



JÚLIUS CÉSAR CERQUEIRA SILVA

**INFLUÊNCIA DO MICRO-HABITAT E DA DISTRIBUIÇÃO
ESPACIAL DE RECURSOS NA AMOSTRAGEM DE
BESOUROS ESCARABEÍNEOS**

LAVRAS - MG

2017

JÚLIUS CÉSAR CERQUEIRA SILVA

**INFLUÊNCIA DO MICRO-HABITAT E DA DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE
RECURSOS NA AMOSTRAGEM DE BESOUROS ESCARABEÍNEOS**

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

Dr. Júlio Neil Cassa Louzada

Orientador

LAVRAS - MG

2017

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Silva, Július César Cerqueira.

Influênciado micro-habitat e da distribuição espacial de
recursos na amostragem debesouros escarabeíneos / Július César
Cerqueira Silva. - 2017.

58 p. : il.

Orientador(a): Júlio Neil Cassa Louzada.

.
Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de
Lavras, 2017.

Bibliografia.

1. Amostragem. 2. Scarabaeinae. 3. Interação espécie/ambiente.
I. Louzada, Júlio Neil Cassa. . II. Título.

JÚLIUS CÉSAR CERQUEIRA SILVA

**INFLUÊNCIA DO MICRO-HABITAT E DA DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE
RECURSOS NA AMOSTRAGEM DE BESOUROS ESCARABEÍNEOS**

**THE INFLUENCE OF MICROHABITAT AND SPACIAL DISTRIBUTION OF
RESOURCES ON DUNG BEETLES SAMPLING**

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

APROVADO em 28 de Março de 2017.

Dra. Vanesca Korasaki

UEMG

Dra. Letícia Maria Vieira

UFSJ

Dr. Júlio Neil Cassa Louzada

Orientador

LAVRAS - MG

2017

À minha família e amigos, que são a base de tudo o que eu sou.

Dedico.

AGRADECIMENTOS

À vida e o seu infinito mar de possibilidades;

À Universidade Federal de Lavras e ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia, pela oportunidade de realizar este mestrado;

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de estudos;

Ao Dr. Júlio Louzada pela orientação, apoio, disponibilidade e confiança;

Aos meus pais, Florindo e Neuza, e meus irmãos, Vinícius e Thaís, que sempre me apoiaram nas minhas decisões, pelo exemplo e amor. Amo vocês!

Ao pessoal da ESEC do Jari, José Newton, Rodelson, Antônio, Celino, Antenor, Adamor e ao Sr. Edivar, pela ajuda em campo, logística e companheirismo durante minha passagem por Monte Dourado;

À Marina, meu amore, por ser a companheira perfeita, me alegrar e me entender sempre e por ser a pessoa incrível a qual admiro;

Ao André, pela grande amizade desde os tempos de Ilha Solteira, por toda a ajuda e por me mostrar a oportunidade de vir para Lavras;

Ao Wallace por ser um ótimo profissional e amigo, e possuir um dos maiores corações que eu já conheci;

À Cris(tina), Toru, Rafa, Carol, Yojana, Lívia, Agnis, Rodrigo, Filipe, Raquel e todos do LECIN pela amizade, ajuda e conversas no dia a dia;

À galera da ecologia, grandes amigos que tornaram Lavras um lugar muito mais feliz de se viver;

À turma 2015/1 da Entomologia, pela amizade e por me ajudarem a organizar a melhor Calourada da que já houve;

Aos “remolachos” Filipe, Gabriel (Bxx), Guilherme, Gabo e Zardo, companheiros de república e amigos;

Aos meus amigos de Pereira Barreto e Ilha Solteira que estão sempre presentes, não importando a distância ou tempo;

MUITO OBRIGADO!

RESUMO

A preocupação crescente a respeito dos impactos das ações antrópicas na biodiversidade vem tornando necessárias pesquisas onde se utilizam o monitoramento da biodiversidade como estratégia para entender os efeitos das ações humanas nos diferentes tipos de habitats. Para entender os padrões e os processos oriundos da relação entre os seres vivos e o ambiente é comum o uso de organismos bioindicadores. Besouros da subfamília Scarabaeinae, popularmente conhecidos como rola-bostas, são considerados bons bioindicadores e são amplamente utilizados em pesquisas sobre impactos antrópicos. Muito embora rola-bostas tem se mostrado de grande aplicabilidade para os diversos tipos de monitoramento ambiental, os resultados destes trabalhos podem ser influenciados por fatores ambientais e interações biológicas, o que pode resultar em conclusões enviesadas. Deste modo, este trabalho tem como objetivo verificar a influência de variáveis do micro-habitat e a distribuição espacial de recursos alimentares pré-existentes na amostragem de besouros rola-bosta. O trabalho foi realizado na Estação Ecológica do Jari, em áreas de Floresta Primária Amazônica de terra firme. Foram estabelecidos cinquenta pontos amostrais, divididos em dez transectos distantes 500 metros entre si, cada um com cinco armadilhas com espaçamento de 250 metros. Em um primeiro momento, um depósito de 100 gramas de recurso fecal que consistia de uma mistura de fezes humanas e suínas, foi disposto a uma distância variável entre 0 à 100 metros de 40 das armadilhas, deixando 10 pontos sem recurso, como controle. Após 24 horas em cada um dos pontos amostrais foi instalada uma armadilha do tipo *pitfall* com isca atrativa da mesma mistura de fezes usada nos depósitos, que permaneceram ativas em campo por 48 horas. Variáveis de micro-habitat, para cada ponto, foram obtidas: medidas de abertura de dossel, peso de serapilheira, biomassa acima do solo, compactação do solo e elevação. Nós verificamos que a abertura do dossel apresentou uma relação negativa com a abundância e composição de besouros, sendo ela a variável do micro-habitat mais importante. A biomassa acima do solo e compactação do solo demonstraram um efeito significativo na equitabilidade, sendo os efeitos positivo e negativo, respectivamente. O peso da serapilheira foi positivamente significativo para a biomassa média de besouros coletados nas amostras. Mesmo em ambientes naturais sem um impacto antrópico significativo, os besouros rola-bostas são afetados por fatores do micro-habitat, sendo sensíveis a pequenas variações ambientais, que afetam diretamente a estrutura da comunidade. A distribuição espacial dos recursos alimentares demonstrou um efeito significativo na maioria dos descritores da comunidade, possuindo grande influência na comunidade amostrada. Esta influência pode levar a vieses nos resultados obtidos, o que poderia causar um enviesamento das conclusões de alguns trabalhos nesta área.

Palavras-chave: Variáveis locais. Viés de amostragem. Relação espécie/ambiente. Rola-bostas. Scarabaeinae.

ABSTRACT

The increasing concern on the negative impacts resulting of anthropogenic actions on biodiversity has made necessary to improve the biodiversity monitoring research in different habitats. In order to understand ecosystem functioning, processes and the species/environment interactions, researchers often use biological indicators. The individuals of the subfamily Scarabeinae, popularly known as dung beetles, are widely used as ecological indicators in researches focused on biodiversity and conservation. However, the results of these studies may be influenced by the spatial structure in environmental factors and resource availability, biasing or misleading results. Thus, this work aimed to verify the influence of microhabitat heterogeneity and the spatial distribution of food resources on dung beetles sampling. I carried the study out at the Estação Ecológica do Jari, in areas of primary Amazon Rain Forest. We set up fifty sampling points with a minimum distance of 250 meters between them. Prior to sampling a dung pile was placed near each sampling point, at distances ranging from 1 to 100 meters, in order to simulate a spatial structure of "natural" dung piles. We also left 10 sampling points without external fecal deposit, which were considered control treatment. At each sampling point a pitfall trap with attractive bait was installed, left in the field for 48 hours. In each of the sampling points we obtained the following microhabitat variables: canopy openness, litter weight, above-ground vegetation biomass, soil compaction and elevation. We found that the canopy openness was the most important microhabitat variable, negatively affecting community structure of dung beetles. The above-ground biomass and soil compaction showed a significant effect on equitability, with positive and negative effects, respectively. The litter weight positively affected the average biomass of beetles collected in the samples. Even in natural environments without a significant anthropogenic impact, dung beetles are affected by microhabitat factors, being sensitive to small environmental variations that directly affect the community structure. The spatial distribution of food resources greatly influences the structure of the sampled community. This influence may lead to bias in the results obtained and possibly in the conclusions of studies using dung beetles as an indicator group of disturbances.

Keywords: Local variables. Sampling bias. Species/environment relationships. Dung beetles.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 — Mapa geográfico do estado do Pará e ESEC do Jari e pontos amostrais.....	23
Figura 2 — Esquema de um transecto.....	25
Figura 3 — Esquema da armadilha do tipo <i>pitfall</i> utilizada nas coletas.....	25
Figura 4 — Gráfico da curva de acumulação de espécies.....	30
Figura 5 — Gráficos com tamanho do efeito e importância relativa das variáveis nos modelos para descritores da comunidade.....	31
Figura 6 — Gráficos com tamanho do efeito e importância relativa das variáveis explicativas nos modelos para grupos funcionais.....	32
Figura 7 — Diagrama de Venn com partição de variância para descritores da comunidade.....	34
Figura 8 — Diagrama de Venn com partição de variância para grupos funcionais.....	36
Figura 9 — Matriz de correlação com as variáveis explicativas.....	54

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 — Valores dos testes marginais para os grupos de variáveis.....	35
Tabela 2 — Lista de espécies capturadas na ESEC do Jari	52
Tabela 3 — Modelos com $\Delta \leq 2$ selecionados pela função dredge do R para os descritores da comunidade.....	54
Tabela 4 — Modelos com $\Delta \leq 2$ selecionados pela função dredge para os grupos funcionais	55
Tabela 5 — Valores dos testes marginais realizados com todas as variáveis explicativas para os descritores da comunidade.....	57
Tabela 6 — Valores dos testes marginais realizados com todas as variáveis explicativas para os grupos funcionais.....	58

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
2	REFERENCIAL TEÓRICO	16
2.1	Floresta Amazônica	16
2.1.1	Estação Ecológica do Jari	16
2.2	Scarabaeinae	17
2.2.1	Uso de rola-bostas como bioindicador	18
2.2.2	Amostragem de escarabaeinaes.....	19
2.2.3	Relações das espécies com o ambiente	21
3	MATERIAIS E MÉTODOS	23
3.1	Área do estudo	23
3.2	Desenho amostral.....	24
3.3	Variáveis ambientais	26
3.4	Análises dos dados	26
4	RESULTADOS	29
4.1	Descrição da comunidade	29
4.2	Seleção de modelos e tamanho do efeito das variáveis	30
4.3	Partição de variância.....	33
5	DISCUSSÃO	37
5.1	Descrição geral.....	37
5.2	Influência das variáveis na amostragem de escarabaeíneos	37
5.3	Implicações dos resultados obtidos	41
6	CONCLUSÕES.....	43
	REFERÊNCIAS	44
	ANEXOS	52

1 INTRODUÇÃO

O termo biodiversidade é definido como a variação das formas de vida no mundo, desde uma escala genética até a de ecossistemas, distribuídas em diferentes paisagens (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Nas últimas décadas, um aumento do interesse vem sendo dado aos efeitos negativos gerados pelas ações antrópicas na biodiversidade. Esta preocupação é impulsionada pelos altos índices de desmatamento, poluição e os diagnósticos sobre o real papel do ser humano nas mudanças climáticas (AKIMOTO, 2003; DEFRIE et al., 2010; IPCC, 2013; ORESKES, 2004). Estas atividades antrópicas aumentam o risco de extinção das espécies (MALCOM et al., 2006; TOMAS et al., 2004), além de gerar um efeito direto na dinâmica e funcionamento dos ecossistemas e, conseqüentemente, no fornecimento de recursos e serviços providos pela natureza (CARDINALE et al., 2012).

Em resposta a este quadro tão preocupante, reuniões entre países do mundo todo vêm sendo realizadas visando estabelecer políticas de desenvolvimento sustentável e redução de danos ambientais, tais como a Conferência de Estocolmo em 1972, a Conferência das Nações Unidas para Desenvolvimento Sustentável (Rio-92, Rio+10 e Rio+20) e o Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). A busca sistemática do conhecimento científico é, sem dúvida, o melhor meio para se encontrar um caminho que associe harmoniosamente o desenvolvimento tecnológico e o crescimento populacional com a preservação dos ecossistemas.

Deste modo, a realização de pesquisas sobre monitoramento da biodiversidade se destaca como uma necessidade para a obtenção de dados sobre a diversidade biológica nos diferentes habitats, entender o seu funcionamento, seus processos e interações, assim como estimar os impactos que as atividades antrópicas têm sobre estes aspectos (COWLING et al., 2003; RICKETTS et al., 2005). Com o monitoramento da biodiversidade dos ecossistemas, o poder de previsão de distúrbios no ambiente se torna mais eficiente (MCGILL et al., 2006; MOUILLOT et al., 2013), permitindo um diagnóstico antecipado (FRANÇA et al., 2016), e também auxiliando na tomada de medidas mitigadoras (BUTCHART et al., 2010; JUERGENS, 2009; PEREIRA; COOPER, 2006).

No entanto, coletar e trabalhar com toda a diversidade presente em um ambiente é uma tarefa praticamente impossível, o que dirá obter dados de toda a biodiversidade presente em todos os ambientes do mundo, sejam estes terrestres ou aquáticos. O que tem sido feito para minimizar essa impossibilidade é a utilização de uma parcela representativa da comunidade de determinado local por meio de amostragens padronizadas e, a partir dessa informação,

inferir sobre o ecossistema como um todo. Várias técnicas de amostragens nos permitiram obter o conhecimento que possuímos hoje a respeito dos seres vivos e suas interações com os fatores bióticos e abióticos dos ecossistemas. Entretanto, interpretar os dados amostrados nestes estudos não é uma tarefa simples, sendo dificultada por diversos fatores (HUSTON, 1997). Aspectos como a variação de técnicas de amostragem, tamanho da amostragem, diferentes respostas de diferentes taxa, variações naturais nas condições ambientais e interações bióticas e abióticas devem sempre ser levados em conta na hora de analisar os resultados (BARTLETT; KOTRLIK; HIGGINS, 2001; CERQUEIRA; GENTILE; GUAPYASSÚ, 1995; SPRUGEL, 1991). Isto sem mencionar as dificuldades na própria obtenção e análises dos dados, com problemas que vão desde a escassez de pesquisadores em determinadas áreas até o tempo e os recursos limitantes.

Problemas na amostragem, na análise dos dados ou a influência de fatores como variáveis ambientais e interações, se não levados em consideração, podem levar a resultados errôneos ou enviesados (WARDLE, 1999). Deste modo, experimentos realizados com diversidade de seres vivos precisam estabelecer uma padronização de métricas, metodologias e variáveis a serem utilizadas a fim de promover uma compreensão precisa dos resultados e possíveis comparações entre diferentes trabalhos (KREBS, 1989). Esta preocupação é necessária, pois estes estudos científicos formam a base do conhecimento no qual muitas medidas políticas para a conservação e o desenvolvimento sustentável são formuladas. Visando isso, muitos pesquisadores vêm utilizando organismos bioindicadores em seus trabalhos de avaliação e/ou monitoramento de impactos ambientais (ANAND et al., 2010; RAMAM; SKUMAR, 2002; VULINEC, 2002).

Bioindicadores ou indicadores biológicos são espécies ou um conjunto de espécies que possuem uma alta sensibilidade e estreita relação com determinado ambiente ou condições ambientais (GERHARDT, 2012). Assim, a presença, ausência, riqueza ou mesmo a abundância relativa de um organismo bioindicador em determinado ambiente pode refletir o estado biótico e/ou abiótico deste ecossistema (GERHARDT, 2012; PEARSON, 1994) O grupo utilizado como indicador biológico deve possuir diversos pré-requisitos (FAVILA; HALFFTER, 1997; SPECTOR, 2006), como uma taxonomia bem definida, ser de fácil amostragem e manipulação, ter uma grande diversidade de espécies com ampla distribuição geográfica e presentes em diferentes habitats, além de serem sensíveis a distúrbios nos sistemas estudados e possuírem um bom custo benefício (FAVILA; HALFFTER, 1997; GARDNER, 2008b; MCGEOCH, 1998; PEARSON, 1994).

Os besouros escarabeíneos, popularmente conhecidos como besouros rola-bostas, (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabeinae), têm sido considerados bons bioindicadores para pesquisas em biodiversidade e conservação de ambientes naturais (DAVIS et al., 2004; GARDNER et al., 2008a; NICHOLS; GARDNER, 2011). Além de bons bioindicadores eles desempenham funções ecossistêmicas importantes como o revolvimento do solo, ajudando na ciclagem de nutrientes (NICHOLS et al., 2008) e dispersão secundária de sementes (VULINEC, 2002), resultantes do seu hábito alimentar e estratégia de alocação do recurso (NICHOLS et al., 2008). Esta estratégia de alocação nos permite separar os rola-bostas em três grupos funcionais principais: os paracoprídeos (escavadores), os telecoprídeos (roladores) e os endocoprídeos (residentes) (HANSKI; CAMBERFORTI, 1991).

A metodologia de amostragem comumente utilizada para estudos dos escarabeíneos é com uso de armadilhas do tipo *pitfall* com isca atrativa. As iscas utilizadas geralmente são fezes de vertebrados, carcaça ou outras matérias orgânicas em decomposição (ESTRADA et al., 1998; GARDNER et al., 2008; HANSKI; CAMBERFORTI, 1991; MARSH et al., 2013). Variações da metodologia de amostragem de rola-bostas vêm sendo testadas por anos, buscando averiguar a influência de aspectos como mudanças na estrutura da armadilha (LOBO et al., 1988; VEIGA et al., 1989), quantidade e tipo de isca utilizada (DORMONT et al., 2007; MARSH et al., 2013), tempo de exposição, distância mínima entre armadilhas e número de repetições (LARSEN; FORSYTH, 2005; SILVA; HERNÁNDEZ, 2015). Ainda assim, fatores como os efeitos das condições do micro-habitat sobre a captura de escarabeíneos (MEHRABI et al., 2014; SOWIG; WASSMER, 1994) ou a importância da interação destes besouros com outros organismos e suas atividades de vida são pouco estudados (BOGONI et al., 2016).

Condições ambientais podem influenciar a amostragem de besouros escarabeíneos (BEIROZ et al., 2017; MEHRABI et al., 2014). Como os rola-bostas são atraídos por fezes de vertebrados e matéria orgânica em decomposição, sendo guiados através de uma pluma de odor (LOUZADA, 1998), é possível imaginar que a presença de outros recursos atrativos nas imediações da armadilha possa influenciar na abundância e riqueza de espécies de escarabeíneos amostrados. Sendo os depósitos de fezes recursos de natureza efêmera e imprevisível no ambiente, sua detecção pelos rola-bostas deve ser eficiente e rápida (HANSKI; CAMBERFORTI, 1991). Estas características do recurso alimentar podem diminuir a intensidade da competição entre as espécies, permitindo um aumento na diversidade. A habilidade de percepção do alimento, e a capacidade de dispersão dos besouros escarabeíneos, fazem com que eles se movam em direção ao um recurso recentemente depositado, mudando

a distribuição da comunidade no ambiente. Esta distribuição determinada pela presença do recurso alimentar pode camuflar a o efeito das variáveis ambientais (como a cobertura florestal) sob os indivíduos, maquiando seus efeitos na comunidade amostrada. Assim, a associação destes fatores bióticos e abióticos, podem gerar novas dinâmicas na comunidade local, difíceis de serem percebidas pelos pesquisadores, enviesando ou dificultando a compreensão dos resultados obtidos nos experimentos e a análise das relações espécie-ambiente (BEIROZ et al., 2017; MEHRABI et al., 2014).

Deste modo, este trabalho vem com o objetivo de verificar a influência que as variáveis do micro-habitat e a distribuição espacial dos recursos exercem na amostragem de besouros rola-bosta e, conseqüentemente nos aspectos da comunidade.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Floresta Amazônica

A Floresta Amazônica é um dos maiores biomas do mundo, abrangendo nove países na América do Sul: Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Guiana, Guiana Francesa, Peru, Suriname e Venezuela, sendo a maior porção no território brasileiro, ocupando 40% de toda a área nacional (FERRI, 1980). No Brasil, está presente nos estados do Acre, Amazonas, Pará, Amapá, Roraima e Rondônia. Além de sua enorme extensão, a floresta Amazônica possui a maior biodiversidade do mundo (COSTA et al., 2005), abrigando uma grande quantidade de espécies endêmicas por unidade de área (IUCN, 2008), com, pelo menos, 40.000 espécies de plantas, 427 de mamíferos, 1294 de aves, 378 répteis, 427 anfíbios e cerca de 3.000 espécies de peixes (SILVA; RYLANDS; FONSECA, 2005). Outra característica interessante deste ecossistema é que sua biodiversidade não se apresenta de forma homogênea, possuindo uma grande diversidade de espécies, mesmo quando comparada em escalas pequenas e intermediárias (FERNANDES; PODOS; LUNDBERG, 2004; TUOMISTO et al., 1995). A floresta Amazônica ainda fornece uma série de serviços ambientais, como manutenção da biodiversidade, ciclagem de água e o armazenamento de carbono (FERNSIDE, 2007), tornando-a uma grande contribuinte no combate ao aquecimento global.

Apesar de sua grande importância, este bioma vem sofrendo um grande aumento no desmatamento de áreas naturais nos últimos 40 anos, apresentando 14% da cobertura florestal original cortada até 2001 (PERES, 2001). Este quadro é resultante do aumento da atividade pecuária, cultivo de soja e construção de estradas e rodovias que tem se estabelecidos no bioma (LAURANCE, 2005), além de atividades ilegais de extração de madeira, apropriação de terras, e o efeito indireto de queimadas locais (Louzada et al., 2010).

2.1.1 Estação Ecológica do Jari

A Estação Ecológica do Jari (ESEC do Jari) é uma unidade de conservação brasileira de proteção integral da natureza criada pelo decreto nº 87.092 em 12 de abril de 1982 e localizada nos municípios de Almerim (Pará), Laranjal do Jari e Mazagão (Amapá). Ela ocupa uma área de 227.126 ha, numa faixa que vai do rio Jari a leste até o rio Parú a oeste, com cerca de 60% deste território no estado do Pará e 40% no Amapá. Esta região possui uma

precipitação média de 2159 mm, e uma temperatura média anual de 26,4 °C (GOMES-SOBRINHO et al., 2012).

Sua área é inteiramente ocupada pelo bioma Amazônia, com diferentes fitofisionomias, sendo elas: Floresta primária de terra firme, apresentando espécies arbóreas emergentes que chegam a atingir de 40 à 60 metros de altura, como o Angelim vermelho (*Dinizia excelsa*, Mimosaceae), (Bombacaceae) e Castanha do Pará (*Bertoletia excelsa*, Lecitidaceae); floresta secundária de terra firme, onde a regeneração natural promove o desenvolvimento de uma vegetação densa com numerosos troncos finos; capoeira, com origens de afloramentos rochosos e ação química dos solos rasos, produzindo uma mata mais baixa; floresta de igapó, que sofre inundações sazonais de igarapés; e mata de galeria, que acompanham lateralmente os igarapés que cortam a floresta (CNUC, 2017).

A maior ameaça à integridade da estação consiste, principalmente, de atividades garimpeiras que ocorrem ilegalmente nas áreas do seu entorno (CNUC, 2017), a caça, a extração de madeira, e a abertura de trilhas para a extração ilegal de castanha do Pará, atividade econômica muito forte na região.

2.2 Scarabaeinae

As espécies da subfamília Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) formam um grupo popularmente conhecidos como besouros rola-bostas, devido ao comportamento de elaborar pequenas esferas com fezes de animais que algumas espécies possuem. Este grupo possui mais de 6000 espécies descritas, distribuídas por várias regiões do mundo e sendo encontrados em ambientes diversos, de florestas tropicais a desertos (VAZ-DE-MELLO, 2000). No Brasil, mais de 600 espécies foram registradas até o ano de 2000.

Esses besouros em sua maioria apresentam um comportamento coprófago, alimentando-se das fezes de vertebrados, mais precisamente do líquido rico em microorganismos presente nestes recursos (HALFFTER; MATTHEW, 1966, HALFFTER; EDMONDS, 1982). As espécies também podem ser necrófagas, se alimentando de carcaças; saprófagas, utilizando material vegetal em decomposição como recuso alimentar; micetófagas, alimentando-se de fungos, predadoras, foréticas de caramujos ou mesmo generalistas (HALFFTER; MATTHEW, 1966; VAZ-DE-MELLO, 2007; LARSEN et al., 2008).

De acordo com a técnica de alocação do recurso alimentar e nidificação os besouros escarabeíneos podem ser separados em três guildas: Paracoprídeos (escavador), telecoprídeos (rolador) e endocoprídeos (residente):

- a) Paracoprídeos ou escavadores possuem o comportamento de escavar túneis logo abaixo ou adjacente do recurso alimentar, que será levado para o interior do túnel para servir como alimento ou na reprodução. Fêmeas copuladas depositam um ovo dentro da massa de recurso enterrada, a qual servirá de alimento para as fases larvais do besouro. Os túneis elaborados por eles podem variar de espessura e profundidade dependendo a espécie (HANSKI; CAMBEFORTI; 1991);
- b) Telecoprídeos ou roladores utilizam suas pernas dianteiras e médias para elaborar pequenas esferas feitas com o recurso alimentar, e as rodam por distâncias variadas com o auxílio de suas pernas traseiras. A bola de recurso é enterrada superficialmente no solo ou na serapilheira, em locais distantes da fonte de origem. Este comportamento tende a evitar a competição pelo recurso (HANSKI; CAMBEFORTI; 1991);
- c) Endocoprídeos ou residentes vivem dentro do recurso, se alimentando e nidificando sem precisar deslocá-lo (HALFFTER; EDMONDS, 1982). Na reprodução pode haver a confecção de bolas construídas com o próprio recurso alimentar (LOUZADA, 2008).

2.2.1 Uso de rola-bostas como bioindicador

Para acessar a biodiversidade e entender os padrões existentes na natureza, pesquisadores se utilizam de dados biológicos em seus estudos. Devido à magnitude e complexidade dos ecossistemas, existe a necessidade de encontrar grupos com grande representatividade na natureza ou que permitam com seu estudo alcançar a compreensão de processos ecossistêmicos. Com esta necessidade surgiu o conceito de indicadores biológicos ou bioindicadores, que são seres vivos sensíveis às alterações no ambiente ao qual possuem uma forte relação. Para ser um considerado um bom bioindicador, o grupo escolhido precisa atender a uma série de pré-requisitos (FAVILA; HALFFTER, 1997; PEARSON, 1994), sendo eles:

- a) Taxonomia bem definida e com estabilidade para que as populações possam ser bem identificadas com segurança, além de uma biologia e história natural bem conhecida;
- b) Fácil amostragem e manipulação, para facilitar a implementação de estudos, e testes;
- c) Possuir grande diversidade de espécies com ampla distribuição geográfica e em diferentes habitats para que os resultados possam ser amplamente aplicados;
- d) Possuir grande abundância nos ambientes em que está presente;
- e) Sensibilidade aos distúrbios nos sistemas em que estão presentes;

Os besouros da subfamília Scarabaeinae são considerados bons bioindicadores por possuírem todas as características citadas acima (FAVILA; HALFFTER, 1997; SPECTOR, 2006). Muitos trabalhos utilizando besouros rola-bostas como indicadores têm sido realizados para averiguar níveis de impacto antrópico (BARLOW et al., 2016; CAMPOS; HERNÁNDEZ, 2015; DAVIS et al., 2014; FRANÇA et al., 2016; KORASAKI et al., 2013a; NICHOLS et al., 2007), consequências da implementação de diferentes usos da terra sobre a diversidade (HARVEY; GONZALEZ; SOMARRIBA, 2006; KORASAKI et al., 2013b) e capacidade de regeneração de áreas impactadas (AUDINO; LOUZADA; COMITA, 2014). Além disso, alguns pesquisadores têm focado seus estudos nas funções ecossistêmicas exercidas pelos rola-bostas (BRAGA et al., 2013; GRIFFITHS et al. 2015; NICHOLS, et al., 2009; SLADE et al., 2007) e os benefícios destas para a humanidade (BEYNON et al., 2012; LOSEY; VAUGHAN, 2006). Devido a esta grande utilização dos escarabeíneos e a importância que estes estudos possuem na construção de medidas de preservação e tomada de decisão, muitos pesquisadores direcionam suas pesquisas para melhorar a confiabilidade destes trabalhos, tentando estabelecer uma padronização de amostragem e experimentação. (LARSEN; FORSYTH, 2005; MEHRABI et al., 2014, SILVA; HERNÁNDEZ, 2015b)

2.2.2 Amostragem de escarabeíneos

A amostragem de besouros rola-bostas pode ser realizada de acordo com diferentes metodologias, dependendo sempre dos objetivos do estudo (LOBO et al., 1988; VEIGA et al., 1989). Diferentes abordagens são necessárias para se avaliar diferentes características da comunidade amostrada. Estudos que utilizam diferentes tipos de iscas atrativas, como por

exemplo, fezes de diferentes animais (herbívoros, carnívoros e onívoros), carcaça e materiais orgânicos em decomposição, conseguem amostrar comunidades diferentes, as quais são especializadas em determinado tipo de recurso (BOGONI; HERNÁNDEZ, 2014; ESTRADA et al., 1993; HANSKI; CAMBERFOT, 1991; LARSEN; FORSYTH, 2005; MARSH et al., 2013; TOCCO et al., 2016; SILVA; AUDINO, 2011). Outra característica que pode diferir entre as espécies é o período de atividade, variando entre espécies diurnas, noturnas, crepusculares, ou mesmo espécies sem período de atividade definido (BEIROZ et al., 2017; IANUZZI et al., 2016). A sazonalidade também é um fator determinante para estudos utilizando estes besouros, visto que eles são grandemente sensíveis às variações climáticas que ocorrem durante o ano, sendo encontrados no ambiente principalmente em épocas quentes e chuvosas (DAVIS, 1996a; HERNÁNDEZ; VAZ-DE-MELLO, 2009; KADIRI; LUMARET; FLOATE, 2014). Estes besouros, assim como muitos seres vivos, apresentam uma relação com a elevação, fazendo com que comunidade mude de acordo com um gradiente elevacional (NUNES et al., 2016).

A maneira como a amostragem é realizada pode refletir nos dados coletados, assim, diferentes métodos de coleta podem ser aplicados a fim de se obter respostas diferentes (TOCCO et al., 2016). A coleta ativa e armadilha de interceptação de voo são interessantes para coletar insetos que não são atraídos ou evitam armadilhas atrativas (ANDRESEN, 2007; DAVIS et al., 2001; HILL, 1996; SOUTHWOOD; HENDERSON, 2006). Armadilhas luminosas capturam insetos de hábitos noturnos que são atraídos pela luz (HILL, 1996; JAIN; KAUR, 2014). Dos diferentes métodos de amostragem, as armadilhas com isca atrativa são grandemente utilizadas na amostragem de rola-bostas por permitir uma rápida avaliação da comunidade no ambiente, assim como os efeitos nos impactos ambientais da comunidade (BICKNELL et al., 2014; HALFFTER; FAVILA, 1993; KRELL, 2007; LOBO et al., 1988; SPECTOR, 2006). As armadilhas com isca atrativas podem se diferenciar basicamente em seu formato e tipo de isca em uma série de combinações (ESTRADA et al., 1998; LOBO et al., 1988; VEIGA et al., 1989; SPECTOR, 2006). Um modelo bastante implementado é o das armadilhas do tipo *pitfall* ou armadilhas de queda, que consistem em um recipiente no qual o inseto atraído cai e fica impossibilitado de sair (LOBO et al., 1988; VEIGA et al., 1989). A efetividade destas armadilhas pode variar, de modo que muitos insetos podem estar mais propensos a serem capturados quando estão em um determinado estágio da vida, como o período reprodutivo, ou por diferenças sexuais no comportamento (SOUTHWOOD; HENDERSON, 2006).

A padronização do desenho amostral nos estudos com escarabeíneos é essencial para possibilitar a comparação entre comunidades de diferentes habitats, localidades, período de atividade ou níveis de impacto do ambiente em que se encontram. Estudos que visam o aprimoramento dos diferentes métodos de coleta são de grande importância no aprimoramento das técnicas de amostragem. Em muitos deles, o período de 48 horas de exposição das armadilhas em campo tem sido recomendado para promover a captura da maior parte da comunidade de escarabeíneos de um determinado ambiente (FERRER-PARIS; MERCADO; RODRIGUEZ, 2013; LOBO et al., 1988; SILVA; HERNÁNDEZ, 2015b; VEIGA et al., 1989), após esse período a atratividade da isca pode diminuir devido a ressecamento da isca atrativa. Uma padronização no desenho amostral que consiste em transectos com dez armadilhas cada, distantes 50 metros uma das outras foi sugerida por Larsen e Forsyth (2005), visando a comparação entre áreas com redução da interferência entre as armadilhas. Este modelo de amostragem serviu de parâmetro por muitos pesquisadores durante anos (GARDNER et al., 2008a; DANIEL; NUNES; VAZ-DE-MELLO, 2014). Posteriormente, Silva e Hernández (2015b) sugeriram que a distância mínima entre armadilhas deveria ser aumentada para 100 metros, demonstrando que o mínimo de 50 metros, anteriormente proposto, não era suficiente para eliminar a influência entre armadilhas. Um desenho experimental que leve em consideração as variáveis que afetam a distribuição das espécies e a estrutura da comunidade a ser amostrada é fundamental para um melhor entendimento dos resultados das pesquisas e o aumento na precisão das respostas obtidas.

2.2.3 Relações das espécies com o ambiente

Milhares de anos de evolução fizeram com que os seres vivos estabelecessem uma relação extremamente forte com o ambiente em que vivem, sendo muitas vezes dependentes das condições promovidas por eles (JACKSON; BUDD, 1996). Esta relação é o resultado das pressões ambientais exercidas sobre os seres vivos e a adaptabilidade das espécies em sobreviver a estas pressões. Os organismos podem responder diferentemente as diversas pressões do ambiente, tanto a variações locais, como a mudança na cobertura vegetal, quanto às variações globais, como o aumento da temperatura média dos ambientes em decorrência do aquecimento global (BROWN, 1984; HANSEN et al., 2001; MEHRABI, 2014; SCHLEUNING et al., 2016). Alterações nas características ambientais, em qualquer escala, podem determinar a presença e/ou composição dos organismos nos ambientes.

Chamamos de micro-habitat o ambiente nos seus aspectos bióticos e abióticos dentro de uma escala local, variando em seu tamanho de acordo com a espécie/grupo estudado. Os besouros da subfamília Scarabaeinae demonstram uma grande sensibilidade nas variações do ambiente nesta escala. A cobertura florestal já se provou ser um fator bastante influente na determinação da comunidade amostrada nos ambientes (ALMEIDA; LOUZADA, 2009; HALFFTER; ARELLANO, 2002; HALFFTER; MATTHEW, 1966; NICHOLS et al., 2013), o que pode limitar a presença das espécies em determinados ambientes. Características do solo, como grau de compactação ou textura também são frequentemente relacionados com a estrutura da comunidade amostrada nos experimentos (BEIROZ et al., 2017; NEALIS, 1977).

A interação com outros organismos, tanto direta quanto indiretamente, também são fatores importantes na determinação das comunidades de rola-bostas nos ambientes. Estes, por exemplo, são altamente dependentes da presença e atividade de vertebrados, os quais fornecem recursos alimentares que são essenciais no desenvolvimento de larvas e adultos e na reprodução dos besouros (BIGONI et al., 2016; CULOT et al., 2013; HALFFTER; MATTHEWS, 1966). Deste modo a comunidade de vertebrados exerce uma grande influência sobre a comunidade de escarabeíneos encontrada nos ambientes (BOGONI et al., 2016). A importância destes fatores refletem processos evolutivos que possibilitaram a especialização entre espécie e ambiente. Esta especialização por determinadas condições ambientais promove a formação de comunidades diferentes ou comunidades espacialmente variáveis, resultantes de uma mistura de variáveis ambientais bióticas e abióticas que agem como filtro ambiental.

Estudar a relação entre os organismos e as condições necessárias para a sua sobrevivência é um passo importante na obtenção do entendimento dos processos organizadores das comunidades nos ambientes, tanto naturais quanto antrópicos. Este conhecimento é necessário para formar uma base sólida para a elaboração de medidas de conservação por pesquisadores e outros tomadores de decisão (COOK et al., 2014).

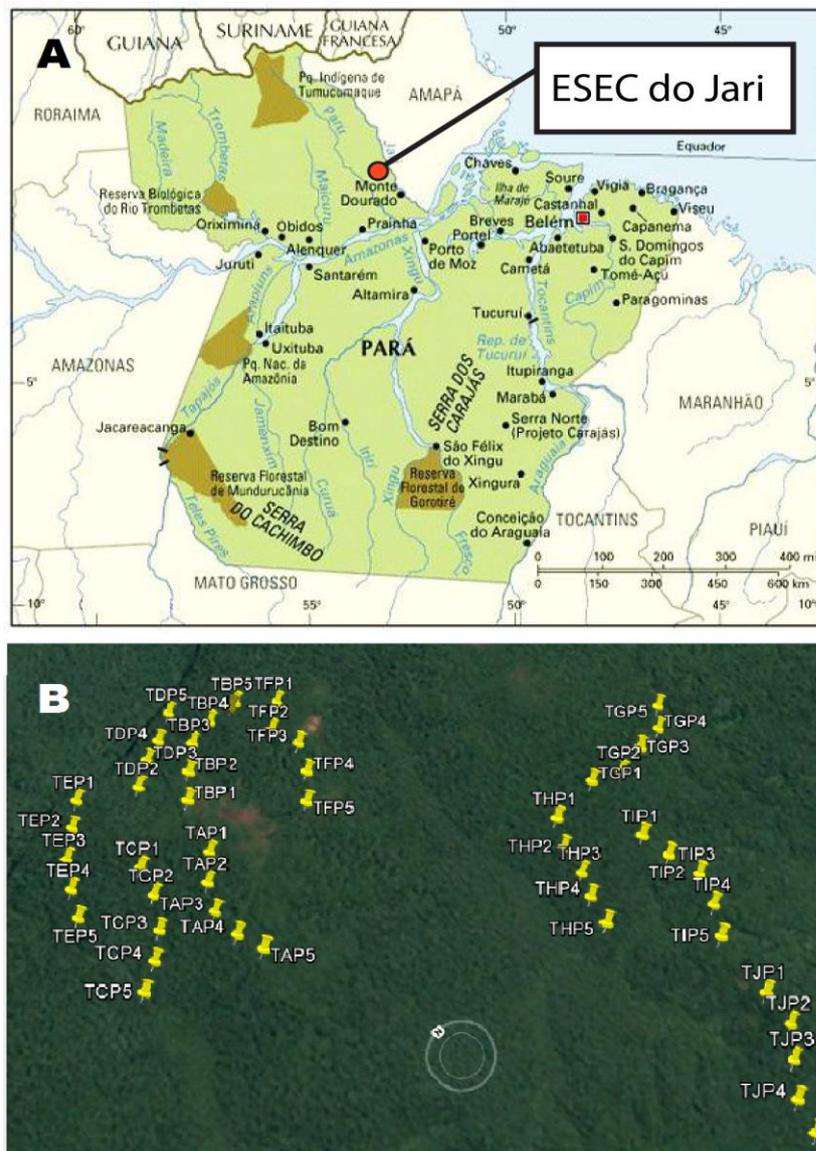
Existe uma lacuna de conhecimento de como o conjunto de fatores do ambiente físico e biótico se estruturam espacialmente e o quanto essa estrutura afeta a distribuição da biodiversidade. De maneira geral, os estudos abordam os efeitos de ações antrópicas que alteram o ambiente em uma ordem que poderia ser considerada catastrófica para a maioria dos organismos.

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Área do estudo

Realizamos a coleta de dados nos meses de março e abril de 2016 em uma área contínua de floresta Amazônica primária de terra firme, sem distúrbio antrópico significativo, na Estação Ecológica do Jari, no estado do Pará, Brasil.

Figura 1 – Mapa geográfico do estado do Pará e ESEC do Jari e pontos amostrais.



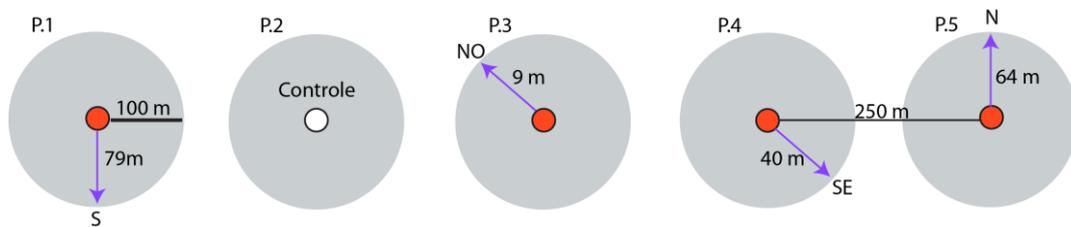
Legenda: A) Mapa do estado do Pará com local da ESEC Jari (ponto vermelho); B) Distribuição dos pontos amostrais. Fonte imagem A: <http://www.guianet.com.br/pa/mapapa.htm>. Fonte imagem B: Google Earth

3.2 Desenho amostral

Demarcamos dez transecções dentro de uma área de floresta contínua, com cada um dos transectos contendo cinco armadilhas, totalizando 50 pontos amostrais. As armadilhas de cada transecto foram espaçadas 250 metros entre si, enquanto que a distância entre os transectos foi de, pelo menos, 500 metros. Cada armadilha foi considerada uma unidade amostral.

Realizamos um sorteio para determinar entre as cinco armadilhas de cada transecto, qual seria o controle (aos quais não seriam colocados depósito de fezes nas proximidades) e quais teriam a presença de depósitos fecais próximos (FIGURA 2). Em 40 pontos amostrais foram alocados diretamente sobre o solo depósitos atrativos de fezes externos às armadilhas, que consistiram de uma porção de 100 gramas de uma mistura de fezes humanas e suínas, em uma proporção de 1:9 para solucionar o problema de baixa quantidade de fezes em relação ao número de armadilhas sem perder a eficiência (MARSH et al., 2013). As 10 armadilhas restantes, que não possuíam depósitos externos, foram utilizadas como controle. Para as armadilhas que receberiam um depósito externo, sorteamos a distância e direção em que estes seriam alocados. Para determinar essa distância, o sorteio de cada medida foi direcionado entre quatro classes as quais não se repetiam dentro de cada transecto, sendo elas: de 1-25, 26-50, 51-75 e 76-100 metros. Este procedimento foi realizado para que os depósitos de recurso externo fossem distribuídos mais uniformemente em uma faixa de 100 metros de distância da armadilha, pois esperasse que em distâncias maiores os depósitos não influenciem as coletas (SILVA; HERNANDEZ, 2015b). Os depósitos de fezes foram distribuídos 24 horas antes da instalação das armadilhas para que pudessem ficar disponíveis para a comunidade de besouros, e assim averiguar o possível efeito da sua presença na captura dos espécimes. Nos dias seguintes os depósitos foram verificados para verificar se haviam sido utilizados pelos besouros. A checagem da presença de depósitos de fezes naturais, ou seja, aquelas realizadas pelos animais da floresta, foi realizada nos arredores das armadilhas e dos depósitos experimentais durante todos os dias de experimento, não sendo observados nenhuma vez. Em cada ponto amostral instalamos armadilhas do tipo *pitfall* que consistiram de um recipiente plástico de 11 cm de profundidade e 19 cm de diâmetro, enterrado ao nível do solo e preenchido com uma solução de 250ml de água, sal e detergente (FIGURA 3).

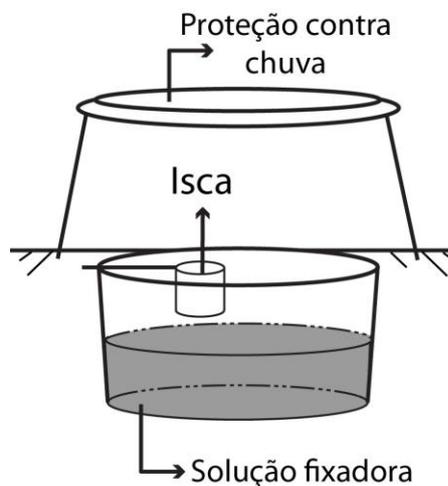
Figura 2 – Esquema de um transecto.



Legenda: Esquema de um transecto: Armadilhas que possuem depósitos externos ao seu redor (círculo vermelho), Armadilhas controle (círculo branco), os círculos cinzas representam raio de 100 metros em volta da armadilha no qual os depósitos poderiam ser dispostos; as setas roxas mostram a direção (em relação à armadilha) em que o depósito seria colocado; ao lado da seta está a distância (em metros) em que os depósitos seriam colocados em cada ponto. Fonte: Do autor (2017).

A tampa do recipiente foi colocada acima da armadilha, sustentada por dois espetos de madeira, para servir como proteção contra a chuva. Em cada armadilha colocamos um copo plástico de 50 ml com 25 gramas de isca atrativa, que consistia da mesma mistura de fezes utilizada nos depósitos externos. Coletamos a comunidade de besouros capturada 48 horas após as armadilhas serem iscadas. Coletamos a comunidade de besouros capturada 48 horas após as armadilhas serem iscadas.

Os besouros coletados foram armazenados em uma solução de álcool 70%, e posteriormente levados ao laboratório, onde foram triados, acondicionados em mantas e secos em estufa a 45°C por um período de três dias. Todos os insetos foram identificados com auxílio de chave dicotômica de identificação para Scarabaeinae (VAZ-DE-MELLO et al., 2011) e confirmação de especialista.

Figura 3 – Esquema da armadilha do tipo *pitfall* utilizada nas coletas.

Fonte: Do autor (2017).

3.3 Variáveis ambientais

Em cada unidade amostral obtivemos valores para a biomassa acima do solo (DAP>5 cm), abertura de dossel, peso seco da serapilheira, compactação do solo e elevação. Para contabilizar a biomassa acima do solo, mensuramos o DAP (diâmetro na altura do peito) de todas as árvores nas quais esta medida fosse maior do que 5,0 cm e que estavam em um raio de 5,0 metros de cada armadilha. Estas medidas foram transformadas segundo a equação estabelecida por Higuchi et al. (1998) e posteriormente somadas, resultando em um valor estimado de biomassa acima do solo para cada unidade amostral.

Estimamos a abertura do dossel através de fotografias hemisféricas tiradas com o auxílio de uma câmera digital, acoplada a uma lente de 8 mm (olho de peixe), em cada um dos pontos amostrais. Para registrar as imagens posicionamos a câmera a uma altura de 1 metro do solo. Posteriormente, as fotos foram analisadas com auxílio do software GAP Light Analyzer, no qual fizemos a quantificação da abertura de dossel.

Para coletarmos a serapilheira, foi lançado um quadrado de madeira de 25 x 25 cm em três pontos distintos dentro de um raio de 2 m de cada armadilha. Toda a serapilheira que se encontrava no interior do quadrado era recolhida. As três amostras de serapilheira eram unidas, formando a amostra do ponto, todas as amostras foram secas em estufa durante cinco dias a uma temperatura de 50°C e, posteriormente, contabilizamos o peso seco com auxílio de uma balança. Para determinar a compactação do solo utilizamos um penetrômetro de mão, o qual era pressionado contra o solo em três pontos distantes no máximo 20 centímetros de cada armadilha. Com as três medidas, obtivemos a média aritmética da compactação do solo de cada ponto amostral.

Com o uso de um GPS GARMIN 78s, foram registrados os pontos geográficos (UTM) e dados de elevação de cada ponto amostral e depósito de recurso externo.

3.4 Análises dos dados

A suficiência da amostragem foi verificada pela curva de acumulação utilizando a função 'specaccum' do pacote Vegan (OKSANEN et al., 2017) do software R. Realizamos uma análise de correlação das variáveis explicativas utilizando o coeficiente de Spearman, através da função pairs.panels(correl) do pacote Psych (REVELLE, 2016). Para verificar se distribuição espacial afeta a comunidade analisando se a diversidade beta entre os pontos

amostrais se dá por substituição de espécies ou aninhamento, utilizamos a função “beta.mult” do pacote Betapart (BASELGA, 2017).

Utilizamos como variáveis respostas da comunidade a riqueza de espécies, abundância de indivíduos, equitabilidade de Pielou e biomassa média de besouros por amostra. Também foram realizados modelos para riqueza e abundância dos grupos funcionais: rolaedores, escavadores e residentes, para analisar como estes respondem aos fatores do micro-habitat e a disponibilidade de recursos. Foi realizado um modelo linear generalizado (GLM) com todas as combinações das variáveis do micro-habitat e a distância do depósito fecal mais próximo (variáveis explicativas) para cada variável da resposta. Utilizamos a família de distribuição Binomial Negativa com todas as variáveis respostas, com exceção da biomassa média e equitabilidade, que apresentaram distribuição normal.

Após criarmos as funções de cada variável resposta por todas as variáveis explicativas, utilizamos a função ‘dredge’ do pacote MuMIn (BARTÓN, 2016) do software R para gerar todas as combinações de modelos possíveis entre elas, incluindo o modelo nulo. O conjunto de melhores modelos foi formado com base no valor do AICc, considerando somente aqueles com um $\Delta \leq 2$ (ANEXOS C e D). Foi testada a significância dos modelos através do teste z. Com os conjuntos de melhores modelos foi possível encontrar a importância relativa de cada uma das variáveis, que consiste no número de modelos com $\Delta \leq 2$ em que a variável explicativa aparece. Também obtivemos os tamanhos dos efeitos das variáveis explicativas e seu intervalos de confiança para cada variável resposta obtendo a média dos coeficientes dos modelos, com a função ‘model.avg’, também do pacote MuMIn (BARTÓN, 2016) do software R. Com estas análises conseguimos um ranqueamento das variáveis explicativas por importância de efeito na comunidade.

Para avaliar a quantidade de explicação obtida isoladamente e compartilhadamente entre as variáveis do micro-habitat e a distribuição espacial dos depósitos de recurso realizamos uma análise de partição de variância. Para particionar a variância da comunidade foi realizado um modelo linear sobre matriz de distância (DistLM), onde uma matriz de similaridade é explicada por variáveis preditoras (ambientais e posição espacial dos depósitos externos e das armadilhas *pitfall*). Aqui, adicionamos ao conjunto de variáveis ambientais as coordenadas UTM obtidas por GPS dos pontos amostrais e pontos onde os depósitos fecais foram colocados. Foram geradas matrizes de similaridade para “estrutura da comunidade”, obtida através de uma matriz de abundância da comunidade, transformada em raiz quadrada e padronizada por amostras, utilizando o coeficiente de Bray-Curtis como medida de distância.

A composição da comunidade foi obtida considerando somente a presença ou ausência das espécies, transformada em matriz de similaridade utilizando o índice de Jaccard como medida de distância. Também foram feitas matrizes de similaridade para as variáveis descritoras da comunidade: riqueza, abundância, biomassa média de besouros por amostra e equitabilidade, assim como riqueza e abundância dos três grupos funcionais, para analisar as suas respostas isoladamente. Os valores das variáveis foram transformados em raiz quadrada e a matriz de similaridade foi obtida por distância Euclidiana.

Uma análise de DistLM foi aplicada, primeiramente, com todas as variáveis explicativas, para verificar a importância na explicação na variação da comunidade. As variáveis que apresentaram efeito significativo quando analisadas isoladamente como preditoras, mostrado no teste marginal (ANEXOS E e F), foram reunidas em três grupos. O primeiro grupo foi o de variáveis do micro-habitat ou locais (Loc), podendo ser formado por abertura de dossel, peso de serapilheira, biomassa acima do solo, compactação do solo e elevação. O segundo grupo, de distribuição espacial das armadilhas (DEA), conteria, se significativo, os valores das distâncias das amostras até o depósito fecal mais próximo e os pontos geográficos das armadilhas (as UTM's dos pontos amostrais). As UTM's dos pontos de depósitos fecais formaram o terceiro grupo de variáveis, representando a distribuição espacial dos depósitos (DED). As UTM's foram sempre unidas (entre armadilhas e depósitos), mesmo quando alguma delas não se mostrasse significativa no teste marginal, assumindo que elas formam dados que se complementam.

Realizamos uma segunda análise de DistLM com os três grupos de influências (Loc, DEA e DED) para cada matriz de similaridade. A porcentagem total de explicação foi particionada, atribuindo valores a cada grupo isoladamente e em conjunto. A porcentagem de explicação conjunta foi obtida através da explicação de um grupo quando outro era fixado como primeira variável, subtraída pela sua explicação obtida após a fixação dos dois grupos no modelo, conforme recomendado por Andersen, Gorley e Clarke (2008).

4 RESULTADOS

4.1 Descrição da comunidade

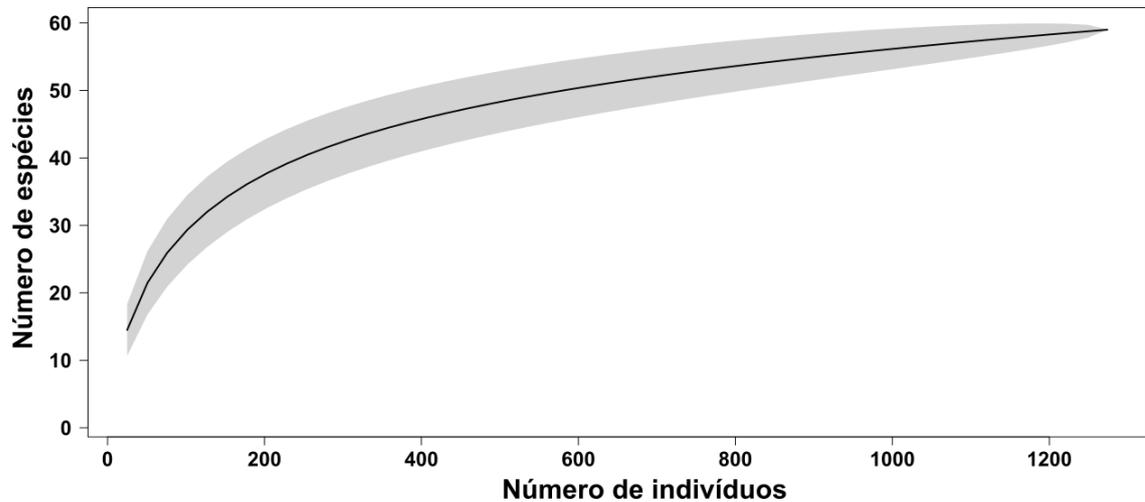
Foram capturados 1274 indivíduos de 59 espécies e morfoespécies, pertencentes a 17 gêneros diferentes (ANEXO A), sendo esta riqueza próxima a obtida em outros estudos na região do Jari (GARDNER et al., 2008; BARLOW et al., 2010; GRIFFITHS et al., 2015; FRANÇA et al., 2016). A espécie mais abundante foi *Eurysternus cayennensis* com 194 indivíduos coletados, seguido de *Canthon triangularis* (166) e *Scybalocanthon* sp.A (98), compreendendo juntos mais de um terço dos indivíduos capturados. A espécie *Canthon triangularis* é coletada com frequência em grande abundância na região do Jari (GARDNER et al., 2008; GRIFFITHS et al., 2015). Das espécies coletadas, houveram 12 com apenas um indivíduo coletado, sendo elas: *Ateuchus* sp.C, *Ateuchus* sp.D, *Ateuchus* sp.F, *Bdelyrus geijskesi*, *Canthidium* aff. *deyrollei*, *Canthidium* sp.1, *Coprophanaeus janius*, *Deltochilum* sp.A, *Dichotomius mamillatus*, *Eurysternus jessopi*, *Oxysternum festivum* e *Sulcophanaeus faunus*.

Na curva de acumulação de espécies (FIGURA 4), podemos observar, a partir de 400 indivíduos coletados, uma diminuição da aquisição de novas espécies que segue até o final sem alcançar uma assíntota. Apesar dessa taxa decrescente, a riqueza na área mostra-se maior do que a coletada.

A diversidade beta entre os pontos amostrais foi fortemente influenciada pela substituição espacial de espécies (turnover) na área, que apresentou uma proporção de contribuição de 0.96 da dissimilaridade total entre pontos.

Em relação aos grupos funcionais, foram coletados um total de 507 indivíduos de residentes, 393 de escavadores e 374 de roladores. Apesar de ser o grupo mais abundante, os residentes não apresentaram a maior riqueza de espécies (14 espécies), ficando entre os escavadores (34 espécies) e roladores (11 espécies).

Figura 4 — Gráfico da curva de acumulação de espécies.



Legenda: Curva de acumulação (linha contínua), com intervalo de confiança de 95% (polígono cinza) para escarabeíneos coletados na ESEC do Jari. Fonte: Do autor (2017).

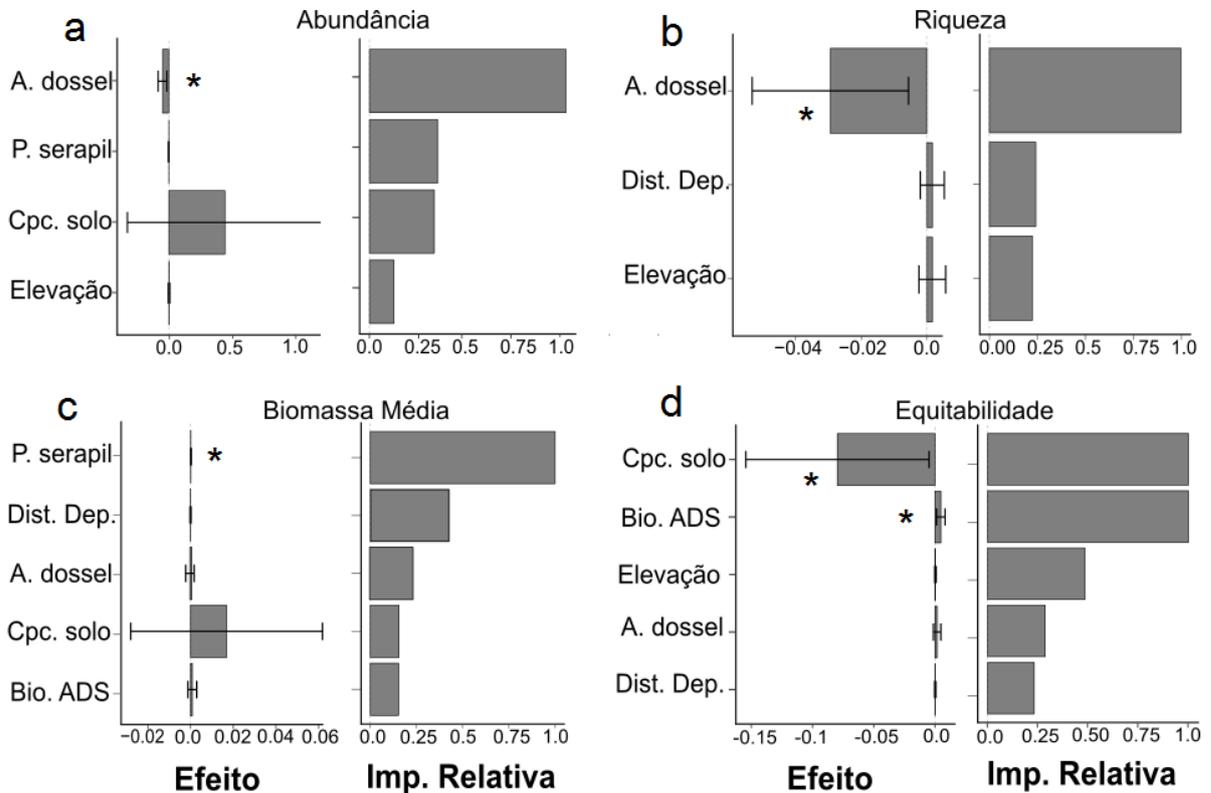
4.2 Seleção de modelos e tamanho do efeito das variáveis

As variáveis explicativas não apresentaram correlação entre si (ANEXO B). Os modelos com $\Delta \leq 2$ gerados pela função dredge podem ser observados nas Tabelas 3 e 4 dos Anexos. A abertura de dossel foi a variável explicativa com maior importância na determinação da comunidade amostrada dentre todas as variáveis medidas, estando presente em, pelo menos, um modelo ($\Delta \leq 2$) para cada uma das variáveis respostas (FIGURA 5).

A abertura de dossel apresentou um efeito negativo na riqueza ($z=2,42$ e $p=0,01$) e abundância total de besouros ($z=2,817$ e $p=0,004$). Para equitabilidade, as variáveis mais importantes foram biomassa acima do solo com efeito positivo ($z=2,73$ e $p=0,006$) e a compactação do solo com um efeito negativo ($z=2,08$ e $p=0,03$). Para a média da biomassa de besouros coletados por amostra, o peso da serapilheira apresentou um efeito positivo ($z=2,96$ e $p=0,003$).

A importância relativa das variáveis nos modelos selecionados com ($\Delta \leq 2$) pode ser observada nos gráficos da direita para cada uma das variáveis respostas da comunidade na Figura 5, e na Figura 6 para abundância e riqueza dos grupos funcionais. A importância é apresentada em uma proporção, indo de 0, que representa a ausência da variável explicativa nos modelos, até 1, com a variável explicativa em todos os modelos.

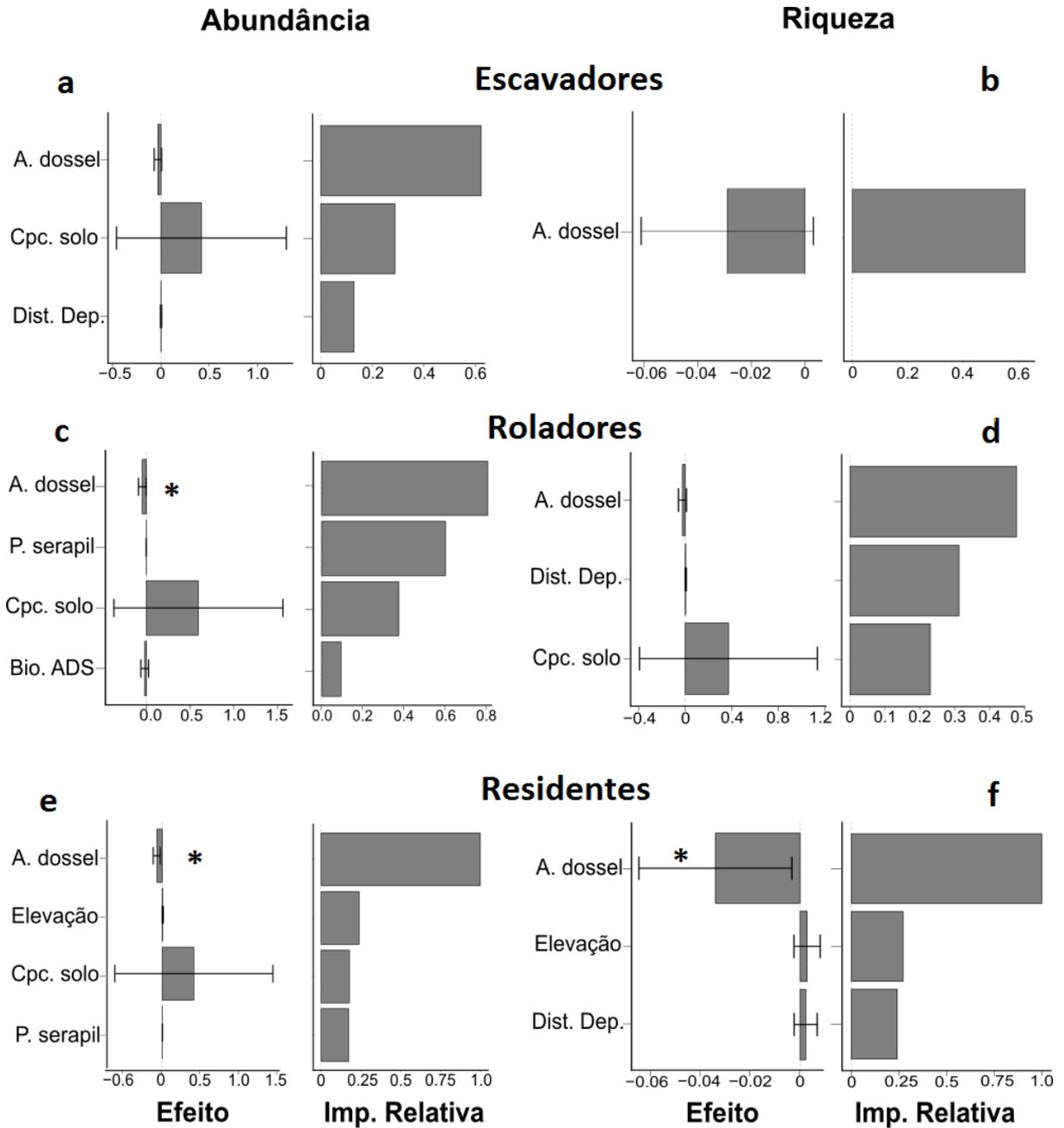
Figura 5 — Gráficos com tamanho do efeito e importância relativa das variáveis nos modelos para descritores da comunidade.



Legenda: Efeito das variáveis explicativas (coeficientes da variável no modelo) à esquerda e a importância relativa da variável para modelos com $\Delta \leq 2$, à direita, para as variáveis respostas da comunidade: A. dossel = Aberturada do dossel; Bio. ADS = biomassa acima do solo, Cpc. solo = compactação de solo; Dist. Dep. = Distância do depósito mais próximo; Elevação; P. serapil = peso da serapilheira. Fatores com efeitos significativos sinalizados com asterisco. Fonte: Do autor (2017).

Para abundância e riqueza dos três grupos funcionais (escavadores, rolares e residentes), a abertura de dossel se mostrou a variável explicativa de maior importância. A abertura de dossel foi a única variável explicativa presente nos modelos com $\Delta \leq 2$ para a riqueza de escavadores, sendo o modelo nulo o segundo melhor modelo. Porém, seu efeito foi significativo somente para a abundância de besouros rolares ($z=2,96$ e $p=0,04$) e para abundância ($z=3,12$ e $p=0,001$) e riqueza ($z=2,16$ e $p=0,03$) de residentes, apresentando um efeito negativo para as três respostas. Os modelos com $\Delta \leq 2$, os valores de contribuição e significância para os grupos funcionais gerados pela função *dredge* podem ser consultadas na tabela 4 dos anexos.

Figura 6 — Gráficos com tamanho do efeito e importância relativa das variáveis explicativas nos modelos para grupos funcionais.



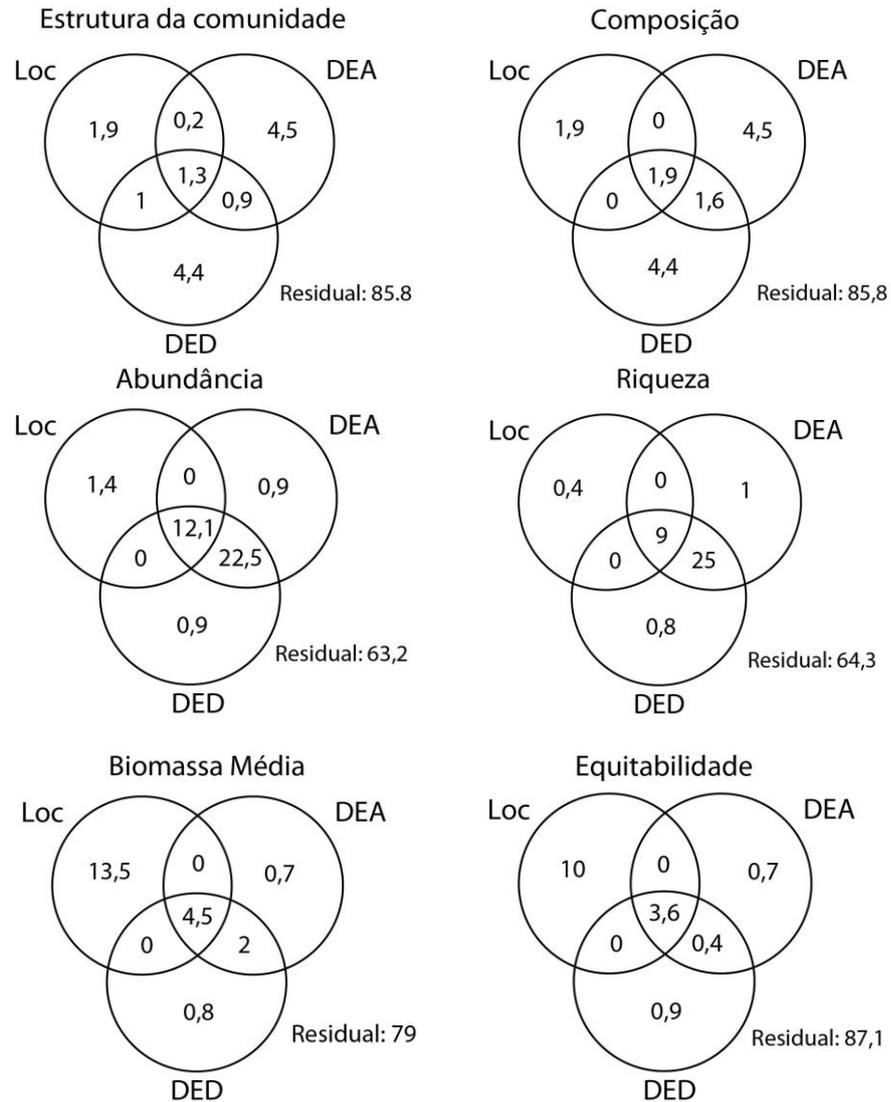
Legenda: Efeito das variáveis explicativas (coeficientes da variável no modelo) à esquerda e a importância relativa da variável para modelos com $\Delta \leq 2$, à direita, para abundância e riqueza dos grupos funcionais: Escavadores (A e B), roladores (C e D) e residentes (E e F). A. dossel = Abertura do dossel; Bio. ADS = biomassa acima do solo, Cpc. solo = compactação de solo; Dist. Dep. = Distância do depósito mais próximo; Elevação; P. serapil = peso da serapilheira. Fatores com efeitos significativos sinalizados com asterisco. Fonte: Do autor (2017).

4.3 Partição de variância

Os grupos de variáveis explicativas utilizadas nas análises contribuíram com apenas uma pequena parcela do total da variação da comunidade, alcançando de 12,9% de explicação, em estrutura da comunidade e composição, a até 36,8% de explicação para abundância total. Os grupos de variáveis espaciais (DEA e DED) foram responsáveis pela maior parcela da variação da explicação para a maioria das variáveis respostas, com exceção da equitabilidade e da biomassa média, onde a variável local se mostrou mais importante (FIGURA 7). A abertura do dossel foi a variável mais selecionada para compor o grupo de variáveis locais, sendo significativa nos testes marginais para estrutura da comunidade, composição de espécies, riqueza total de espécies e abundância total de indivíduos. O grupo de variáveis locais para biomassa média e equitabilidade foi composto por peso da serapilheira e biomassa acima do solo, respectivamente (FIGURA 7). Os valores para os grupos nos testes marginais podem ser encontrados na Tabela 1.

Para os grupos funcionais, as variáveis locais não se mostraram significativas isoladamente, com exceção da abertura de dossel para abundância de besouros residentes. Nestes casos, a abertura de dossel foi escolhida para representar o grupo de variáveis locais, pois foi a variável que chegou mais próximo de um valor significativo nos testes marginais. Pelo menos uma das quatro variáveis de UTMs (duas das armadilhas e duas dos depósitos de fezes) se mostrou significativa para cada uma das variáveis respostas nos testes marginais. A porcentagem de explicação da variância para os grupos funcionais podem ser vistos na figura 8, e os valores dos testes marginais e sequenciais no anexo F.

Figura 7 — Diagrama de Venn com partição de variância para descritores da comunidade.



Legenda: Porcentagem de explicação da variação entre dos grupos de variáveis, para os descritores da comunidade. Variáveis do micro-habitat (Loc), distribuição espacial das armadilhas (DEA) e distribuição espacial dos depósitos fecais (DED). O valor residual representa a porcentagem da variação não explicada pelos grupos. Fonte: Do autor (2017).

Tabela 1 — Valores dos testes marginais para os grupos de variáveis.

Estrutura da comunidade						
Group	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.	res.df	regr.df
Local	4928.9	2.1842	0.007	4.35E-02	48	2
E. Arm	8594.4	1.9299	0.008	7.59E-02	47	3
E. Dep	8583.3	1.9272	0.004	7.58E-02	47	3
R² = 0,1423						

Composição						
Group	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.	res.df	regr.df
Local	5467	1.8339	0.011	3.68E-02	48	2
E. Arm	11675	2.0045	0.001	7.86E-02	47	3
E. Dep	11624	1.9949	0.001	7.82E-02	47	3
R² = 0,1418						

Riqueza						
Group	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.	res.df	regr.df
Local	2.5649	4.6016	0.037	8.75E-02	48	2
E. Arm	10.114	12.375	0.001	0.34495	47	3
E. Dep	10.047	12.25	0.001	3.43E-01	47	3
R² = 0,3536						

Abundância						
Group	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.	res.df	regr.df
Local	18.288	6.817	0.007	0.12436	48	2
E. Arm	51.417	12.634	0.001	0.34965	47	3
E. Dep	51.524	12.675	0.001	0.35037	47	3
R² = 3679						

Média da biomassa						
Group	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.	res.df	regr.df
Local	4.97E-02	10.16	0.002	0.17469	48	2
E. Arm	1.97E-02	1.7524	0.189	6.94E-02	47	3
E. Dep	2.01E-02	1.7908	0.164	7.08E-02	47	3
R² = 0,2105						

Equitabilidade						
Group	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.	res.df	regr.df
Local	5.36E-03	5.8497	0.017	0.10863	48	2
E. Arm	9.96E-04	0.48396	0.627	2.02E-02	47	3
E. Dep	1.02E-03	0.49843	0.604	2.08E-02	47	3
R² = 0,1289						

Abundância de escavadores						
Group	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.	res.df	regr.df
Local	2.8799	2.6096	0.113	5.16E-02	48	2
E. Arm	16.215	9.614	0.001	0.29033	47	3
E. Dep	16.023	9.4544	0.001	0.28689	47	3
R² = 0,3201						

Riqueza de Escavadores						
Group	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.	res.df	regr.df
Local	1.4906	2.9032	0.091	5.70E-02	48	2
E. Arm	7.2982	9.1049	0.001	0.27925	47	3
E. Dep	7.181	8.9032	0.001	0.27476	47	3
R² = 0,2902						

Abundância de residentes						
Group	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.	res.df	regr.df
Local	12.788	7.4273	0.006	0.134	48	2
E. Arm	30.146	10.851	0.001	0.31588	47	3
E. Dep	30.627	11.105	0.001	0.32091	47	3
R² = 0,3540						

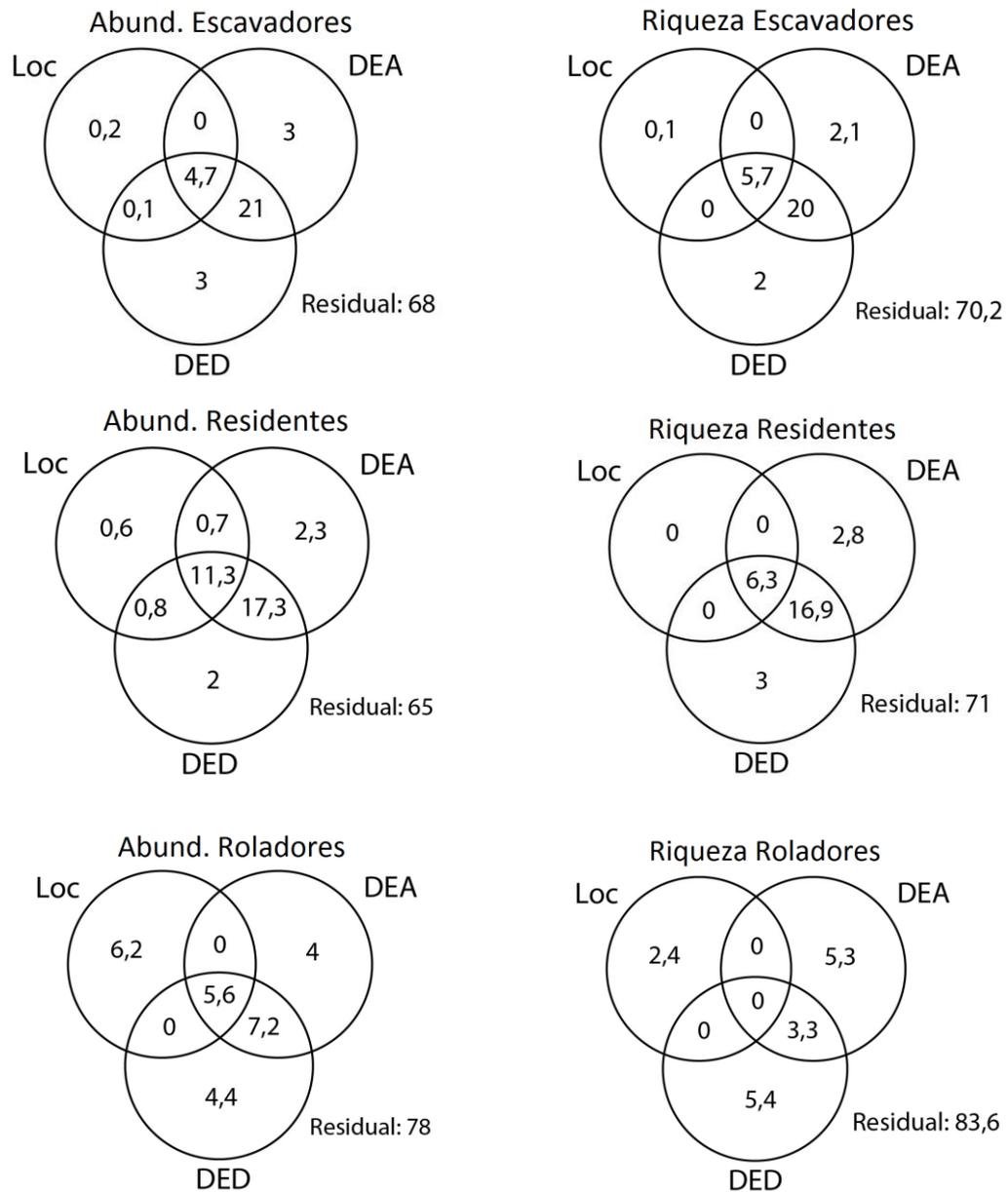
Riqueza de residentes						
Group	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.	res.df	regr.df
Local	0.98191	3.2241	0.083	6.29E-02	48	2
E. Arm	4.0511	8.2431	0.002	0.25968	47	3
E. Dep	4.1025	8.3849	0.001	0.26297	47	3
R² = 0,2919						

Abundância de roedores						
Group	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.	res.df	regr.df
Local	4.3872	3.1885	0.058	6.23E-02	48	2
E. Arm	11.829	4.7432	0.013	0.16794	47	3
E. Dep	11.946	4.8	0.012	0.16961	47	3
R² = 0,2195						

Riqueza de roedores						
Group	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.	res.df	regr.df
Local	0.33495	1.1944	0.292	2.43E-02	48	2
E. Arm	1.4956	2.8572	0.063	0.1084	47	3
E. Dep	1.4935	2.8527	0.085	0.10825	47	3
R² = 0,1643						

Legenda: Grupos de variáveis do micro-habitat ou locais (Local), grupo da distribuição espacial das armadilhas (E. Arm), grupo da distribuição espacial dos depósitos de fezes (E. Dep); valor de significância p referente ao test f; valor de explicação da variável isoladamente sendo 1 igual a 100% (Prop.); graus de liberdade restantes (res.df); quantidade de graus de liberdade utilizados (regr.df); valor de explicação total do modelo (R²). Fonte: Do autor (2017).

Figura 8 — Diagrama de Venn com partição da variância para grupos funcionais



Legenda: Porcentagem de explicação da variação entre dos grupos de variáveis, para abundância e riqueza dos grupos funcionais: Abundância (Abund), Variáveis do micro-habitat (Loc), distribuição espacial das armadilhas (DEA) e distribuição espacial dos depósitos fecais (DED). O valor residual representa a porcentagem da variação não explicada pelos grupos. Fonte: Do autor (2017).

5 DISCUSSÃO

5.1 Descrição geral

Este trabalho foi realizado em uma floresta primária sem distúrbio antrópico significativo, onde presumidamente há uma oscilação pequena das variáveis ambientais. Mesmo assim, conseguimos observar que estas pequenas variações no micro-habitat influenciam significativamente a estrutura da comunidade, mesmo em escala de grupos funcionais. A abertura do dossel foi a variável do micro-habitat mais importante para a distribuição das espécies e estruturação da comunidade de escarabeíneos.

Observamos que a distribuição espacial dos recursos alimentares no ambiente exerce um papel importante na estrutura da comunidade e, conseqüentemente, no que é amostrado pelos pesquisadores em seus estudos. Isto implica em uma possível variação dos resultados obtidos em trabalhos usando escarabeíneos como indicadores biológicos.

5.2 Influência das variáveis na amostragem de escarabeídeos

A abertura do dossel foi a variável do micro-habitat mais importante na determinação da estrutura da comunidade e composição amostrada. Com o aumento da abertura de dossel observamos um efeito negativo na riqueza de espécies total e abundância total de besouros. Resultados semelhantes foram encontrados em estudos com escarabeíneos de florestas tropicais (HALFFTER; ARELLANO, 2002; NICHOLS et al., 2013). Além disso, este resultado corrobora com a afirmativa de Halffter e Matthew (1966) de que a abertura de dossel é o fator mais importante na determinação da comunidade de rola-bostas nos trópicos. Isto evidencia a capacidade dos escarabeíneos em atuar como indicadores biológicos de distúrbios ou modificações nos ambientes florestais (DAVIS et al., 2001; GARDNER et al., 2008; HALFFTER; ARELLANO, 2002; LARSEN, LOPERA; FORSYTH, 2006). Mesmo a pequena variação da cobertura florestal, que obtivemos entre os pontos amostrais, pôde provocar alterações significativas na comunidade local. Está sensibilidade também pode ser observada na estrutura da comunidade (BARLOW et al., 2016), e na gordura corpórea de rola-bostas (FRANÇA et al., 2016) em áreas de corte seletivo de florestas amazônicas no estado do Pará. Howden e Nealis (1975) também observaram uma grande variação na comunidade de rola-bostas entre áreas com cobertura florestal e clareiras em florestas da

Amazônia colombiana, mostrando que muitas espécies florestais são associadas aos ambientes com dossel fechado.

Apesar do efeito significativo, a abertura do dossel foi responsável por uma baixa explicação da variância em relação a distribuição espacial de recursos de fezes e das armadilhas, para as variáveis respostas da comunidade, sendo responsável por explicar apenas 1,4% e 0,4% da variação da abundância e riqueza, respectivamente (Figura 7). Os arranjos espaciais das armadilhas (DEA) e dos depósitos de recurso (DED) somados (inclusive o seu valor conjunto) mostraram uma importância relativamente alta na explicação da variação da riqueza (26,8% de um total de 35,7%) e da abundância dos besouros (24,3% de um total de 36,8%) nas amostras. Este valor é aumentado quando considerada a sua contribuição em conjunto com o grupo Loc, representado pela abertura de dossel (9% para riqueza e 12,1% para abundância). Foi observada relação semelhante para variáveis como a composição e estrutura da comunidade. Isto mostra o quanto a disponibilidade do recurso guia a comunidade espacialmente dentro de um habitat, criando, juntamente com as variáveis locais dos ambientes, pontos mais favoráveis para determinadas espécies ao longo do habitat. Logo, essa estrutura espacial de recursos afeta diretamente a seleção do micro-habitat pelos besouros quando as variáveis ambientais não são limitantes para a sua presença. Uma vez que os rola-bostas são fortemente dependentes das fezes produzidas por aves e mamíferos, tanto para alimentação quanto para nidificação (CULOT et al., 2013; HALFFTER; MATTHEW, 1966; HANSKI; CAMBERFOT, 1991), é compreensível que a distribuição espacial dos recursos seja um dos fatores que guiem a movimentação e distribuição dos rola-bostas nos ambientes.

A abertura de dossel afetou negativamente a abundância e riqueza de residentes, e abundância de roladores. Endocoprídeos de florestas tropicais podem ser fortemente afetados pela modificação do ambiente (NICHOLS et al., 2007). A diminuição da cobertura florestal gera alterações na temperatura e umidade do recurso, que por sua vez afetam aspectos reprodutivos para estes grupos (MARTÍNEZ; VÁSQUEZ, 1995). O comportamento de nidificação no interior das fezes dos animais que os residentes apresentam é mais afetado pelo aumento da luminosidade e, conseqüentemente da temperatura, que causa a rápida desidratação do recurso, prejudicando o desenvolvimento das larvas. A temperatura do ar e do solo também podem influenciar negativamente os roladores, uma vez que estes enterram seus recursos em uma camada mais superficial do solo (HALFFTER; EDMONDS, 1982). Para a abundância de residentes o grupo Loc explicou, isoladamente, 0,6% da variação e 13,4% em ação conjunta com os grupos DEA e DED. Reforçando a informação de que a abertura de dossel (variável do micro-habitat nessa análise) pode afetar mais fortemente as espécies de

besouros residentes. O grupo de variáveis locais explicaram 6,2% da variação da abundância de roladores, um valor relativamente alto quando levado em consideração que sua influência não foi significativa nos testes marginais do DistLM. Mesmo assim, a explicação de 15,6% obtida pela distribuição espacial dos recursos e das armadilhas mostram a importância desse fator para os grupos funcionais.

O comportamento dos escavadores de enterrar as fezes em camadas mais profundas, onde depositam seus ovos, pode ter contribuído para que este grupo não fosse afetado significativamente pelo aumento da abertura do dossel. Em ambientes florestais, os escavadores parecem lidar melhor com ambientes mais abertos do que roladores e residentes (CHOWN; KLOK, 2011; MEHRABI, 2014). Espécies diferentes podem ser afetadas diferentemente pelos fatores ambientais, apresentando uma maior tolerância ou sensibilidade (DOUBE, 1983; HALFFTER, 1991). Esta variação da sensibilidade entre as espécies pode fazer com que o grupo funcional como um todo não apresente um único padrão no seu comportamento, o que dificultaria a explicação da sua variação no ambiente.

Uma maior biomassa acima do solo pode ser entendida como o aumento do número de árvores ou de árvores de tamanho maior em um local e, possivelmente, levando ao aumento da heterogeneidade estrutural da vegetação. O efeito positivo da biomassa acima do solo na equitabilidade reflete a influência da estrutura da vegetação na comunidade de besouros, um fator bastante importante na distribuição da diversidade dos seres vivos (SILVA, DINIZ; VAZ-DE-MELLO, 2010; TEWS, et al., 2004). Em uma floresta, a diminuição da abundância local de árvores afeta fatores como cobertura do dossel, quantidade de serapilheira, temperatura local e características do solo (BAWA; SEIDLER, 1998; VIEIRA; SCARIOT, 2008), produzindo um ambiente favorável para poucas espécies adaptadas a estas condições (HANSKI; CAMBERFOT, 1991). Um ambiente mais heterogêneo pode disponibilizar uma diversidade maior de recursos, tanto na forma de alimentos quanto na forma de abrigo, para aves e mamíferos (TEWS et al., 2004), aumentando a oferta de alimento para os besouros que se alimentam das fezes e carcaças destes animais (NICHOLS et al., 2009). Uma maior oferta de alimento, juntamente com a estrutura da vegetação local pode ter proporcionado um ambiente mais favorável para diferentes espécies de rola-bostas, possivelmente diminuindo a competição, o que pode aumentar a equitabilidade de suas populações (CULOT et al., 2013; HALFFTER; MATHEWS, 1966; KADIRI et al., 1997). Uma maior heterogeneidade na vegetação pode ser muito importante no aumento da diversidade beta entre locais, em uma escala pequena (SILVA; HERNÁNDEZ, 2014), o que explicaria, também, a taxa de substituição de espécies que encontramos. Isto também é evidenciado na partição de

variância, onde a equitabilidade teve sua maior porcentagem explicada pelo micro-habitat, onde a variável local escolhida foi biomassa acima do solo. Este resultado ressalta a hipótese de que a estrutura da vegetação ou heterogeneidade local seja bastante importante para uma distribuição mais igualitária da distribuição da abundância das espécies. Efeito similar pôde ser observado por DAVIS et al. (2001), onde florestas de corte seletivo e florestas plantadas apresentaram uma diminuição da equitabilidade de escarabeíneos, resultante do aumento da dominância por algumas espécies beneficiadas.

A equitabilidade foi negativamente afetada pelo aumento da compactação do solo. Um solo mais compactado, conseqüentemente mais duro, pode prejudicar espécies de rola-bostas, principalmente besouros escavadores e roladores, que enterram as fezes em diferentes profundidades, prejudicando o desempenho desse comportamento (HANSKI; CAMBEFORT, 1991). Porém, a dureza do solo pode afetar as espécies diferentemente (DAVIS, 1996; DOUBE, 1983; HALFFTER, 1991), fazendo com que a variação nesse fator pode contribuir para um ambiente favorável para determinadas espécies enquanto prejudica outras.

A biomassa média dos besouros coletados foi significativamente maior em locais com mais serapilheira. Silva e Hernández (2016) encontraram influencia similar da serapilheira na composição da comunidade com base na biomassa. O acúmulo de serapilheira pode fornecer melhor abrigo e condições de vida para algumas espécies, como acontece com *Bdelyrus* (COOK, 1998). Grandes paracoprídeos se escondem no solo ou entre a serapilheira enquanto não estão se alimentando ou forrageando (HALFFTER; MATHEWS, 1966). Deste modo, é possível que armadilhas instaladas em locais com mais serapilheira possam atrair estes besouros mais rapidamente. O peso da serapilheira explicou isoladamente 13,5% da variação da biomassa média de besouros capturados. A ação conjunta entre os três grupos de variáveis somaram 4,5%, o que aumenta a possibilidade de que os besouros escondidos na serapilheira são atraídos mais rapidamente pelas armadilhas próximas.

Apesar de aparecer em alguns dos melhores modelos selecionados, a elevação local não apresentou efeito significativo sobre nenhuma das variáveis respostas. Possivelmente, a variação da elevação não foi grande o suficiente para causar efeito na estrutura da comunidade amostrada, como observado em outros trabalhos (ESCOBAR, LOBO; HALFFTER, 2005; NUNES et al., 2016; ROMERO-ALCARAZ; ÁVILA, 2000).

O fato da distância linear da armadilha até o depósito fecal mais próximo não promover efeito significativo na comunidade amostrada pode ser decorrência de uma variável imprecisa, que não determina a direção ou posição exata do recurso. A pluma de odor liberada

pelo depósito pode ser afetada pela direção do vento, levando-a de encontro ou afastando-a da armadilha.

5.3 Implicações dos resultados obtidos

O baixo percentual de explicação da variância total obtido pelos grupos Loc, DED e DEA mostra que a comunidade de escarabeíneos responde à um maior número de fatores na determinação de sua distribuição nos ambientes. Apesar da distribuição espacial dos recursos alimentares ser responsável por uma parcela pequena na variação dos descritores da comunidade, quando comparada ao total da variação explicada, a sua porcentagem de explicação se mostra relativamente alta. A distribuição espacial das armadilhas e dos depósitos de recursos explicou uma parcela maior que as variáveis do micro-habitat na maioria das análises, com exceção da equitabilidade da comunidade e biomassa média de besouros por amostra. Isso demonstra a grande importância que a distribuição espacial do recurso promove na distribuição e estrutura da comunidade amostrada. Este resultado pode sugerir que os besouros rola-bostas são menos sensíveis aos fatores microclimáticos e mais dependentes da fauna provedora de alimento. Caso esta hipótese seja verdadeira, podemos estar superestimando ou subestimando as perdas na biodiversidade em ambientes impactados. Nossos resultados não invalidam, necessariamente, outros estudos que se utilizam da amostragem de rola-bostas, mas emite um alerta para um possível enviesamento dos resultados dos mesmos.

Entretanto, em outros tipos de ambientes, a dinâmica entre distribuição dos recursos e fatores do micro-habitat pode acontecer de maneira diferente, com a importância da distribuição espacial dos recursos podendo ser aumentada ou suprimida com a variação do ambiente e do tipo de recurso.

Variáveis não medidas neste trabalho como: temperatura, umidade relativa e textura do solo também são importantes na determinação da abundância e riqueza de escarabeíneos (BEIROZ et al., 2017; HOWDEN; NEALIS, 1975; SPECTOR; AYZAMA, 2003) e consequentemente na estruturação da comunidade. A temperatura local em particular pode ser um fator que contribui para variação espacial da distribuição dos besouros, como pôde ser visto em Lobo, Lumaret e Jay-Robert (2002), onde a temperatura foi adicionada como uma variável espacial.

Deste modo, estudos que levem em consideração a distribuição espacial do recurso em diferentes habitats, níveis de impacto ou usos da terra são necessários para um melhor entendimento da importância deste fator para a comunidade de rola-bostas.

6 CONCLUSÕES

Mesmo em ambientes naturais sem um impacto antrópico significativo, os besouros rola-bostas são guiados por fatores do micro-habitat, sendo sensíveis a pequenas variações ambientais, que afetam diretamente a estrutura da comunidade.

A abertura do dossel foi a variável do micro-habitat mais importante para a estruturação da comunidade. Isto nos permite inferir que mesmo ações ditas de baixo impacto, como o corte seletivo de madeira, podem afetar a comunidade local de besouros e, possivelmente, as funções que estes realizam nestes ecossistemas. Variações na biomassa vegetal acima do solo e quantidade de serapilheira, que geralmente são afetadas por distúrbios antrópicos, afetaram significativamente a comunidade amostrada. Ressaltando o impacto que pequenas variações no micro-habitat podem ter sobre a estrutura da comunidade em um ambiente.

A distribuição espacial dos recursos alimentares influencia a estrutura da comunidade amostrada. É possível que essa influência possa levar à vieses nos resultados obtidos e, conseqüentemente, nas conclusões de trabalhos que se utilizam de besouros rola-bostas como grupo indicador de distúrbios.

Trabalhos que levem em consideração a distribuição espacial de recursos em diferentes habitats ou diferentes níveis de impacto ambiental precisam ser realizados para um melhor entendimento dos fatores que guiam a distribuição das espécies de escarabeíneos seja alcançado.

REFERÊNCIAS

- AKIMOTO, H. Global air quality and pollution. **Science**, v. 302, p. 1716-1719, dec. 2003.
- ALMEIDA, S. da S. P. de; LOUZADA, J. N. C. Estrutura da comunidade de Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) em fitofisionomias do Cerrado e sua importância para a conservação Ecology, behavior and bionomics, **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 38, n. 1, fev. 2009.
- ANAND et al. Sustaining biodiversity conservation in human-modified landscapes in the Western Ghats: Remnant forests matter. **Biological Conservation**, v. 143, n. 10, p. 2363–2374, out. 2010.
- ANDERSEN; GORLEY; CLARKE. Guide to Software and Statistical Methods **PERMANOVA+ for PRIMER**. 2008.
- ANDRESEN, E. Possible Indirect Effects of Mammal Hunting on Dung Beetle Assemblages in Panama. **Biotropica**, v. 39, n.1, p. 141–146, jan. 2007.
- AUDINO, L. D.; LOUZADA, J. N. C.; COMITA, L. Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: Is it possible to recover species and functional diversity? **Biological Conservation**, v. 169, p. 248–257, jan. 2014.
- BARLOW, J. et al. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, v. 535, n. 7610, jul. 2016.
- BARLOW, J. et al. Improving the design and management of forest strips in human-dominated tropical landscapes: a field test on Amazonian dung beetles. **Journal of applied ecology**, v. 47, n. 4, p. 779–788, ago. 2010.
- BARTLETT; KOTRLIK; HIGGINS. Organizational Research: Determining Appropriate Sample Size in Survey Research. **Information technology, learning, and performance journal**, v. 19, n. 1, p. 43-50, 2001.
- BARTÓN, K. **Package Multi-Model inference**. Version 115.6, 2016. <<https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>> Acesso em 18 fev. 2017.
- BASELGA, A. et al. **Betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components**. Version 1.4-1, 2017. <<https://CRAN.R-project.org/package=betapart>> Acesso em 19 fev. 2017.
- BAWA, K. S.; SEIDLER, R. Natural forest management and conservation of biodiversity in tropical forests. **Conservation biology**, v. 12, n. 1, p. 46–55, fev. 1998.
- BEIROZ, W. et al. Dung beetle community dynamics in undisturbed tropical forests: implications for ecological evaluations of land-use change. **Insect Conservation and Diversity**, v. 10, n. 1, p. 94–106, jan. 2017.
- BEYNON, S. A. et al. Species-rich dung beetle communities buffer ecosystem services in perturbed agro-ecosystems. **Journal of Applied Ecology**, v. 49, n. 6, p. 1365–1372, dez. 2012.
- BICKNELL, J. E. et al., Dung beetles as indicators for rapid impact assessments: Evaluating best practice forestry in the neotropics. **Ecological indicators**, v. 43, p. 154-161, ago. 2014.
- BOGONI, J. A. et al. Contributions of the mammal community, habitat structure, and spatial distance to dung beetle community structure. **Biodiversity and Conservation**, v. 25, n. 9, p. 1661-1675, ago. 2016.

- BOGONI, J. A. HERNÁNDEZ, M. I. M. Attractiveness of Native Mammal's Feces of Different Trophic Guilds to Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). **Journal of Insect Science**, v.14, n.299, dez. 2014.
- 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**, v. 8, n. 2, fev. 2013.
- BROWN, J. H. On the relationship between abundance and distribution of species. **American Naturalist**, v. 124, n. 2, ago. 1984.
- BUTCHART et al. Global biodiversity: Indicators of recent declines. **SCIENCE**, v. 328, n.5982, p. 1164-1168, maio 2010.
- CADASTRO NACIONAL DE UNIDADES DE CONSERVAÇÃO - CNUC. Estação ecológica do Jari. Disponível em <<http://sistemas.mma.gov.br/cnuc/index.php?ido=relatorioparametrizado.exibeRelatorio&relatórioPadrao=true&idUc=67>> Acesso em 12 de março de 2017.
- CAMPOS, R. C.; HERNÁNDEZ, M. I. M. Changes in the dynamics of functional groups in communities of dung beetles in Atlantic forest fragments adjacent to transgenic maize crops. **Ecological Indicators**, v. 49, p. 216–227, fev. 2015.
- CARDINALE, B. J. Biodiversity loss and its impact on humanity. **Nature**, v. 486, p. 59-67, jun 2012.
- CERQUEIRA, R.; GENTILE, R.; GUAPYASSÚ, S. M. S. Escalas, amostras, populações e a variação da diversidade. **Oecologia Brasiliensis**, Rio de Janeiro, p. 131-142, 1995.
- CHOWN, S. L.; KLOK, J. The ecological implications of physiological diversity in dung beetles. **Ecology and evolution of dung beetles**, p. 200-219, abr. 2011.
- COOK, C. N. et al. Strategic foresight: how planning for the unpredictable can improve environmental decision-making. **Trends in ecology and evolution**, v. 29, n. 9, set. 2014.
- COOK, J. A revision of the Neotropical genus *Bdelyrus* Harold (Coleoptera: Scarabaeidae). **Canadian Entomologist**, v. 130, n. 5, p. 631–689, out. 1998.
- COSTA, F. R. C., et al. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. **Journal of Ecology**, Washington, v. 93, n. 5, p. 863-878, out. 2005.
- COWLING, R. M. et al. A conservation plan for a global biodiversity hotspot the Cape Floristic Region, South Africa. **Biological Conservation**, v. 112, n. 1-2, p. 191–216, ago. 2003.
- CULOT, L. et al. Selective defaunation affects dung beetle communities in continuous Atlantic rainforest. **Biological Conservation**, v. 163, p. 79–89, jun. 2013.
- DANIEL, G. M.; NUNES, L. G. O. A.; VAZ-DE-MELLO. Species composition and functional guilds of dung beetles (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae) in different vegetational types in the Brazilian Shield – Chacoan Depression Border, v. 50, n. 2, p. 183-190, jun. 2014.
- DAVIS, A. et al. Scarabaeine dung beetles as indicators of biodiversity, habitat transformation and pest control chemicals in agro-ecosystems South. **African Journal of Science**, v. 100, n. 9, p. 415-424, sep. 2004.
- 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. Community organization of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): differences in body size and functional group structure between habitats. **African journal of ecology**, v. 34, n. 3, p. 258-275, set. 1996.
- DAVIS, A. L. V. et al., 2014. Roles of environmental variables and land usage as drivers. **Austral Ecology**, v. 39, n. 3, p. 313–327, maio 2014.
- DAVIS, A. L. V. Seasonal dung beetle activity and dung dispersal in selected South African habitats: implications for pasture improvement in Australia. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 58, n. 2-3, p. 157-169, jun. 1996a.
- DEFRIES, R. S. et al. Deforestation driven by urban population growth and agricultural trade in the twenty-first century. **Nature Geoscience**, v. 3, p. 178–181, fev. 2010.
- DORMONT, L. et al. Influence of dung volatiles on the process of resource selection by coprophagous beetles. **Chemoecology**, South Africa, v. 17, n. 1, p. 23–30, mar. 2007.
- DOUBE, B. M. The habitat preference of some bovine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in Hluhluwe Game Reserve. **Bulletin of entomological research**, v. 73, n. 3, p. 357-371, set. 1983.
- ESCOBAR, F.; LOBO, J. M.; HALFFTER, G. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. **Global Ecology and Biogeography**, v. 14, n. 4, p. 327–337, jul. 2005.
- 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.
- ESTRADA, A. et al. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, v. 9, n. 1, p. 45-54, fev. 1993.
- FAVILA, M. E.; HALFFTER, G. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. **Acta Zool. Mex.**, v. 72, p. 1-25, jan. 1997.
- FEARNSIDE, P. M. Serviços ambientais como base para o uso sustentável de florestas tropicais na Amazônia brasileira. **Amazônia: riquezas naturais e sustentabilidade sócio-ambiental**, Editôra da Universidade Federal de Roraima, Boa Vista, Roraima, jun. 2007.
- FERNANDES, C.C.; PODOS, J.; LUNDBERG, J.G. Amazonian ecology: tributaries enhance the diversity of electric fishes. **Science**, Washington, v. 305, n. 5692, p. 1960–1962, set. 2004.
- FERRER-PARIS, J. R.; MERCADO, A. S.; RODRIGUEZ, J. P. Optimización del muestreo de invertebrados tropicales: Un ejemplo con escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en Venezuela. **Revista de biología tropical**, v. 61, n. 1, p. 89-110, mar. 2013.
- FERRI, M. G. *Vegetação Brasileira*. 1 ed Belo horizonte: Editora Itatiaia, 1980. p. 157.
- FRANÇA, F. et al. Do space-for-time assessments underestimate the impacts of logging on tropical biodiversity? Na Amazonian case study using dung beetles. **Journal of Applied Ecology**, v. 53, n. 4, p. 1098–1105, ago. 2016.
- GARDNER, T. A. et al. Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles. **Journal of Applied Ecology**, v. 45, n. 3, p. 883–893, jun. 2008b.
- GARDNER, T. A., et al. The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. **Ecology Letters**, v. 11, n. 2, p. 139-150, jun. 2008a.

- GERHARDT, A. Bioindicator species and their use in biomonitoring. **Environmental Monitoring**, v. 1, 2012.
- GOMES-SOBRINHO, T. R. et al. Classificação climática conforme a metodologia Köppen do município de Laranjal do Jari/Amapá/Brasil. **Anais do VII Congresso Norte Nordeste de Pesquisa e Inovação (CONNEPI)**. Palmas, out. 2012.
- GRIFFITHS, H. M. et al. Biodiversity and environmental context predict dung beetle-mediated seed dispersal in a tropical forest field experiment. **Ecological society of America**, v. 96, n. 6, p. 1607-1619, jun. 2015.
- HALFFTER, G. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). **Biogeographia**, Cidade do México, v. 15, p. 11-40. dez. 1991.
- 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.; EDMONDS, W. D. **The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae): An ecological and evolutive approach**, Mexico, DF, p. 176, 1982.
- HALFFTER, G.; FAVILA, M. E. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. **Biology International**, 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 Entomologica Mexicana**, v. 12, p. 1-312, jan. 1966.
- HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. **Dung beetle ecology**. Nova Jersey: Princeton University Press, 1991.
- HARVEY, C A ; GONZALEZ, J.; SOMARRIBA E. Dung beetle and terrestrial mammal diversity in forests, indigenous agroforestry systems and plantain monocultures in Talamanca, Costa Rica - **Biodiversity and Conservation**, v. 15, p. 555–585, 2006.
- HERNÁNDEZ, M. I. M.; VAZ-DE-MELLO, F. Z. Seasonal and spatial species richness variation of dung beetle (Coleoptera, scarabaeidae s. str.) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 53, n. 4, p. 607–613, dez. 2009.
- HILL, C. J. Habitat specificity and food preferences of an assemblage of tropical Australian dung beetles. **Journal of Tropical Ecology**, v.12, n. 4, p. 449-460, jul. 1996.
- 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.
- HUSTON, M. A. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. **Oecologia**, v. 110, n. 4, p. 449-460, 1997.
- IANNUZZI, L. et al. Environmental patterns and daily activity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in the Atlantic Rainforest of Brazil. **Entomotropica**, v. 31, n. 23, p. 196-207, jun. 2016.
- INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE et al. **An Analysis of Mammals on the 2008 IUCN Red List**. Disponível em <<http://www.iucnredlist.org/initiatives/mammals>> Acesso em: 10 mar. 2017.
- IPCC. WG1AR5 http://www.ipcc.ch/pdf/assessmentreport/ar5/wg1/WG1AR5_Chapter01_-FINAL.pdf > Acesso em 15 fev. 2017.

- JACKSON, B. C.; BUDD, A. F. Introduction and overview. **Evolution and Environment in Tropical America**, dez. 1996.
- JAIN, R.; KAUR, P. Study of community structure of dung beetles (Scarabaeidae: Coleoptera) by light trap sampling from agricultural site. **Annals of Agri Bio Research**, v. 19, n. 3 p. 515-517, 2014.
- JUERGENS, N. Biodiversity: Structure and Function. **Monitoring biodiversity**, v.1, jan.2009.
- KADIRI, N. et al. Consequences de l'interaction entre preferences pour l'habitat et quantité de ressources trophiques sur les communautés d'insectes coprophages (Coleoptera: Scarabaeoidea). **Acta Ecologica**, v.18, n. 2, p. 107-119, jan. 1997.
- KADIRI, N.; LUMARET, J.-P.; FLOATE, K.D. Functional diversity and seasonal activity of Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) on native grasslands in southern Alberta, Canada. **Entomological Society of Canada**, v. 146, n.3, p. 291–305, jun. 2014.
- KORASAKI, V. et al. Conservation value of alternative land-use systems for dung beetles in Amazon: valuing traditional farming practices. **Biodiversity Conservation**, v. 22,n. 6, p. 1485–1499, jun. 2013b.
- KORASAKI, V. et al. Using dung beetles to evaluate the effects of urbanization on Atlantic Forest biodiversity. **Insect Science**, v. 20, n. 3, p. 393–406, jun. 2013a.
- KREBS, C. J. **Ecological methodology**. New York: Harper, 1989.
- KRELL, F-T. Dung beetle sampling protocols. **Denver Museum of Nature and Science**. Technical report 2007-6, jul. 2007.
- 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.
- 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.; FORSYTH, A. Trap Spacing and Transect Design for Dung Beetle Biodiversity Studies. **Biotropica**, v. 37, n.2, p.322–325, maio 2005.
- LOBO, J. M. et al. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades em el estúdios de las comunidades coprófagas de Scarabaeioidea (Col.). I. Características determinates de su capacidade de captura **Revue d'ecologie et de Biologie du Sol**. v. 25, n. 1, p. 77-100, nov. 1988.
- LOBO, J. M.; LUMARET, J. P.; JAY-ROBERT, P. Modelling the species richness distribution of French dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) and delimiting the predictive capacity of different groups of explanatory variables. **Global ecology and biogeograohy**, v. 11, n. 4, p. 265-277, jul. 2002.
- LOSEY, J. E.; VAUGHAN, M. The Economic Value of Ecological Services Provided by Insects - American Institute of Biological Sciences. **BioScience**, v. 56, n. 4, abr. 2006.
- LOUZADA, J. et al. Community structure of dung beetles in Amazonian savannas: role of fire disturbance, vegetation and landscape structure. **Landscape Ecology**, v. 25, n. 4, n. 631-641, abr. 2010.
- LOUZADA, J. N. C. Considerations on the perching behavior of tropical dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 21, n. 2-4, p. 125-128, 1998.

- MALCOLM, J. R. et al. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. **Society for conservation biology**, v. 20, n. 2, p. 538–548, abr. 2006.
- MARSH, C. J.; LOUZADA, J.; BEIROZ, W.; EWERS, R. M. Optimising bait for pitfall trapping of Amazonian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). **PLoS ONE**, v. 8, n.8, ago. 2013.
- MARTINEZ, I. M.; VÁSQUEZ, A. A. Influencia de algunos factores ambientales sobre la reproducción em *Canthon cyanellus cyanellus* Le Conte (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Elytron*, v. 9, p. 5–13, 1995.
- McGEOCH, M. A. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. **Biological Reviews**, v. 73, n. 2, p. 181-201, maio 1998.
- 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.
- MEHRABI, Z. et al. The Importance of Microhabitat for Biodiversity Sampling. **PLoS ONE**, v.9, n. 12, p. 1-18, dez. 2014.
- Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis. **World Resources Institute**, Washington, DC. Chapter 1, p. 18. 2005.
- MOUILLOT, D. et al. A functional approach reveals community responses to disturbances. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 28, n. 3, p. 167–177, mar. 2013.
- NEALIS, V.G. Habitat associations and community analysis of South Texas dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). **Canadian Journal of Zoology**. v. 55, n. 1, p. 138-147, jan. 1977.
- NICHOLS, E. et al. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade, **Oikos** v. 118, n. 4, p. 481-487, abr. 2009.
- NICHOLS, E. et al. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. **Biological Conservation**, 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**, New York, v. 94, n. 1, p. 180–189. jun. 2013.
- NICHOLS, E. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. **Biological conservation**, v. 137, n. 1, p 1–19, jun. 2007.
- NICHOLS, E.; GARDNER, T. Dung Beetles as a Candidate Study Taxon in Applied Biodiversity Conservation Research. **Ecology and Evolution of Dung Beetles**, abr. 2011.
- NUNES, C. A. et al. Dung Beetles along a Tropical Altitudinal Gradient: Environmental Filtering on Taxonomic and Functional Diversity. **PLoS ONE**, v. 11, n. 6, p. 1-16, jun. 2016.
- OKSANEN et al., Package ‘Vegan’. Title: **Community Ecology Package**. Version 2.4-2, 2017.
- ORESQUES, N. The scientific consensus on climate change. **Science**, v. 306, n. 5702, p. 1686, dez 2004.
- PEARSON, D. L. Selecting indicator taxa for the quantative assessement of biodiversity. **Philosophical Transactions of Royal Society: Biological Science**, v. 345, n. 1311, p. 75–79, jul 1994.

- PEREIRA, H. M.; COOPER, H. D. Towards the global monitoring of biodiversity change. **Trends in Ecology and Evolution** v. 21 n.3, p. 123-129, mar. 2006.
- PERES, C. A. Paving the way to the future of Amazônia. **Trends in ecology and Evolution, Amsterdam**, v.16, n. 5, p 217-219, maio 2001.
- RAMAM, T. H. S.; SKUMAR, R. Responses of tropical rainforest birds to abandoned plantations, edges and logged forest in the Western Ghats, India Animal Conservation. **The Zoological Society of London**, v. 5, n. 3, p. 201–216, ago. 2002.
- REVELLE, W. **Package ‘psych’: Procedures for Psychological, Psychometric, and Personality Research**. Version 1.6.12. 2016. Disponível em < <https://cran.r-project.org/web/packages/psych/psych.pdf>> Acesso em 20 de janeiro de 2017
- RICKETTS, T. H. et al. Pinpointing and preventing imminent extinctions **PNAS**. v. 102, n. 51 p. 18497–18501, dez. 2005.
- ROMERO-ALCARAZ, E.; ÁVILA, J. M. Effect of Elevation and Type of Habitat on the abundance and diversity of scarabaeoid dung beetle (Scarabaeoidea) Assemblages in a Mediterranean Area from Southern Iberian Peninsula. **Zoological Studies**, v. 39, n. 4, p. 351-359, out. 2000.
- SCHLEUNING, M et al. Ecological networks are more sensitive to plant than to animal extinction under climate change. **Nature Communications**, v. 7, n. 13965, dec. 2016.
- SILVA, J. M. C.; RYLANDS, A. B.; FONSECA, G. A. B. O destino das áreas de endemismo da Amazônia. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, jul. 2005.
- SILVA, P. G. da; HERNÁNDEZ, M. I. M. Scale- Dependence of Processes Structuring Dung Beetle Metacommunities Using Functional Diversity and Community Deconstruction Approaches. **PLoS ONE**, v. 10, n. 3, p. 1-29, mar. 2015a.
- SILVA, P. G. da; HERNÁNDEZ, M. I. M. Spatial variation of dung beetle assemblages associated with forest structure in remnants of southern. **Brazilian Atlantic Forest**, v. 60, n. 1, p. 73-81, mar. 2016.
- SILVA, P. G.da; AUDINO, L. D. Escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae) atraídos a diferentes iscas em campo nativo de Bagé, Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 13, n. 1-2-3, p. 241-247, 2011.
- SILVA, P.G. da; HERNÁNDEZ, M. I. M. Local and Regional Effects on Community Structure of Dung Beetles in a Mainland-Island Scenario. **PLoS ONE**, v. 9, n. 10, p. 1-12, out. 2014.
- SILVA, P.G. da; HERNÁNDEZ, M. I. M. Spatial patterns of movement of dung beetle species in a tropical forest suggest a new trap spacing for dung beetle biodiversity studies. **PLoS ONE**, v. 10, n. 5, p. 1-18, maio 2015b.
- SILVA, R. J.da; DINIZ, S.; VAZ-DE-MELLO, F, Z. Heterogeneidade do habitat, riqueza e estrutura da assembléia de besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) em áreas de Cerrado na Chapada dos Parecis, MT. Ecology, behavior and bionomics. **Neotropical Entomology**, v. 39, n. 6, p. 934-941, dez. 2010.
- 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.

- SLADE, E. M.; MANN, D. J.; LEWIS, O. T. Biodiversity and ecosystem function of tropical forest dung beetles under contrasting logging regimes. **Biological Conservation**, v. 144, n. 1, p. 166–174, jan. 2011.
- SOUTHWOOD, T. R. E.; HENDERSON, P. A. **Ecological methods**. Cap 7, Blackwell publishing, 2006.
- SOWIG, P.; WASSMER, T. Resource partitioning in coprophagous beetles from sheep dung: phenology and microhabitat preferences. **Zoologische Jahrbücher**. v. 121, n. 2, p. 171-192, jan. 1994.
- SPECTOR, S. Scarabaeine dung beetles (coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. **The Coleopterists Bulletin**, v. 60, n. 5, p.71-83, dez. 2006.
- SPECTOR, S; AYZAMA, S. Rapid Turnover and Edge Effects in Dung Beetle Assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian Neotropical Forest–Savanna Ecotone. **Biotropica**, v. 35, n. 3, p. 394-404, mar. 2003.
- SPRUGEL, D. G. Disturbance, equilibrium, and environmental variability: What is ‘Natural’ vegetation in a changing environment? **Biological Conservation**, v. 58, n. 1, p.1-18, 1991.
- TEWS, J. et al. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. **Journal of Biogeography**, v. 31, n.1, p.79–92, jan. 2004.
- TOCCO, C. et al. Optimising design and effort for environmental surveys using dung beetles (Coleoptera:Scarabaeidae). **The Canadian Entomologist**, v. 149, n. 2, p. 214-226, abr. 2016.
- TOMAS, C. D. et al. Extinction risk from climate change. **Nature**, v. 427,p. 145-148, jan. 2004.
- TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K.; KALLIOLA,R.; LINNA, A.; DANJOY, W.; RODRIGUEZ, Z. Dissecting Amazonian biodiversity. **Science**, Washington, v. 269, p. 63–66, jul. 1995.
- VAZ-DE-MELLO, F. Z. Estado atual de conhecimento dos Scarabaeidae s. str. Coleoptera: Scarabaeoidea) do Brasil. **Monografias Terce Milênio**, Zaragoza, v. 1, p. 183-195, jul. 2000.
- 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. Revision and phylogeny of the dung beetle genus *Zonocopris* Arrow 1932 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), a phoretic of land snails. **Annales de la Société entomologique de France**, v. 43, n. 2, fev. 2007.
- VEIGA et al. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades em el estudios de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). II Analisis de efectividad. I. **Revue d’ecologie et de Biologie du Sol**, v. 26, n. 1 p. 91-109, 1989.
- VIEIRA, D. L. M.; SCARIOT, A. Environmental variables and tree population structures in deciduous forests of central Brazil with different levels of logging. **Brazilian archives biology technology**, Curitiba , v. 51, n. 2, p. 419-431, abr. 2008.
- VULINEC, K. Dung Beetle Communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. **Biotropica**, v. 34, n. 2, p. 297-309, jun. 2002.
- WARDLE, 1999. Is "sampling effect" a problem for experiments investigating biodiversity-ecosystem function relationships? **Oikos**, v. 87, n. 2, p. 403-407, nov. 1999.

ANEXOS

ANEXO A — Lista de espécies

Tabela 2 - Espécies coletadas na Estação Ecológica do Jari, Almerim –PA

Nome da espécie	Abundância	Aloc	Biomassa
Agamopus			
A. sp.1	2	R	0.00001
Ateuchus			
A. aff. <i>connexus</i> (Harold 1868)	5	P	0.01981
A. aff. <i>murrayi</i> (Harold 1868)	28	P	0.00652
A. <i>irinus</i>	12	P	0.01477
A. <i>pauki</i>	2	P	0.00420
A. sp.C	1	P	0.00236
A. sp.D	1	P	0.00236
A. sp.F	1	P	0.00440
A. sp.G	5	P	0.02475
Bdelyrus			
B. <i>geijskesi</i>	1	R	0.00710
Canthidium			
C. aff. <i>deyrollei</i>	1	P	0.00610
C. aff. <i>gerstaeckeri</i> Harold 1867	18	P	0.01640
C. sp.1	1	P	0.00001
C. sp.A	9	P	0.02139
C. sp.B	12	P	0.02779
C. sp.H	12	P	0.01000
C. sp.M	2	P	0.00206
Canthon			
C. <i>bicolor</i>	17	T	0.05852
C. <i>quadriguttatus</i> (Oliver 1789)	38	T	0.00935
C. <i>triangularis</i>	166	T	0.02520
Coprophanaeus			
C. <i>jasius</i> (Olivier 1789)	1	P	0.47020
C. <i>lancifer</i> (Linnaeus 1767)	2	P	2.07132
Cryptocanthon			
C. <i>campbellorum</i>	11	P	0.00160
Deltochilum			
D. aff. <i>submetallicum</i>	12	T	0.06833
D. <i>carinatum</i> (Westwood 1837)	4	T	0.19335
D. <i>icarus</i>	5	T	0.45371
D. <i>orbiculare</i> van Lansberge 1874	22	T	0.44257
D. <i>septemstriatum</i>	3	T	0.02849
D. sp.A	1	T	0.02580
Dichotomius			
D. aff. <i>lucasi</i>	6	P	0.05074

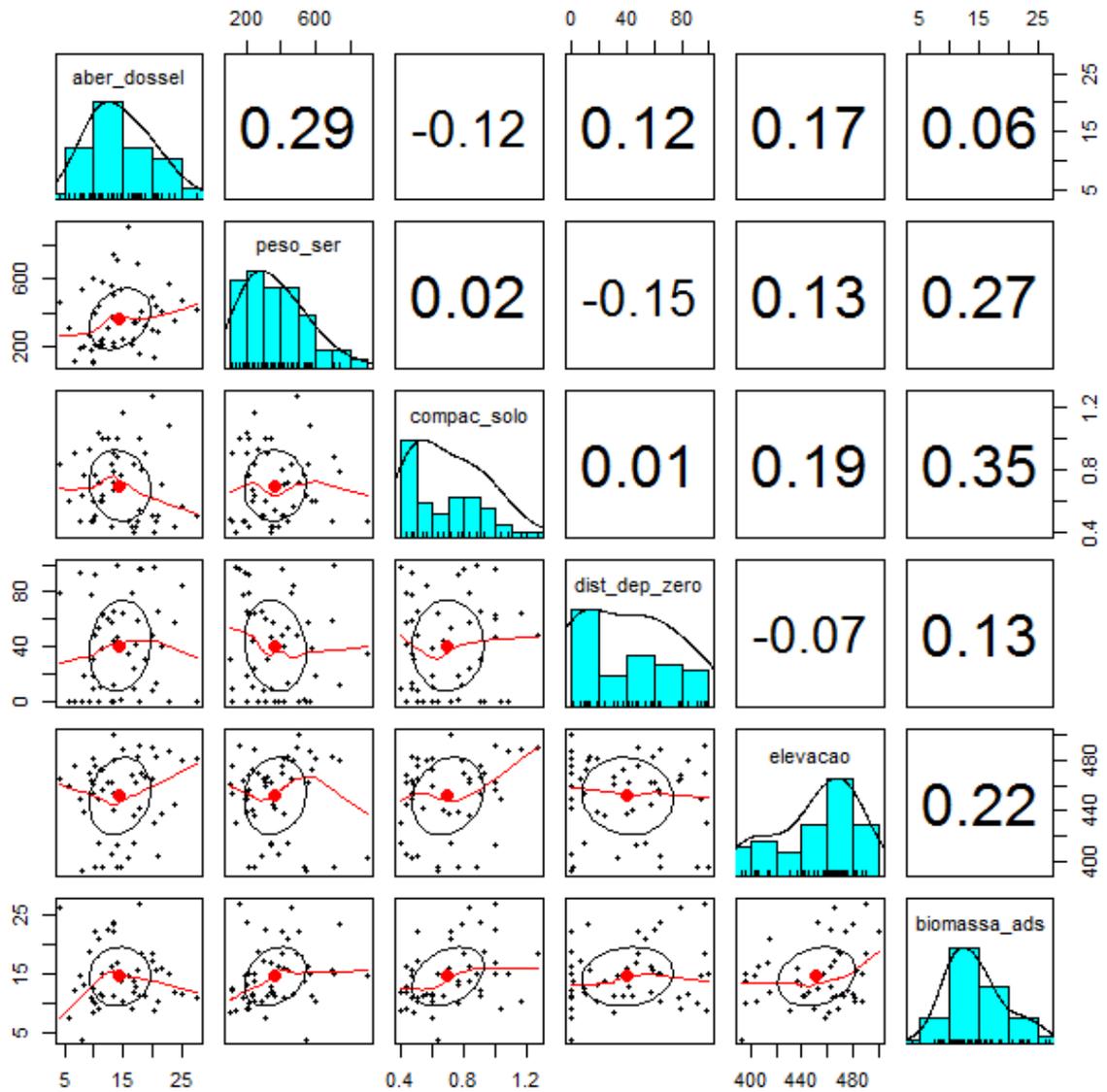
<i>D. apicalis</i>	44	P	0.12973
<i>D. boreus</i>	14	P	0.63933

Tabela 2 “Conclusão”

<i>D. latilobatus</i>	5	P	0.25678
<i>D. mamillatus</i>	1	P	0.37886
<i>D. subaeneus</i>	22	P	0.12151
Eurysternus			
<i>E. atrosericus</i> Génier 2009	84	R	0.00703
<i>E. balachowskyi</i>	21	R	0.02922
<i>E. caribaeus</i> (Herbst 1789)	63	R	0.06452
<i>E. cayennesis</i>	194	R	0.02198
<i>E. cyclops</i>	3	R	0.14771
<i>E. foedus</i>	45	R	0.07138
<i>E. hamaticolis</i> Balthasar 1939	3	R	0.11192
<i>E. howdeni</i>	2	R	0.14394
<i>E. hypocrita</i> Balthasar 1939	5	R	0.10765
<i>E. jessopi</i>	1	R	0.05040
<i>E. vastiorum</i>	8	R	0.02130
<i>E. ventricosus</i>	75	R	0.01210
Hansreia			
<i>H sp.1</i>	8	T	0.04660
Onthophagus			
<i>O. aff. haemathopus</i>	48	P	0.00750
<i>O. aff. bidentatus</i>	13	P	0.00718
Oxysternon			
<i>O. durantoni</i>	31	P	0.18911
<i>O. festivum</i>	1	P	0.32658
<i>O. silenus</i>	4	P	0.17258
Phanaeus			
<i>P. cambeforti</i> (Arnaud 1984)	5	P	0.07880
<i>P. chalcomelas</i> (Perty 1830)	10	P	0.11959
Scybalocanthon			
<i>S. sp.A</i>	98	T	0.01190
Sulcophanaeus			
<i>S. faunus</i>	1	P	2.19000
Uroxys			
<i>U. sp.A</i>	12	P	0.00610
<i>U. sp.C</i>	52	P	0.00610

ANEXO B — Matriz de Correlação

Figura 9 – Matriz de correlação das variáveis explicativas



Matriz de correlação com as variáveis explicativas utilizadas neste trabalho, de cima para baixo: Abertura de dossel, peso seco da serapilheira, compactação do solo, distância do depósito fecal mais próximo, elevação e biomassa acima do solo. Nenhuma das variáveis mostrou alta correlação entre elas.

ANEXO C

Tabela 3 – Modelos com $\Delta \leq 2$ selecionados pela função dredge do R para os descritores da comunidade.

Riqueza												
nº	Int	Ab dosl	Bms ads	Cpc solo	Dist dep	Elev	pes ser	df	logLik	AICc	delta	weight
2	2.824	-0,02907						3	-146,933	300,4	0	0,174
10	2.759	-0,0293			0,00164			4	-146,541	302,0	1,58	0,079
18	2.101	-0,03047				0,00164		4	-146,616	302,1	1,73	0,073
6	2.699	-0,0284		0,1637				4	-146,752	302,4	2	0,064

Abundância												
nº	Int	Ab dosl	Bms ads	Cpc solo	Dist dep	Elev	pes ser	df	logLik	AICc	delta	weight
2	3,967	-0,05303						3	-201,202	408,9	0	0,148
34	4,129	-0,04776					-0,0007	4	-200,461	409,8	0,89	0,095
6	3,633	-0,05139		0,4385				4	-200,550	410,0	1,06	0,087
38	3,778	-0,0489		0,4761			-0,0007	5	-199,683	410,7	1,81	0,060

Equitabilidade												
nº	Int	Ab dosl	Bms ads	Cpc solo	Dist dep	Elev	pes ser	df	logLik	AICc	delta	weight
7	0,8885		0,0052	-0,078				4	75,383	-141,9	0	0,109
23	0,7187		0,0046	-0,084		0,0004		5	76,608	-141,9	0,02	0,108
8	0,8573	0,0019	0,0052	-0,0735				5	76,248	-141,1	0,74	0,075
31	0,6966		0,0042	-0,084	0,0002	0,0004		6	77,257	-140,6	1,32	0,056

Biomassa Média												
nº	Int	Ab dosl	Bms ads	Cpc solo	Dist dep	Elev	pes ser	df	logLik	AICc	delta	weight
33	0,0291						9858e-05	3	89,223	-171,9	0	0,141
41	0,0161				0,0003		1045e-04	4	90,387	-171,9	0,04	0,138
42	0,0289	-0,001			0,0003		1111e-04	5	90,879	-170,4	1,53	0,066
34	0,0405	-0,0009					1039e-04	4	89,561	-170,2	1,69	0,061
37	0,0153			0,0196			9889e-05	4	89,523	-170,2	1,77	0,058
35	0,0179		0,0009				9399e-05	4	89,507	-170,1	1,80	0,057

Legenda: nº=número do modelo; Int= valor do intersepto; ab dosl=abertura de dossel; Bms ads=Biomassa acima do solo; Cpc solo= compactação de solo; Dist dep= Distância dos depósitos fecais; Elev=elevação; pes ser=peso da serapilheira; df=graus de liberdade usados no modelo; logLik=log-verossimilhança; AICc=critério de Aikaike; weight=peso ou importância de explicação do modelo. Quando as variáveis possuem valores na linha do modelo significa que estas estão presentes neste modelo.

ANEXO D

Tabela 4 – Modelos com $\Delta \leq 2$ selecionados pela função dredge para os grupos funcionais.

Abundância de Roladores												
nº	Int	Ab dosl	Bms ads	Cpc solo	Dist dep	Elev	pes ser	df	logLik	AICc	delta	weight
34	3,031	-0,0444					-0,0012	4	-147,961	304,8	0	0,091
2	2,753	-0,0537						3	-149,253	305	0,22	0,081
38	2,568	-0,0423		0,6288			-0,0012	5	-147,118	305,6	0,79	0,061
6	2,314	-0,05187		0,5769				4	-148,563	306	1,20	0,05
33	2,527						-0,0015	3	-149,762	306	1,24	0,049
37	2,038			0,6961			-0,0015	4	-148,831	306,5	1,74	0,038
4	3,061	-0,05467	-0,0206					4	-148,850	306,6	1,78	0,037

Riqueza de Roladores												
nº	Int	Ab dosl	Bms ads	Cpc solo	Dist dep	Elev	pes ser	df	logLik	AICc	delta	weight
1	0,9783	-0,0246						2	-89,677	183,6	0	0,093
2	1,327							3	-88,625	183,8	0,16	0,086
10	1,207	-0,0263			0,0034			4	-87,780	184,4	0,84	0,061
9	0,8467				0,0031			3	-88,968	184,5	0,85	0,061
5	0,705			0,3873				3	-89,155	184,8	1,22	0,051
6	1,062	-0,0234		0,3504				4	-88,217	185,3	1,71	0,040

Abundância de escavadores												
nº	Int	Ab dosl	Bms ads	Cpc solo	Dist dep	Elev	pes ser	df	logLik	AICc	delta	weight
2	2,523	-0,0329						3	-149,534	305,6	0	0,117
1	2,062							2	-150,994	306,2	0,65	0,084
6	2,214	-0,0310		0,3976				4	-149,145	307,2	1,59	0,053
5	1,719			0,4830				3	-150,461	307,4	1,85	0,046
10	2,425	-0,0321						4	-149,313	307,5	1,93	0,045

Riqueza de escavadores												
nº	Int	Ab dosl	Bms ads	Cpc solo	Dist dep	Elev	pes ser	df	logLik	AICc	delta	weight
2	2,014	-0,0289						3	-120,715	248	0	0,145
1	1,605							2	-122,367	249	1,04	0,086

Abundância de residentes												
nº	Int	Ab dosl	Bms ads	Cpc solo	Dist dep	Elev	pes ser	df	logLik	AICc	delta	weight
2	3,296	-0,0724						3	-161,865	330,3	0	0,179
18	1,213	-0,0765				0,0047		4	-161,225	331,3	1,09	0,104
6	2,998	-0,0716		0,4069				4	-161,525	331,9	1,69	0,077
34	3,425	-0,0675					-0,0005	4	-161,546	332	1,73	0,075

Riqueza de residentes												
nº	Int	Ab dosl	Bms ads	Cpc solo	Dist dep	Elev	pes ser	df	logLik	AICc	delta	weight
2	1,723	-0,0327						3	-99,213	204,9	0	0,151
18	0,4951	-0,0343				0,0027		4	-98,625	206,1	1,19	0,083
10	1,648	-0,0338			0,0022			4	-98,743	206,4	1,43	0,074

Legenda: nº=número do modelo; Int= valor do intersepto; ab dosl=abertura de dossel; Bms ads=Biomassa acima do solo; Cpc solo= compactação de solo; Dist dep= Distância dos depósitos fecais; Elev=elevação; pes ser=peso da serapilheira; df=graus de liberdade usados no modelo; logLik=log-verossimilhança; AICc=critério de Aikake; weight=peso ou importância de explicação do modelo. Quando as variáveis possuem valores na linha do modelo significa que estas estão presentes neste modelo.

ANEXO E

Tabela 5 – Valores dos testes marginais realizados com todas as variáveis explicativas para os descritores da comunidade.

Estrutura da comunidade				
Variável	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.
aber_dossel	4928.9	2.1842	0.009	4.35E-02
peso_ser	3362.2	1.4686	0.12	2.97E-02
compac_solo	2339.7	1.0126	0.446	2.07E-02
elevacao	2295.6	0.99311	0.425	2.03E-02
biomassa_ads	1566.5	0.67325	0.772	1.38E-02
dist_dep_zero	1384.4	0.59401	0.85	1.22E-02
UTM1	6543.6	2.9435	0.002	5.78E-02
UTM2	5273.7	2.3444	0.007	4.66E-02
UTM1_d	6587.2	2.9644	0.002	5.82E-02
UTM2_d	5320.6	2.3663	0.003	4.70E-02

Composição				
Variável	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.
aber_dossel	5467	1.8339	0.007	3.68E-02
peso_ser	4017.8	1.3343	0.113	2.70E-02
compac_solo	3357.9	1.1101	0.328	2.26E-02
biomassa_ads	2426.1	0.79694	0.75	1.63E-02
elevacao	3274.3	1.0818	0.351	2.20E-02
dist_dep_zero	2383	0.78254	0.729	1.60E-02
UTM1	8676.6	2.9774	0.001	5.84E-02
UTM2	6914	2.343	0.002	4.65E-02
UTM1_d	8645.7	2.9662	0.001	5.82E-02
UTM2_d	6941.1	2.3527	0.002	4.67E-02

Riqueza				
Variável	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.
aber_dossel	2.5649	4.6016	0.036	8.75E-02
peso_ser	0.26016	0.42972	0.48	8.87E-03
compac_solo	0.3436	0.56918	0.45	1.17E-02
elevacao	5.66E-02	9.28E-02	0.759	1.93E-03
biomassa_ads	2.47E-02	4.04E-02	0.836	8.42E-04
dist_dep_zero	0.30149	0.49869	0.481	1.03E-02
UTM1	7.5613	16.68	0.003	0.25789
UTM2	9.3552	22.492	0.001	0.31907
UTM1_d	7.5337	16.598	0.001	0.25694
UTM2_d	9.3109	22.336	0.001	0.31756

Abundância				
Variável	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.
aber_dossel	18.288	6.817	0.022	0.12436
peso_ser	5.689	1.9316	0.17	3.87E-02
compac_solo	3.4643	1.1581	0.298	2.36E-02
elevacao	1.74E-03	5.67E-04	0.971	1.18E-05
biomassa_ads	0.19212	6.28E-02	0.804	1.31E-03
dist_dep_zero	0.54539	0.17868	0.666	3.71E-03
UTM1	39.485	17.619	0.001	0.26851
UTM2	46.892	22.472	0.001	0.31887
UTM1_d	39.209	17.451	0.002	0.26662
UTM2_d	47.397	22.828	0.001	0.32231

Média da biomassa				
Variável	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.
aber_dossel	3.65E-06	6.16E-04	0.988	1.28E-05
peso_ser	4.97E-02	10.16	0.001	0.17469
compac_solo	2.19E-03	0.37274	0.541	7.71E-03
elevacao	4.04E-05	6.81E-03	0.936	1.42E-04
biomassa_ads	1.09E-02	1.9201	0.169	3.85E-02
dist_dep_zero	6.09E-03	1.0493	0.287	2.14E-02
UTM1	1.25E-02	2.2075	0.161	4.40E-02
UTM2	1.93E-02	3.4894	0.067	6.78E-02
UTM1_d	1.24E-02	2.1808	0.14	4.35E-02
UTM2_d	1.98E-02	3.5945	0.064	6.97E-02

Equitabilidade				
Variável	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.
aber_dossel	1.48E-03	1.4816	0.232	2.99E-02
biomassa_ads	5.36E-03	5.8497	0.019	0.10863
peso_ser	8.86E-04	0.87745	0.356	1.80E-02
compac_solo	1.00E-03	0.99261	0.325	2.03E-02
elevacao	3.00E-03	3.1127	0.091	6.09E-02
dist_dep_zero	1.56E-03	1.5638	0.213	3.16E-02
UTM1	8.55E-06	8.32E-03	0.934	1.73E-04
UTM2	6.08E-04	0.59851	0.426	1.23E-02
UTM1_d	7.45E-06	7.25E-03	0.931	1.51E-04
UTM2_d	6.12E-04	0.60275	0.468	1.24E-02

Legenda: aber_dossel=abertura de dossel; Biomassa_ads=Biomassa acima do solo; Compac solo= compactação de solo; Dist_dep_zero= Distância dos depósitos fecais; elevação; pes_ser=peso da serapilheira. UTM1 e UTM2 = coordenadas UTMs da armadilha; UTM1_d e UTM2_d = coordenadas UTMs dos depósitos fecais; Prop = explicação da variável no modelo.

ANEXO F

Tabela 6 – Valores dos testes marginais realizados com todas as variáveis explicativas para os grupos funcionais.

Abundância escavadores				
Variável	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.
aber_dossel	2.8799	2.6096	0.115	5.16E-02
peso_ser	0.29971	0.25897	0.611	5.37E-03
compac_solo	1.0312	0.90294	0.356	1.85E-02
biomassa_ads	9.09E-03	7.81E-03	0.932	1.63E-04
elevacao	6.61E-03	5.69E-03	0.945	1.18E-04
dist_dep_zero	0.14056	0.12111	0.724	2.52E-03
UTM1	12.1	13.275	0.001	0.21665
UTM2	15.012	17.645	0.001	0.26879
UTM1_d	11.797	12.854	0.001	0.21123
UTM2_d	14.977	17.588	0.001	0.26815

Riqueza de escavadores				
Variável	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.
aber_dossel	1.4906	2.9032	0.101	5.70E-02
peso_ser	8.64E-02	0.15924	0.689	3.31E-03
compac_solo	0.11861	0.21883	0.621	4.54E-03
elevacao	4.57E-03	8.39E-03	0.928	1.75E-04
biomassa_ads	9.07E-02	0.16714	0.664	3.47E-03
dist_dep_zero	1.73E-02	3.18E-02	0.851	6.62E-04
UTM1	4.9742	11.283	0.004	0.19032
UTM2	6.9981	17.553	0.001	0.26776
UTM1_d	4.9619	11.249	0.002	0.18985
UTM2_d	6.8739	17.13	0.002	0.26301

Abundância de residentes				
Variável	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.
aber_dossel	12.788	7.4273	0.014	0.134
biomassa_ads	1.95E-02	9.82E-03	0.941	2.05E-04
peso_ser	2.4715	1.2761	0.274	2.59E-02
compac_solo	0.44683	0.22579	0.638	4.68E-03
elevacao	0.22976	0.11584	0.741	2.41E-03
dist_dep_zero	8.66E-03	4.35E-03	0.951	9.07E-05
UTM1	26.52	18.471	0.001	0.27788
UTM2	24.451	16.534	0.001	0.2562
UTM1_d	26.967	18.905	0.001	0.28256
UTM2_d	24.956	16.997	0.001	0.2615

Riqueza de residentes				
Variável	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.
aber_dossel	0.98191	3.2241	0.072	6.29E-02
peso_ser	0.11913	0.36938	0.532	7.64E-03
compac_solo	4.96E-02	0.15302	0.707	3.18E-03
elevacao	0.10898	0.33766	0.544	6.99E-03
biomassa_ads	5.61E-02	0.17322	0.671	3.60E-03
dist_dep_zero	5.97E-02	0.18429	0.669	3.82E-03
UTM1	3.9679	16.373	0.001	0.25434
UTM2	2.5284	9.2844	0.006	0.16207
UTM1_d	4.0107	16.61	0.001	0.25709
UTM2_d	2.6096	9.6421	0.005	0.16728

Abundância de roedores				
Variável	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.
aber_dossel	4.3872	3.1885	0.08	6.23E-02
peso_ser	2.2902	1.6132	0.207	3.25E-02
compac_solo	1.6206	1.1304	0.284	2.30E-02
biomassa_ads	0.72506	0.49926	0.489	1.03E-02
elevacao	0.15404	0.10521	0.754	2.19E-03
dist_dep_zero	0.94168	0.65044	0.415	1.34E-02
UTM1	6.6648	5.0167	0.029	9.46E-02
UTM2	11.749	9.6101	0.004	0.16681
UTM1_d	6.3575	4.7625	0.033	9.03E-02
UTM2_d	11.923	9.7808	0.004	0.16927

Riqueza de roedores				
Variável	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.
aber_dossel	0.33495	1.1944	0.268	2.43E-02
peso_ser	2.22E-02	7.75E-02	0.767	1.61E-03
compac_solo	0.34579	1.234	0.281	2.51E-02
elevacao	1.85E-06	6.45E-06	1	1.34E-07
biomassa_ads	0.10939	0.38362	0.548	7.93E-03
dist_dep_zero	0.60509	2.2018	0.139	4.39E-02
UTM1	0.44486	1.5993	0.236	3.22E-02
UTM2	1.4422	5.6033	0.023	0.10453
UTM1_d	0.41376	1.4841	0.236	3.00E-02
UTM2_d	1.4231	5.5209	0.022	0.10315

Legenda: aber_dossel=abertura de dossel; Biomassa_ads=Biomassa acima do solo; Compac solo= compactação de solo; Dist_dep_zero= Distância dos depósitos fecais; elevação; pes_ser=peso da serapilheira. UTM1 e UTM2 = coordenadas UTMs da armadilha; UTM1_d e UTM2_d = coordenadas UTMs dos depósitos fecais; Prop = explicação da variável no modelo.