIRA, V. H. F. **Efeitos de usos múltiplos da paisagem amazônica na comunidade de escarabeíneos**. Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil. 2011.

PARRY, L., et al. Large-vertebrate assemblages of primary and secondary forests in the Brazilian Amazon. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 23, n. 6, p. 653-662. ago. 2007.

PERES, C. A.; et al. Biodiversity conservation in human-modified Amazonian forest landscapes. **Biological Conservation**, Essex. v. 143, p. 2314 – 2327. set. 2010.

PERFECTO, I.; VANDERMEER, J. Quality of agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. **Conservation Biology**, Boston, v. 16, n. 1, p. 174-182. fev. 2002.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letters**, Oxford, v. 9, n. 6, p. 741 – 758. out. 2006.

QIAN, H.; RICKLEFS, R. E.; WHITE, P. S. Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. **Ecology Letters**, Oxford, v.8, p.15–22. jan. 2005.

QIE, L. et al. Dung beetle assemblages on tropical land-bridge islands: small island effect and vulnerable species. **Journal of Biogeography**, v. 38, p. 792 – 804. abr. 2011.

QUESTAD, E. J., et al. Evaluating patterns of biodiversity in managed grasslands using spatial turnover metrics. **Biological Conservation**, Essex. v. 144, n. 3, p. 1050-1058. jul. 2011.

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

REYNA-HURTADO, R.; TANNER, G. W. Habitat preference of ungulates in hunted and nonhunted areas in the Calakmul forest, Campeche, Mexico. **Biotropica**, Washington, v. 37, n. 4, p. 676-685, dez. 2005.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R**: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2007. Disponível em: <<http://www.R-project.org>>. Acesso em: 7 ago. 2013.

RICOTTA, C.; BURRASCANO, S. Beta diversity for functional ecology. **Preslia**, Nova Iorque. v. 80, p. 61–71. out. 2008.

RIDSDILL-SMITH, T.J. Asymmetric competition in cattle dung between two species of Onthophagus dung beetle and the bush fly, *Musca vetustissima*. **Ecological Entomology**, out. v. 18, n. 3, p. 241-246, mar. 1993.

RIZZINI, C. T. **Tratado de fitogeografia do Brasil**. 2 ed Rio de Janeiro: Âmbito Cultural Edições Ltda, 1997. p. 747.

RYTI, R.T.; GILPIN, M.E. The comparative analysis of species occurrence patterns on archipelagos. **Oecologia**, Berlim. v. 73, p. 282–287. nov. 1987.

SAETHER, O. A. Orthocladiinae (Diptera. Chironomidae: from the British West Indies, with description *Antillocladius* n. gen., *Lipurametricnemus* n. gen., *Conpterosmittia* n. gen. and *Diplosmittia* n. gen. **Entomologica scandinavica**. Berlim. v. 16, p. 1-46. abr. 1981.

SALA, O. E. et al. Global biodiversity scenarios for the year 2100. **Science**, Nova Iorque. v. 287, n. 5459, p. 1770-1774. mar. 2000.

SCHEFFLER, P.Y. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 21, n. 1, p. 9-19, jan. 2005.

SCHULZE, H. C. et al. Biodiversity indicator groups of tropical land-use systems: comparing plants, birds and insects. **Ecological Applications**, Tempe, v. 14, n. 5, p. 1321-1333, out. 2004

SHAHABUDDIN. et al. Diversity and body size of dung beetles attracted to different dung types along a tropical land-use gradient in Sulawesi, Indonesia. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 26, n. 1, p. 53-65, dez. 2010.

SHAHABUDDIN. Diversity and body size of dung beetles attracted to different dung types along a tropical land-use gradient in Sulawesi, Indonesia. **Journal of Tropical Ecology**. Cambridge. v. 26, p. 53 – 65. set. 2010.

SHEPHERD, V. E.; CHAPMAN, C. A. Dung beetles as secondary seed dispersers: impact on seed predation and germination. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 14, n. 2, p. 199-215, mar. 1998.

SIEFERT, A. et al. Functional beta-diversity patterns reveal deterministic community assembly processes in eastern North American trees. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v.22, p.682-691. jun. 2012.

SIMPSON, G.G. Mammals and the nature of continents. **American Journal of Science**, Nova Iorque. 241, 1–31. ago. 1943.

SLADE, E. M., et al. Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. **The Journal of animal ecology**, Somerset, v. 76, n. 6, p. 1094-1104. abr. 2007.

SORENSEN, T.A. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. **Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Biologiske Skrifter**, Berlim. v. 5, p. 1–34. jun. 1948.

SOUTHWOOD, T. R. E. **Ecological methods**. Methuen. Londres, 1966.

SOWIG, P. Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid dung beetles: the influence of soil type and soil moisture. **Ecography**, Copenhagen. v.18, p.147–154. mar.1995.

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

STOFER, S. et al. Species richness of lichen functional groups in relation to land use intensity. **The Lichenologist**, Londres. v. 38, n. 4, p. 331 – 353. nov. 2006.

STONE, A. I., et al. Non-volant mammalian diversity in fragments in extreme eastern Amazonia. **Biodiversity and Conservation**, Nova Iorque, v. 18, n. 6, p. 1685-1194. jun. 2009.

SUAREZ, A.; BOLGER, D. T.; CASE, T. J. Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. **Ecology**, Cambridge, v. 79, n. 6, p. 2041-2056, set. 1998.

SWENSON, N. G. 2011. Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. **PLoS ONE**, São Francisco, v.6, n.6, p. e21264. jun. 2011.

SWENSON, N.G., et al. The biogeography and filtering of woody plant functional diversity in North and South America. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford. v. 21, p. 798–808. mai. 2012.

SWENSON, N. G.; ANGLADA-CORDERO, P.; BARONE, J. A. Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, Londres, v.278, p.877–884. set. 2010.

TANAKA, Y.; MANO, H. Functional traits of herbivores and food chain efficiency in a simple aquatic community model. **Ecological Modelling**, Amsterdã, v. 237-238, n. 1, p. 88-100. out. 2012.

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

TISCHLER, M.; DICKMAN, C. R.; WARDLE, G. M. Avian functional group responses to rainfall across four vegetation types in the Simpson Desert, central Australia. **Austral Ecology**, Calrton. v. 38, p. 809 – 819. dez. 2013.

TONIAL, M. S. L. et al. Geographical patterns and partition of turnover and richness components of beta-diversity in faunas from Tocantins river valley. **Brasilian Journal of Biology**, Brasília. v. 72, n. 3, p. 497 – 504. dez. 2012.

TUOMISTO, H., et al. Dissecting amazonian biodiversity. **Science**, Nova Iorque, v. 269, n. 5250, p. 63-66. jul. 1995.

TOUMISTO, H. A diversity of beta diversities straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity a function of alpha and gamma diversity. **Ecography**, Copenhagen, v. 33, n. 1, p. 2 – 22. fev. 2010a.

TURVEY, S. T. e FRITZ, S. A. The ghosts of mammals past: biological and geographical patterns of global mammalian extinction across the Holocene. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, Londres, v. 366, n. 1577, p. 2564-2576. fev. 2011.

ULRICH, W.; GOTELLI, N.J. Null model analysis of species nestedness patterns. **Ecology**, Oxford, v. 88, p. 1824–1831. mar. 2007.

VIEIRA, I. C. G.; SILVA, J. M. C.; TOLEDO, P. M. Estratégias para evitar a perda de biodiversidade na Amazônia. **Estudos Avançados**, São Paulo, v. 19, n. 54, p. 153-164, mai/ago. 2005.

VILJANEN, H.; ESCOBAR, F.; HANSKI, I. Low local but high beta diversity of tropical forest dung beetles in Madagascar. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 19, n. 6, p. 886 – 894. nov. 2010.

VAZ-DE-MELLO, F. Z., et al. A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). **Zootaxa**, Auckland, v. 2854, n. 1, p. 1-73. abr. 2011.

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

VAZ-DE-MELLO, F. Z. Revision and phylogeny of the dung beetle genus *Zonocopriss* Arrow 1932 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), a phoretic of land snails. **Annales de la Société entomologique de France**, Paris, v. 43, n. 2, p. 231-239. set. 2007.

VELLEND, M. Do commonly used indices of beta diversity measure species turnover? **Journal of Vegetation Science**. Oxford, v. 12, n. 4, p. 545 – 552. ago. 2001.

VILLÉGER, S.; GRENOUILLET, G.; BROSSE, S. Decomposing functional beta diversity reveals that low functional beta diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 22, p. 671 – 681. ago. 2013.

VILLÉGER, S.; MASON, N.W.H.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, Oxford, v. 89, p. 2290–2301. mai. 2008.

VIOLLE, C., et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, Copenhagen, v. 116, n. 5, p. 882-892. mai. 2007.

VOGEL, S. **Life in Moving Fluids: The Physical Biology of Flow**. Princeton University Press, New Jersey, USA, 1981. 484p.

VULINEC, K. Dung Beetle Communities and Seed Dispersal in Primary Forest and Disturbed Land in Amazonia. **Biotropica**, Washington, v. 34, n. 2, p. 297-309. out. 2002.

WANGER, T. C. et al. Effects of Land-Use Change on Community Composition of Tropical Amphibians and Reptiles in Sulawesi, Indonesia. **Conservation Biology**. Boston, v. 24, n. 3, p. 795 – 802. jun. 2010.

WEBB, C. T., et al. A structured and dynamic framework to advance traits based theory and prediction in ecology. **Ecology Letters**, Oxford, v. 13, n. 3, p. 267-283. mar. 2010.

WILSON, M. V.; SCHMIDA, A. Measuring beta diversity with presence-absence data. **Journal of Ecology**. Washington, v. 72, n. 3, p. 1055 – 1064. jan. 1984.

WHITMORE, T. C. **An introduction to tropical rain forests**. Oxford: Clarendon, 1990. 282 p.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**, Washington v.30, p.279-338. jul.1960.

WHITTAKER, R. H. Evolution and measurement of species diversity. **Taxon**, Viena, v. 21, n. 2/3, p. 213 – 251. mai. 1972.

WHITTAKER, R. J.; WILLIS, K. J.; FIELD, R. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. **Journal of Biogeography**, Oxford, v.28, p.453-470. abr. 2001.

WOOTTON, R.J.; BETTS, C.R. Wing shape and flight behavior in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea): A preliminary analysis. **Journal Experimental Biology**, Oxford. v. 138, p. 271-288, out.1988.

WRIGHT, D.H., et al. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. **Oecologia**, Berlin v.113, p. 1–20. set. 1998.

YAMADA, D., et al. Effect of tunneler dung beetles on cattle dung decomposition, soil nutrients and herbage growth Grassland. **Science**, Nova Iorque. v. 53, p. 121–129. jan. 2007.

ZUNINO, M. Las relaciones taxonomicas de los Phanaeina (Coleoptera, Scarabaeinae) y sus implicaciones biogeographicas. **Folia Entomologica Mexicana**, Cidade do México, n. 64, p. 101-115, jun. 1985.

APÊNDICE

Apêndice A Espécies distribuídas em seus respectivos grupos funcionais para a região do Jari, PA, Brasil.

Grupos funcionais	Espécies	Período de atividade	Dieta	Estratégia de alocação de recurso	Tamanho	Habilidade de voo
Grupo 1	<i>Ateuchus aff. connexus</i>	No	Co	Es	Pe	Al
	<i>Ateuchus aff. murrayi</i>	No	Co	Es	Pe	Md
	<i>Ateuchus sp. A</i>	No	Co	Es	Pe	Al
	<i>Ateuchus sp. E</i>	NA	Co	Es	Pe	NA
	<i>Ateuchus sp. F</i>	NA	Co	Es	Pe	NA
	<i>Canthidium aff. deyrollei</i>	No	Co	Es	Pe	Md
	<i>Canthidium sp. A</i>	No	Co	Es	Pe	NA
	<i>Dichotomius worontzowi</i>	No	Co	Es	Pe	Al
	<i>Uroxys sp. B</i>	No	Co	Es	Pe	NA
Grupo 2	<i>Ateuchus irinus</i>	No	G	Es	Pe	NA

	<i>Ateuchus pauki</i>	No	G	Es	Pe	NA
	<i>Onthophagus aff. clypeatus</i>	NA	G	Es	Pe	Al
	<i>Uroxys sp. A</i>	NA	G	Es	Pe	NA
	<i>Canthidium sp. B</i>	No	Co	Es	Me	Al
Grupo 3	<i>Ontherus carinifrons</i>	No	Co	Es	Me	NA
	<i>Canthidium sp. D</i>	Di	Ne	Es	Pe	NA
Grupo 4	<i>Onthophagus aff. bidentatus</i>	Di	Co	Es	Pe	Al
	<i>Onthophagus aff. haemathopus</i>	G	Co	Es	Pe	Al
	<i>Canthidium sp. H</i>	Di	Co	Es	Pe	Al
Grupo 5	<i>Oxysternon silenus</i>	Di	G	Es	Me	Md
	<i>Oxysternon spiniferum</i>	Di	NA	Es	Me	NA

	<i>Phanaeus chalchomelas</i>	Di	G	Es	Me	Ba
	<i>Canthon aff. acutus</i>	No	Co	Ro	Me	NA
Grupo 6	<i>Canthon bimaculatus</i>	Di	Co	Ro	Me	NA
	<i>Canthon lituratus</i>	No	Co	Ro	Me	NA
	<i>Canthon aff. heyrovskyi</i>	No	Ne	Ro	Gr	NA
Grupo 7	<i>Deltochilum aff. submetallicum</i>	No	Ne	Ro	Gr	Md
	<i>Canthon bicolor</i>	No	Co	Ro	Pe	NA
Grupo 8	<i>Canthon simulans</i>	No	G	Ro	Pe	NA
	<i>Canthon quadriguttatus</i>	Di	G	Ro	Pe	Md
Grupo 9	<i>Pseudocanthon aff. xanthurum</i>	Di	G	Ro	Pe	NA

	<i>Canthon triangularis</i>	No	G	Ro	Me	Md
Grupo 10	<i>Dichotomius lucasi</i>	No	G	Es	Me	Md
	<i>Ontherus sulcator</i>	No	G	Es	Me	Md
	<i>Coprophanaeus dardanus</i>	Cr	Ne	Es	Gr	Ba
Grupo 11	<i>Coprophanaeus jasius</i>	Cr	Ne	Es	Gr	NA
	<i>Coprophanaeus lancifer</i>	Cr	G	Es	Gr	Ba
	<i>Dichotomius mamillatus</i>	No	G	Es	Gr	Ba
Grupo 12	<i>Oxysternon durantoni</i>	Di	G	Es	Gr	Ba
	<i>Oxysternon festivum</i>	Di	G	Es	Gr	Ba
	<i>Phanaeus bispinus</i>	Di	NA	Es	Gr	Ba
Grupo 13	<i>Deltochilum aff. peruanum</i>	No	Ne	Ro	Me	Md

	<i>Deltochilum carinatum</i>	No	Ne	Ro	Me	Md
	<i>Deltochilum septemstriatum</i>	Cr	Ne	Ro	Me	Al
	<i>Deltochilum sp. A</i>	NA	Ne	Ro	Me	NA
Grupo 14	<i>Deltochilum icarus</i>	Cr	G	Ro	Gr	Md
	<i>Deltochilum orbiculare</i>	Cr	Co	Ro	Gr	Md
Grupo 15	<i>Dichotomius apicalis</i>	No	G	Es	Gr	Md
	<i>Eurysternus hamaticollis</i>	No	G	Re	Gr	Md
Grupo 16	<i>Dichotomius boreus</i>	No	Co	Es	Gr	Ba
	<i>Dichotomius carinatus</i>	No	Co	Es	Gr	NA
	<i>Dichotomius robustus</i>	No	Co	Es	Gr	NA
	<i>Dichotomius subaeneus</i>	No	Co	Es	Gr	Md

	<i>Dichotomius imitator</i>	Di	Co	Es	Gr	Md
Grupo 17	<i>Dichotomius latilobatus</i>	Di	Co	Es	Gr	Md
	<i>Eurysternus atrosericus</i>	No	Co	Re	Me	NA
Grupo 18	<i>Eurysternus foedus</i>	No	Co	Re	Me	Ba
	<i>Eurysternus balachowskyi</i>	Di	Co	Re	Me	NA
Grupo 19	<i>Eurysternus caribaeus</i>	Di	Co	Re	Me	Md
	<i>Eurysternus cayennensis</i>	G	Co	Re	Pe	Al
Grupo 20	<i>Eurysternus vastiorum</i>	G	Co	Re	Pe	Md
	<i>Trichillum pauliani</i>	No	Co	Re	Pe	Al
	<i>Eurysternus cyclops</i>	G	Co	Re	Gr	NA
Grupo 21	<i>Eurysternus howdeni</i>	G	Co	Re	Gr	NA

Eurysternus
hypocrita

G

Co

Re

Gr

Ba
