



PPG-ECO-INPA
PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA
ECOLOGIA



MINISTÉRIO DA
CIÊNCIA, TECNOLOGIA
E INOVAÇÃO



INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA- INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA (ECOLOGIA)

ESTRUTURAÇÃO DE ASSEMBLEIAS DE BESOUROS ROLA-BOSTA EM
CAMPINARANAS DA AMAZÔNIA CENTRAL: RESPOSTAS A GRADIENTES
AMBIENTAIS E IDENTIFICAÇÃO DE LIMIARES ECOLÓGICOS

HILLARY DE JESUS DA SILVA NASCIMENTO

Manaus, Amazonas
2026

HILLARY DE JESUS DA SILVA NASCIMENTO

ESTRUTURAÇÃO DE ASSEMBLEIAS DE BESOUROS ROLA-BOSTA EM
CAMPINARANAS DA AMAZONIA CENTRAL: RESPOSTAS A GRADIENTES
AMBIENTAIS E IDENTIFICAÇÃO DE LIMIARES ECOLÓGICOS

Discente: Hillary de Jesus da Silva Nascimento
Orientadora: Dra. Prof.^a. Clarissa Alves da Rosa
Coorientador: Dr. Prof. André Luiz Batista Tavares

Dissertação apresentada ao Instituto
Nacional de Pesquisa da Amazônia,
Programa de Pós-Graduação em Ecologia,
como parte dos requisitos necessários à
obtenção do título de Mestre em Biologia
com ênfase em Ecologia.

Manaus, Amazonas
2026

Catálogo na Publicação (CIP-Brasil)

N244e Nascimento, Hillary

Estruturação de assembleias de besouros rola-bosta em campinaranas da Amazônia Central: respostas a gradientes ambientais e identificação de limiares ecológicos. / Hillary Nascimento; orientadora Clarissa Alves da Rosa; coorientador André Luiz

Batista Tavares. - Manaus : [s.l.], 2026.

50 MB

68 p. : il. color.

DOI: <https://doi.org/10.61818/ted26061>

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Ecologia) - Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2026.

1. Scarabaeinae. 2. Gradiente topo-hidrológico. 3. Bioindicadores. I. Rosa, Clarissa Alves da. II. Tavares, André Luiz Batista. III. Título.

CDD 595.7649



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA (ECOLOGIA)

ATA DA DEFESA PÚBLICA DA DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA (ECOLOGIA) DO INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA.

Aos 03 dias de julho de 2026, às 14h00min, em formato híbrido, sendo presencial na Sala de Aula do PPG-Ecologia Nº 13, prédio 140, INPA - Campus III, e online por videoconferência, reuniu-se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: a **Drª. Tais Helena Araujo Rodrigues**, do Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá – IDSMA, o **Dr. Icaro Wilker Gonzaga de Carvalho**, Universidade Federal de Pernambuco – UFPE, e a **Drª. Thamyrys Bezerra de Souza**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, sendo as suplentes a Drª. Grazielle Santiago da Silva, da Universidade do Estado de Minas Gerais – UEMG e a Drª. Luciana Iannuzzi (UFPE), sob a presidência da orientadora, a fim de proceder à arguição pública da **DISSERTAÇÃO DE MESTRADO** de **HILLARY DE JESUS DA SILVA NASCIMENTO**, intitulada: **“ESTRUTURAÇÃO DE ASSEMBLEIAS DE BESOUROS ROLA-BOSTA EM CAMPINARANAS DA AMAZÔNIA CENTRAL: RESPOSTAS A GRADIENTES AMBIENTAIS E IDENTIFICAÇÃO DE LIMIARES ECOLÓGICOS”**, orientada pela Drª. Clarissa Alves da Rosa (INPA) e coorientada pelo Dr. André Luiz Batista Tavares.

Após a exposição, o(a) discente foi arguido oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

☒ APROVADO (A) ☐ REPROVADO (A)
☒ POR UNANIMIDADE ☐ POR MAIORIA

Nada mais havendo, a presente ata foi lida, lavrada e assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

DRª. TAIS HELENA A. RODRIGUES

Documento assinado digitalmente
gov.br TAIS HELENA DE ARAUJO RODRIGUES
 Data: 03/07/2026 19:59:37-0300
 Verifique em <https://validar.jf.gov.br>

DR. ICARO WILKER GONZAGA DE CARVALHO

Documento assinado digitalmente
gov.br ICARO WILKER GONZAGA DE CARVALHO
 Data: 03/07/2026 20:22:43-0300
 Verifique em <https://validar.jf.gov.br>

DRª. THAMYRYS BEZERRA DE SOUZA

Documento assinado digitalmente
gov.br THAMYRYS BEZERRA DE SOUZA
 Data: 03/07/2026 18:18:36-0300
 Verifique em <https://validar.jf.gov.br>

Documento assinado digitalmente
gov.br BEATRIZ RONCHI TELES
 Data: 04/07/2026 22:29:42-0300
 Verifique em <https://validar.jf.gov.br>

(Coordenação PPG-ECO/INPA)

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à Deus, Nossa Senhora e São José, pela vida, por me conduzir além dos obstáculos, por me dar forças e saúde para realizar coisas que para mim seriam impossíveis, por me permitir concluir este trabalho. Esta etapa foi incrivelmente importante para eu sair da minha zona de conforto e amadurecer pessoalmente e profissionalmente.

A toda a minha família, meu amor e gratidão eternos. Em especial, aos meus pais e aos meus filhos, que foram minha base, minha motivação e minha força ao longo de toda essa trajetória. Depois de Deus, devo tudo a vocês. Sem o apoio, o amor e a presença de cada um, nada disso teria sido possível.

À minha mãe e pai, meus maiores incentivadores em todos os momentos da minha vida sua fé em mim me sustentou quando eu mesma vacilei. Aos meus filhos, que me deram razões para continuar mesmo nos dias mais difíceis... vocês me salvaram de mim mesma. Amarei eternamente cada um de vocês. Obrigada por me darem a vida, por me ensinarem o valor da persistência e por serem meu lar, mesmo quando tudo parecia desabar. Essa conquista é, profundamente, nossa.

Aos meus amores de 4 patas, Kika e Otto, obrigada Deus por ter me dado eles, no momento que minha ansiedade atacava a minha Kika sempre colocava o focinho na minha coxa, o Otto sempre dando um jeito de empurrar a irmã para receber mais carinho. Não sei expressar tamanho câopaneirismo e fidelidade nas madrugadas.

À minha amiga Ana Beatriz e Simone, meus mais sinceros agradecimentos por todo o carinho e paciência durante esse período tão intenso. Obrigada por me ouvir, mesmo quando eu só sabia falar do mestrado, das disciplinas, do projeto e de tudo que parecia dar errado — quando eu mesma não conseguia enxergar saídas. Sou imensamente grata pelas conversas, pelos desabafos, pelo incentivo nos dias mais difíceis, e por não me julgar quando eu errava, mas sim por estar ali, firme, me mostrando com amor os caminhos mais certos a seguir. Que benção é ter você na minha vida! Agradeço a Deus pela amizade verdadeira que construí ao longo do tempo, e por isso, desejo que Deus as abençoe profundamente. Levo você no coração, com eterna gratidão.

À minha turma de mestrado por serem companheiros durante as disciplinas, qualificação, experimentos e principalmente nos momentos de desespero e desabafo. Obrigada pela companhia diária, pessoal! Vocês são incríveis.

Ao Alírio, que não foi apenas apoio técnico, mas também um verdadeiro alicerce

emocional durante todo esse percurso. Obrigada por sempre me incluir, por me acolher com sua presença constante no laboratório e pela parceria nos momentos mais desafiadores da pesquisa. Sua ajuda nas coletas, sua companhia nos dias de campo e, especialmente, a viagem que fizemos juntos para aprender a identificar os besouros rola-bosta, uma experiência tão rica e significativa, são memórias que levarei com muito carinho. Obrigada por permanecer, por me ouvir, aconselhar e por construir comigo essa amizade tão valiosa. Que bênção é ter tido você por perto.

Agradeço à Renilce, Edney, Renan, Caio, César e aos demais colegas que, com tanta generosidade, dedicaram parte do seu tempo para ajudar em diferentes momentos da jornada. Seja nas atividades de campo, nas conversas durante o dia, nas discussões sobre protocolos ou sugestões para aprimorar nossas tarefas, ou até mesmo nos diálogos descontraídos depois do almoço, cada gesto e palavra fizeram diferença. Muito obrigada, de todo coração.

A Andresa Viana e Chapéu, sem vocês nada acontece. Excursões/campo, experimentos, organização e tudo mais, só funcionam por causa da presença de vocês e de toda equipe do CENBAM. Obrigada por me ajudar em tudo, por despachar material se importar com a execução do andamento do projeto, sempre facilitando a disponibilidade de salas, armários e tudo mais.

Agradeço, de forma especial, à minha orientadora, Prof.^a Dr.^a Clarissa Rosas, por ter me acolhido como sua orientanda, e por me apresentar o universo dos Scarabaeinae. Sou imensamente grata pela oportunidade, pela orientação cuidadosa, pela ajuda nas coletas de solo, pelo apoio constante e, sobretudo, pela paciência ao longo de todo o percurso do mestrado. Obrigada, de todo o coração, pela maneira respeitosa, gentil e encorajadora com que me guiou. Levo comigo não apenas os conhecimentos adquiridos, mas também o exemplo de generosidade e profissionalismo. Serei eternamente grata por tudo de todo coração. Obrigada por sempre me encorajar. Que Deus abençoe imensamente sua vida.

Agradeço ao meu coorientador Prof. Dr. André Tavares, pelas sugestões, indicação bibliográfica, pelo apoio e sugestões de melhoria do projeto. Por dispor do seu tempo para me ensinar a identificar os besouros rola-bosta, adquiri muito conhecimento com todas as suas explicações, obrigada pela paciência. Também, faço questão de agradecer a minha banca de qualificação que foi composta pelo prof. Dr. Rafael Rabelo, prof.^a Dr.^a Thaís Rodrigues e ao Prof. Dr. Fabricio Baccaro que aceitou participar da minha banca nos últimos minutos.

Agradeço ao Janderson, que esteve presente em momentos decisivos desta pesquisa. Sua ajuda com indicações bibliográficas, o processamento dos dados no TITAN e a

disponibilidade para reuniões com minha orientadora foram fundamentais para que este trabalho fosse possível. Mais do que apoio técnico, obrigada pelo incentivo, paciência e palavras de motivação quando eu mais precisava. Sou profundamente grata pela sua generosidade, atenção e disposição em ajudar nas etapas finais deste percurso.

Agradeço ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), por ter abertos suas portas, para que eu pudesse realizar meu mestrado nesta instituição.

Agradeço a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) com a RESOLUÇÃO N. 002/2024 – POSGRAD 2024/2025 – INPA por financiar minha bolsa de pesquisa, sem a qual eu não conseguiria concluir este projeto.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, como um todo, por nos fornece a base para a realização de meu mestrado, disciplinas, infraestrutura, e tudo o mais. A coordenação e secretaria do Programa de Pós-graduação em Ecologia - INPA, à Juliane (secretária), que sempre esteve a disposição para nos auxiliar em assuntos administrativos e burocráticos.

Agradeço de todo coração pela paciência e disponibilidade em ajudar cada um de nós. Também agradeço a aprovação na solicitação da diária para hospedagem e alimentação referente a taxa de bancada para o curso identificação prática de Scarabaeinae americanos do professor Fernando Z. Vaz-de-Mello na UFMT – Cuiabá/MT no período de 21 a 29/09/2024, advindo do EDITAL N. 038/2022 - PDPG-CAPES. Neste curso pude conhecer esse especialista renomado e sua equipe, bem como criar amizades com profissionais maravilhosos que perduram até hoje.

Agradeço a todos os professores do Programa de Pós-graduação em Ecologia - INPA (Bill, Fabrício, Clarissa, Albertina, Rafael, Flavia Costa e Flavia Santana, aos outros PPGs (Prof. Dr. Fernando Vaz de Mello e equipe), que contribuíram com seus conhecimentos para meu aprendizado ao longo do curso.

Agradeço imensamente pelo meu projeto fazer parte de um projeto maior financiado pela Chamada CNPq/MCTI Nº 10/2023 - Faixa B - Grupos Consolidados (Processo CNPq 404233/2023-6).

A todos a minha eterna gratidão!

RESUMO

A estrutura de assembleias de besouro rola-bosta (Scarabaeinae) em ecossistemas tropicais é determinada por gradientes ambientais que atuam como filtros ecológicos e podem desencadear limiares ecológicos, caracterizado por mudanças na composição e abundância das espécies. Na floresta amazônica, a elevada heterogeneidade ambiental associada à diferentes fitofisionomias, como florestas de terra firme, florestas de várzea, florestas de igapó e ecossistemas de areia branca, favorece a ocorrência desses limiares, principalmente em ambientes de campinaranas, cujo solos arenosos, pobres em nutrientes e fortemente influenciados pela dinâmica do lençol freático impõem restrições ecológicas às comunidades biológicas. Neste estudo, investigamos os efeitos de gradientes ambientais, incluindo a condição topo-hidrológica associada à profundidade do lençol freático, textura do solo (teor de areia), a altura da vegetação, a densidade do sub-bosque e a abertura do dossel, sobre a frequência e abundância de besouro rola-bosta em campinaranas da Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro, Amazônia Central. Realizamos a amostragem em 32 parcelas permanentes do sistema RAPELD, por meio de armadilhas do tipo pitfall iscadas com fezes humanas frescas, totalizando um esforço amostral de 192 armadilhas (6 armadilhas x 32 parcelas). As espécies foram classificadas em três grupos funcionais de acordo com suas estratégias de alocação de recurso: paracoprídeos (escavadores), endocoprídeos (residentes) e telecoprídeos (roladores). As análises foram realizadas por meio de pontos de mudanças ecológicos, no pacote TITAN2 no software R. Como resultados, obtivemos 3.345 indivíduos de besouros rola-bostas, representando 58 espécies/morfoespécies com predominância de espécies paracoprídeas. A partir da detecção dos limiares ecológicos, observou-se que o gradiente topo-hidrológico representou uma variação na profundidade do lençol freático atuando com um filtro ambiental capaz de promover substituição de espécies. Entre as guildas funcionais, os paracoprídeos e telecoprídeos apresentaram mudanças abruptas associadas a limiares ecológicos, indicando maior sensibilidade no aumento das variações hidrológicas, enquanto os endocoprídeos exibiram resposta mais gradual ao gradiente ambiental. O teor de areia na camada superficial do solo (0–10 cm) apresentou resposta não linear, com maior abundância em condições intermediárias e declínio em ambientes extremamente arenosos, especialmente para paracoprídeos e endocoprídeos. À altura da vegetação apresentou abundância de telecoprídeos, enquanto a densidade do sub-bosque promoveu reorganização funcional das assembleias. Esses resultados demonstram que múltiplos gradientes ambientais estruturam as assembleias de

besouros rola-bosta em campinaranas amazônicas, com destaque para o gradiente topo-hidrológico e para a ocorrência de limiares ecológicos associados a mudanças abruptas na comunidade. Portanto, os besouros rola-bosta atuam como bioindicadores e evidenciam a sensibilidade das campinaranas a alterações ambientais, com implicações diretas para estratégias de conservação e monitoramento em cenários de mudança ambiental.

Palavras-chave: Scarabaeinae; Gradiente topo-hidrológico; Bioindicadores; Dinâmica do solo; Ecossistemas de areia branca

ABSTRACT

The structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in tropical ecosystems is determined by environmental gradients that act as ecological filters and may trigger ecological thresholds, characterized by changes in species composition and abundance. In the Amazon rainforest, the high environmental heterogeneity associated with different phytophysionomies, such as terra firme forests, várzea forests, igapó forests, and white-sand ecosystems, favors the occurrence of such thresholds, particularly in campinarana ecosystems, whose sandy, nutrient-poor soils, strongly influenced by groundwater dynamics, impose ecological constraints on biological communities. In this study, we investigated the effects of environmental gradients, including topo-hydrological conditions associated with groundwater depth, soil texture (sand content), vegetation height, understory density, and canopy openness, on the frequency and abundance of dung beetles in campinaranas of the Rio Negro Sustainable Development Reserve, Central Amazon. Sampling was conducted in 32 permanent RAPELD plots using pitfall traps baited with fresh human feces, totaling a sampling effort of 192 traps (6 traps $\times$ 32 plots). Species were classified into three functional guilds according to their resource allocation strategies: paracoprids (tunnelers), endocoprids (dwellers), and telecoprids (rollers). Analyses were performed using Threshold Indicator Taxa Analysis (TITAN2) implemented in the R software. A total of 3,345 dung beetle individuals were collected, representing 58 species/morphospecies, with a predominance of paracoprid species. Ecological threshold detection revealed that the topo-hydrological gradient, reflecting variation in groundwater depth, acted as an environmental filter capable of promoting species turnover. Among the functional guilds, paracoprids and telecoprids exhibited abrupt changes associated with ecological thresholds, indicating greater sensitivity to increasing hydrological variation, whereas endocoprids showed a more gradual response along the environmental gradient. Sand content in the surface soil layer (0–10 cm) showed a non-linear response, with higher abundance under intermediate conditions and a decline in extremely sandy environments, particularly for paracoprids and endocoprids. Vegetation height was positively associated with telecoprid abundance, while understory density promoted functional reorganization of dung beetle assemblages. These findings demonstrate that multiple environmental gradients structure dung beetle assemblages in Amazonian campinaranas, with particular emphasis on the topo-hydrological gradient and the occurrence of ecological thresholds associated with abrupt community changes. Therefore, dung beetles serve as effective bioindicators, highlighting the sensitivity of campinarana ecosystems to environmental change, with direct implications for conservation strategies and ecological monitoring under ongoing environmental change.

Keywords: Scarabaeinae; Topo-hydrological gradient; Bioindicators; Soil dynamics; White-sand ecosystems.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	13
1.1 A Amazônia: contexto ecológico, importância global e impactos ambientais	13
1.2 A importância das campinaras da Amazônia	15
1.3 Besouro rola-bosta: história natural e ecologia funcional	17
1.4 Influência dos gradientes ambientais sobre os besouros rola-bosta	18
1.5 Besouros da RDS Rio Negro	20
2. OBJETIVO GERAL	23
3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	23
4. REFERÊNCIAS	24
CAPÍTULO 1	28
1. INTRODUÇÃO	30
2. MATERIAL E MÉTODOS	32
2.1Área de estudo.....	32
2.2Delineamento amostral.....	33
2.3Amostragem dos besouros rola-bosta	34
2.4Amostragem de variáveis ambientais	34
3. ANÁLISES DE DADOS.....	36
4. RESULTADOS	37
4.1Comunidades de besouros rola-bosta e gradientes ambientais	37
4.2 Limiares ecológicos ao longo de gradientes ambientais	37
5. DISCUSSÃO	43
5.1 O gradiente topo-hidrológico direciona a reorganização das assembleias de besouros rola-bostas	43
5.2 Filtros ambientais e respostas das guildas funcionais	44
5.3 Limiares ecológicos e implicações para a conservação	47
6. CONCLUSÃO.....	48
MATERIAL SUPLEMENTAR	54

LISSTA DE FIGURAS

Figura 1. Campinarana arbustiva (A) e campinarana arbórea (B).....	16
Figura 2. Campinarana em áreas não associadas a corpos d'água (A) e campinarana associada a ambiente ripário (B) campinarana florestada.....	17
Figura 3. Besouros rola-bosta da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Rio Negro: <i>Oxysternon festivum</i> (A); <i>Dichotomius boreus</i> (B); <i>Uroxys</i> sp. 1 (C); <i>Phanaeus cambeforti</i> (D)	22

1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1 A Amazônia: contexto ecológico, importância global e impactos ambientais

As florestas tropicais concentram uma parcela expressiva da biodiversidade terrestre sendo essenciais para o funcionamento do sistema terrestre (Nunes et al. 2022). A Amazônia é conhecida como a maior floresta tropical contínua do planeta e cobre aproximadamente 7 milhões de km². O Brasil é o país que concentra a maior parte de sua extensão territorial, garantindo a manutenção da biodiversidade e a regulação de processos climáticos e hidrológicos em escala regional e global (Junk et al., 2011; Leal Filho, 2025; Turner et al. 2007).

A Amazônia é altamente heterogênea e abriga um mosaico de ambientes com diferentes condições de solo, regime de inundação e estruturas vegetacionais (ver Pimentel et al., 2025; Ribas et al., 2025). Essa diversidade ambiental inclui uma variedade de fisionomias florestais, como florestas de terra firme, florestas de várzea, florestas de igapó e campinaranas.

As florestas de terra firme correspondem ao tipo de vegetação mais extensamente distribuído, sendo caracterizadas pela ausência de inundações periódicas por águas dos rios e apresentando solos argilo-arenosos, que podem ser eutróficos ou oligotróficos (Quesada et al., 2011; Junk et al., 2011). Essas florestas apresentam estrutura florestal de grande porte, com dossel elevado e estratificação vertical bem definida, sustentando alta complexidade ecológica e grande biomassa acima do solo (Bredin et al., 2020; Pimentel et al., 2025).

Por sua vez, os ambientes sazonalmente alagáveis, como as florestas de várzea e igapós, são influenciados pelo ciclo anual de cheias dos rios amazônicos (Junk et al., 2011). As florestas de várzea são caracterizadas por rios de águas brancas, sedimentos e nutrientes oriundos dos Andes, apresentando solos férteis e elevada produtividade primária, favorecendo crescimento vegetal e elevada renovação de biomassa vegetal (Wittmann et al., 2010). Enquanto isso, as florestas de igapó estão vinculadas a rios de águas pretas ou claras, pobres em sedimentos e nutrientes, com solos ácidos, arenosos e oligotróficos. A vegetação é altamente adaptada à hipoxia radicular e ao estresse nutricional, com menor diversidade arbórea quando comparada à várzea e a terra firme, bem como a sazonalidade exerce a organização das comunidades biológicas, influenciando padrões de reprodução, dispersão e disponibilidade de recursos (Wittmann et al., 2010; Junk et al., 2011).

Com relação as campinaranas, essas se caracterizam por vegetações adaptadas a solos oligotróficos e ácidos, com predominância de espodossolos e neossolos quartzarênicos, distribuídos em manchas ao longo da Bacia Amazônica. Esses ambientes apresentam características ecológicas específicas, incluindo variações na altura e densidade da vegetação,

além de serem frequentemente impactados pelo alagamento periódico decorrente das oscilações do lençol freático e pela ocorrência de espécies endêmicas, o que as torna ecossistemas de grande relevância para estudos de biodiversidade e conservação (Anderson, 1981; Quesada et al. 2011; Ferreira, 2014).

A elevada diversidade biológica da Amazônia sustenta a estabilidade funcional dos ecossistemas, garantindo a continuidade de processos ecológicos como a ciclagem de nutrientes, polinização e dispersão de sementes. Esses processos são fundamentais para a manutenção da resiliência ecológica frente a distúrbios ambientais. Além disso, a biodiversidade amazônica representa um importante reservatório de recursos genéticos com potencial para aplicações biotecnológicas, farmacêuticas e agroindustriais (Myers et al. 2000; IPBES, 2019).

Portanto, a Amazônia também possui grande relevância socioeconômica e cultural abrigando diversas comunidades indígenas e populações tradicionais que dependem diretamente dos recursos naturais para a sua subsistência. Esses grupos desempenham papel essencial na conservação da floresta, uma vez que seus territórios frequentemente apresentam menores taxas de desmatamento e degradação, evidenciando a importância do conhecimento tradicional na manutenção dos serviços ecossistêmicos (Garnett et al., 2018; IPBES, 2019).

Apesar de sua relevância socioecológica, a Amazônia tem sido intensamente impactada por pressões antrópicas decorrentes da expansão da pecuária e da agricultura, exploração madeireira, mineração, poluição e uso inadequado do solo (Fearnside, 2017). Essas atividades promovem desmatamento, fragmentação e degradação florestal, resultando em perdas significativas de biodiversidade, estoques de carbono e alterações nas propriedades do solo (Nunes et al., 2022). Estudos recentes indicam que não apenas o desmatamento, mas também processos de degradação como incêndios e exploração madeireira, afetam extensas áreas da floresta, podendo causar impactos ecológicos comparáveis aos da remoção total da vegetação (Lapola et al., 2023).

Essas alterações têm consequências diretas sobre o funcionamento climático do bioma. A remoção da cobertura florestal reduz a evapotranspiração, resultando em aumento de temperatura e mudanças nos regimes de precipitação (Gatti et al., 2021). Além disso, os estudos mostram que o desmatamento pode provocar aquecimento não apenas local, mas também regional, intensificando os efeitos climáticos em áreas impactadas. Essas mudanças contribuem para a redução da capacidade da floresta em estocar carbono, podendo transformar em fonte líquida de CO₂ em determinadas regiões da Amazônia, (ver Butt et al. 2023; Gatti et al. 2023).

Diante desse cenário, torna-se evidente que a Amazônia constitui um sistema socioecológico complexo, cuja integridade depende da interação entre fatores ambientais, biológicos e humanos. A intensificação das pressões antrópicas e suas consequências sobre a biodiversidade, o clima e os processos ecossistêmicos reforçam a necessidade de ampliar o entendimento sobre os mecanismos que sustentam o funcionamento desses ecossistemas.

1.2 A importância das campinaras da Amazônia

Dentre o mosaico de formações vegetais que compõem a Amazônia, destacam-se as campinaranas, que representam ambientes singulares associados a condições edáficas e hidrológicas específicas. Essas formações ocorrem predominantemente sobre solos arenosos, altamente lixiviados, de baixa fertilidade e elevada acidez, configurando ecossistemas ambientalmente restritivos que influenciam fortemente a composição e a estrutura das comunidades biológicas (Guimarães; Bueno, 2016).

As campinaranas apresentam variações estruturais associadas principalmente às condições edáficas e à dinâmica hídrica local (Figura 2). Em relação à estrutura da vegetação, predominam formações arbóreas e arbustivas, enquanto formações herbáceas tendem a ocorrer de maneira mais restrita, geralmente associadas a áreas abertas ou zonas de transição (Anderson, 1981; Mendonça et al., 2015). As campinaranas arbustivas, apresentam vegetação de pequeno porte, composta principalmente por arbustos e árvores raquíticas. São frequentemente inundadas e possuem solos oligotróficos, associados a áreas com maior proximidade do lençol freático e sujeitas a alagamento periódico. Enquanto, as campinaranas arbóreas apresentam vegetação mais densa e alta, com árvores que podem atingir até 20 metros de altura. São menos sujeitas a alagamentos prolongados quando comparado às formações arbustivas, embora ainda possam sofrer inundações sazonais (Anderson, 1981). Por fim, as campinas apresentam vegetação esclerófila aberta e porte baixo, predominantemente arbustiva e herbáceas, distribuídas sobre solos arenosos, ácidos, pobres em nutrientes e com baixa capacidade de retenção de água.



Figura 1. Campinarana arbustiva (A) e campinarana arbórea (B).

Quanto à influência do regime hidrológico, um dos principais fatores de diferenciação ambiental nas campinaranas está relacionado ao grau de associação com corpos hídricos e à dinâmica do lençol freático. Áreas mais próximas a cursos d'água, igarapés ou com maior influência do lençol freático tendem a apresentar maior disponibilidade hídrica, como as campinaranas associadas a corpos d'água. Enquanto outras, mais distantes desses sistemas, apresentam condições mais restritivas, como as campinaranas florestadas. Esse gradiente hídrico reflete-se na estrutura da vegetação, na disponibilidade de recursos e nas condições microclimáticas desses ambientes (Schiatti et al., 2014; Mendonça, 2015).



Figura 2. (A) campinarana florestada (B) campinarana associada a ambiente ripário

Esses ambientes sustentam a biodiversidade local e abrigam espécies especializadas, especialmente plantas, aves e invertebrados que dependem de condições edáficas restritivas e dinâmica hídricas associadas à profundidade do lençol freático, fatores que garante relevância ecológica às campinaranas amazônicas (Adeney et al., 2016; Fine et al., 2010; Junk et al., 2011), porém ainda pouco estudados. Nesse contexto, compreender os fatores ambientais que estruturam esses ecossistemas, bem como as respostas biológicas às variações edáficas e hidrológicas, torna-se essencial para elucidar os mecanismos que sustentam sua biodiversidade e para subsidiar estratégias de conservação frente às crescentes pressões ambientais na Amazônia.

1.3 Besouro rola-bosta: história natural e ecologia funcional

Considerando a complexidade ambiental das campinaranas e a importância dos processos ecológicos associados à ciclagem de nutrientes e à dinâmica do solo, os besouros rola-bosta (Scarabaeidae: Scarabaeinae) destacam-se como um grupo funcional-chave nesses ecossistemas (Nichols et al., 2008). Os besouros rola-bosta possuem cerca de 7.000 espécies descritas no mundo todo (Shoolmeesters, 2024). No Brasil, pesquisadores estimam cerca de 787 espécies pertencentes a 69 gêneros, com 217 espécies endêmicas. Esses besouros, sensíveis a alterações ambientais, têm sido usados como bioindicadores da qualidade do habitat, pois a perda ambiental pode reduzir sua diversidade (Barragán et al., 2011; Filgueiras et al., 2015; Louzada et al., 2010; Nichols et al., 2008; Nunes et al., 2018).

Além disso, sua vulnerabilidade às mudanças ambientais faz do grupo um importante indicador para o monitoramento dos ecossistemas e subsidiar estratégias de conservação da biodiversidade (Halffter; Favila, 1993, Favila; Halffter, 1997). A família Scarabaeidae possui espécies saprófagas, coprófagas, necrófagas ou generalistas, que influencia no ciclo de decomposição da matéria orgânica por apresentarem o hábito de enterramento (p.ex. excremento e carniça) e auxilia na aeração e incorporação de nutrientes ao solo (p.ex. nitrogênio, amônia e fósforo do solo), favorecendo o estabelecimento de mudas (de Castro-Arrazola et al., 2023; Nichols et al., 2008). Também promovem a dispersão secundária de sementes, são decompositores de serapilheira, auxiliam na bioturbação e produtividade do ecossistema e na ciclagem de nutrientes (de Castro-Arrazola et al., 2023; Nichols et al., 2008; Halffter, 1991; Halffter et al., 1966; Halffter; Arellano, 2002; Halffter; Halffter, 2009).

A alimentação e a reprodução estão relacionadas, na maioria das vezes, ao transporte do recurso alimentar para locais distante da fonte de alimento original, comportamento que fundamenta sua classificação em diferentes guildas funcionais (Louzada et al., 2010). As espécies paracoprídeos ou cavadoras estruturam galerias abaixo ou ao lado da fonte de alimento, onde armazenam o recurso e realizam a ovoposição. As espécies telecoprídeos ou roladoras fazem esferas de esterco e posteriormente as rola a diferentes distâncias antes da nidificação; as espécies endocoprídeos ou residentes se alimentam e nidificam dentro da própria fonte de alimento. Por fim, existem as espécies cleptocoprídeos que exploram o alimento armazenado ou as esferas de fezes de outros besouros para se alimentar ou criar seus próprios ninhos (Hallter; Edmonds, 1982).

Dessa forma, a sensibilidade dos besouros rola-bosta às variações ambientais, aliada à diversidade de suas estratégias ecológicas, evidencia seu papel como componentes-chave na dinâmica dos ecossistemas, refletindo mudanças nas condições ambientais e contribuindo para a compreensão dos fatores que estruturam as comunidades biológicas.

1.4 Influência dos gradientes ambientais sobre os besouros rola-bosta

A estruturação das assembleias de besouros rola-bosta está fortemente associada a gradientes ambientais que atuam em diferentes escalas, incluindo fatores relacionados à estrutura da vegetação, às condições edáficas e à disponibilidade hídrica. De modo geral, estudos têm demonstrado que a heterogeneidade ambiental exerce papel central na determinação da diversidade, abundância e composição dessas comunidades (Nichols et al., 2007; Gardner et al., 2008; Noriega et al., 2021).

A estrutura da vegetação, por exemplo, é frequentemente apontada como um dos principais determinantes da organização das assembleias. Variações na altura das árvores, na cobertura do dossel, na espessura da serapilheira e na altitude influenciam diretamente a disponibilidade de recursos e as condições microclimáticas, afetando a distribuição das espécies. Evidências empíricas demonstram que esses fatores podem moldar tanto a diversidade quanto a composição funcional das comunidades, incluindo a dominância e a ocorrência diferencial de espécies ao longo de gradientes ambientais (Da Silva; Hernández, 2016). De forma complementar, estudos na Amazônia indicam que áreas com maior cobertura florestal e maior complexidade estrutural tendem a apresentar maior riqueza e abundância de espécies, especialmente de paracoprídeos (Louzada et al., 2010), além de maior variação na composição das assembleias em função da estrutura da paisagem.

Além da vegetação, as condições edáficas e a disponibilidade hídrica desempenham papel fundamental na ecologia desses organismos. A profundidade do lençol freático, a textura e a compactação do solo influenciam diretamente o comportamento, a sobrevivência e o sucesso reprodutivo dos besouros rola-bosta. A disponibilidade de umidade, em particular, é um fator crítico, uma vez que a rápida dessecação de recursos como fezes pode comprometer o desenvolvimento larval e o ciclo de vida dessas espécies (Nichols et al., 2008; Hanski; Cambefort, 1991). Apesar disso, ainda existem lacunas importantes no entendimento de como esses organismos respondem a gradientes de disponibilidade hídrica, especialmente em relação à dinâmica do lençol freático.

Nas campinaranas amazônicas, as variações relativamente pequenas na topografia alteram a disponibilidade hídrica, influenciam a estrutura da vegetação e modificam as condições físicas do solo, criando diferentes microambientes ao longo da profundidade do lençol freático. Estudos recentes demonstraram que assembleias de besouros rola-bosta respondem de forma sensível a essas variações ambientais, tanto em relação à disponibilidade de recursos quanto as características do habitat (Salomão et al., 2023).

Além do mais, Ferreira et al. (2025) evidenciou que alterações ambientais promovem reduções expressivas na diversidade, abundância e biomassa das assembleias de besouros rola-bosta, demonstrando a elevada sensibilidade desse grupo às modificações do habitat e reforçando seu potencial como bioindicador da integridade ambiental.

Evidências recentes reforçam a importância desses fatores ambientais na estruturação das assembleias. Áreas com solos mais arenosos e lençol freático mais profundo tendem a apresentar maior diversidade e abundância de espécies, especialmente de paracoprídeos,

enquanto ambientes com solos mais argilosos e sujeitos à saturação hídrica favorecem espécies endocoprídeas, mais tolerantes a condições úmidas e anóxicas (Salomão et al., 2022). Por outro lado, solos mais densos atuam como um filtro ambiental, reduzindo a abundância, particularmente de espécies escavadoras, e influenciando a composição das assembleias (Correa et al., 2025).

Embora diversos estudos demonstrem que gradientes ambientais influenciam a estrutura das assembleias de besouros rola-bostas, ainda permanece uma lacuna como essas respostas ocorrem ao longo dos gradientes e quais espécies são mais afetadas, apresentando limiares ecológicos, nos quais pequenas alterações ambientais provoca reorganização na composição e abundância das espécies. A identificação desses limiares permite reconhecer espécies sensíveis e tolerantes às mudanças ambientais, constituindo uma ferramenta para compreender os mecanismos que estruturam as assembleias biológicas e subsidiar estratégias de monitoramento e conservação em ecossistemas de areia branca.

1.5 Besouros da RDS Rio Negro

Considerando a influência dos gradientes ambientais sobre a estrutura das assembleias de besouros rola-bosta, compreender esses padrões em contextos específicos torna-se essencial, sendo fundamental investigar esses processos em ambientes de areia branca, como as campinaranas. Apesar disso, os estudos sobre a influência de gradientes ambientais em besouros rola-bosta em campinaranas ainda são escassos, especialmente na Amazônia Central.

Nesse contexto, destaca-se a Reserva de Desenvolvimento Sustentável (RDS) do Rio Negro, onde iniciativas recentes têm ampliado significativamente o conhecimento sobre a biodiversidade associada às campinaranas amazônicas. O Projeto Universal aprovado pela Chamada CNPq/MCTI Nº 10/2023 - Faixa B - Grupos Consolidados (Processo CNPq 404233/2023-6), do INCT-CENBAM (Processo CNPq Nº 406474/2022-2) e do PPBio Amazônia Ocidental (Processos CNPq 441260/2023-3 e 441228/2023-2), possibilitou a amostragem integrada de diferentes grupos taxonômicos, incluindo mamíferos, árvores, borboletas, abelhas e besouros rola-bosta. Esses organismos, especialmente os Scarabaeidae, são amplamente utilizados como bioindicadores da qualidade ambiental e de mudanças ecológicas, sendo fundamentais para o monitoramento de ecossistemas. Esta dissertação insere-se nesse contexto de pesquisa integrada, contribuindo especificamente com informações sobre besouros rola-bosta.

Para reduzir as lacunas de conhecimentos sobre a biodiversidade amazônica foi

instituído o Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) que busca integrar e padronizar estudos ecológicos de longa duração, promovendo a geração de dados comparáveis entre diferentes regiões e grupos taxonômicos. Na Amazônia Ocidental, o PPBio utiliza o método RAPELD (RAP: Programa de Avaliação Rápida + PELD: Pesquisas Ecológicas de Longa Duração), um desenho amostral que combina parcelas permanentes distribuídas ao longo de gradientes ambientais, permitindo avaliar de forma padronizada a influência de variáveis ambientais e antrópicas sobre a biodiversidade (Magnusson et al., 2005). Na RDS Rio Negro, localizada na Amazônia Central, foram implantados três módulos RAPELD, que subsidiam estudos ecológicos integrados em diferentes componentes da paisagem.

Neste contexto, o presente estudo busca avançar na compreensão das respostas dos besouros rola-bosta aos gradientes ambientais na região. Nosso estudo é pioneiro em detectar limiares ecológicos nos gradientes ambientais em relação aos besouros rola-bosta da RDS Rio Negro, Amazonas. Realizamos amostragem em 32 parcelas RAPELD, onde registramos 3.345 indivíduos de besouros rola-bosta (Figura 3), com o objetivo de compreender as variações na estrutura da comunidade, identificar pontos de mudança ao longo dos gradientes ambientais e reconhecer espécies indicadoras. Em ecossistemas heterogêneos como as campinaranas, fatores como a estrutura da vegetação, condição topo-hidrológica associada a profundidade de lençol freático e textura do solo (areia) variam espacialmente e influenciam diretamente a disponibilidade de recursos e as condições de habitat (Schietti et al., 2014; Junk et al., 2011). A identificação desses limiares contribui para elucidar os mecanismos ecológicos que estruturam essas assembleias e para o aprimoramento de estratégias de monitoramento e conservação.

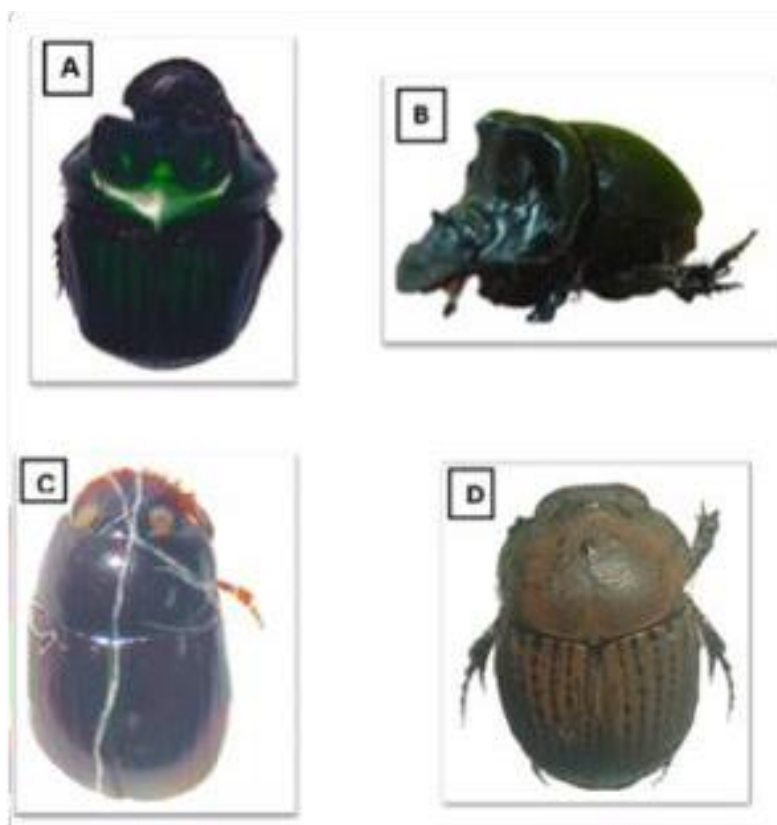


Figura 3. Besouros rola-bosta da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Rio Negro: *Oxysternon festivum* (A); *Dichotomius boreus* (B); *Uroxys* sp. 1 (C); *Phanaeus cambeforti* (D)

2. OBJETIVO GERAL

Detectar limiares ecológicos na assembleia e nas guildas tróficas de besouros rola-bosta em campinaranas da RDS Rio Negro, ao longo de gradientes ambientais relacionados à estrutura da vegetação, à condição topo-hidrológica associada à profundidade do lençol freático e à condição edáfica (areia).

3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Estimar os limiares ecológicos da assembleia e das guildas tróficas de besouros rola-bosta e sua direção de efeito em relação aos gradientes topo-hidrologico, altura da vegetação, densidade do sub-bosque, abertura do dossel e condição edáfica (areia);
- Identificar espécies indicadoras ao aumento dos gradientes ambientais (decreasers; z^-) e espécies tolerantes (increasers; z^+).

4. REFERÊNCIAS

- ADENEY, J. M.; CHRISTENSEN, N. L.; VICENTINI, A.; COHN-HAFT, M. White-sand Ecosystems in Amazonia. *Biotropica*, 1. jan. 2016.
- ANDERSON, A. B. *White-Sand Vegetation of Brazilian Amazonia*. 1981.
- BARRAGÁN, F.; MORENO, C. E.; ESCOBAR, F.; HALFFTER, G.; NAVARRETE, D. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PLoS ONE*, v. 6, n. 3, 2011.
- BREDIN, Y. K.; HAWES, J. E.; PERES, C. A.; HAUGAASEN, T. Structure and composition of terra firme and seasonally flooded Várzea forests in the western Brazilian Amazon. *Forests*, v. 11, n. 12, p. 1361, 2020.
- BUTT, E. W. et al. Amazon deforestation causes strong regional warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, v. 120, n. 45, e2309123120, 2023.
- CORREA, C.M.D.A., SALOMÃO, R.P., PUKER, A., VAZ-DE-MELLO, F.Z. & ABOT, A.R. Effects of soil physical properties on dung beetle assemblages in pasture landscapes of the Brazilian Cerrado. *Agricultural and Forest Entomology*, 1–13, 2025.
- DECASTRO-ARRAZOLA, I.; ANDREW, N. R.; BERG, M. P.; et al. A trait-based framework for dung beetle functional ecology. *Journal of Animal Ecology*, 1. jan. 2023.
- DEMARCHI, L. O.; SCUDELLER, V. V.; MOURA, L. C.; DIAS-TERCEIRO, R. G.; LOPES, A.; WITTMAN, F. K.; PIEDADE, M. T. F. Floristic composition, structure and soil-vegetation relations in three white-sand soil patches in central Amazonia. *Acta Amazonica*, 48: 46-56, 2018.
- DA SILVA, P. G.; HERNÁNDEZ, M. I. M. Spatial variation of dung beetle assemblages associated with forest structure in remnants of southern Brazilian Atlantic Forest. *Revista Brasileira de Entomologia*, v. 60, n. 1, p. 73–81, 2016
- FAVILA, M. E.; HALFFTER, G. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana*, n. 72, p. 1–25, 1997.
- FEARNSIDE, Philip Martin. *Deforestation of the Brazilian Amazon*. Oxford Research Encyclopedia of Environmental Science, 2017.
- FERREIRA, L. V.; PRANCE, G. T.; BARBOSA, R. I.; et al. The biodiversity and conservation of Amazonian white-sand ecosystems. *Biodiversity and Conservation*, v. 23, p. 329–348, 2014.
- FILGUEIRAS, B. K. C.; TABARELLI, M.; LEAL, I. R.; VAZ-DE-MELLO, F. Z.; IANNUZZI, L. Dung beetle persistence in human-modified landscapes: Combining indicator species with anthropogenic land use and fragmentation-related effects. *Ecological Indicators*, v. 55, p. 65–73, 2015.

FINE, Paul V. A. et al. The growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology*, v. 91, n. 5, p. 1506–1516, 2010.

FERREIRA, A.C.; DE ALBUQUERQUE CORREA, C.M.; GORDO, M.; VAZ-DE-MELLO, F.Z.; CUPELLO, M. & SALOMÃO, R.P. Ecological communities in white-sand Amazonian rainforests are sensitive to deforestation—A dung beetle case. *Insect Conservation and Diversity*, 18(3), 330–342, 2025.

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

GUIMARÃES, F. S.; BUENO, G. T. As campinas e campinaranas amazônicas. *Caderno de Geografia*, v. 26, n. 45, p. 113–133, 2016.

GARNETT, S. T. et al. A spatial overview of the global importance of Indigenous lands for conservation. *Nature Sustainability*, v. 1, p. 369–374, 2018.

GATTI, L. V. et al. Amazonia as a carbon source linked to deforestation and climate change. *Nature*, v. 595, p. 388–393, 2021.

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

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, 1993.

HALFFTER, G. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Biogeographia*, v. 15, 1991.

HALFFTER, G.; ARELLANO, L. *Response of Dung Beetle Diversity to Human-induced Changes in a Tropical Landscape*. 2002.

HALFFTER, G.; EDMONDS, W. D. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae)*. 1982.

HALFFTER, G.; HALFFTER, V. *Why and where coprophagous beetles (coleoptera: scarabaeinae) eat seeds, fruits, or vegetable detritus*. 2009.

HALFFTER, G.; MATTHEWS, E. G.; RÍO PIEDRAS, R.; RICO, P. *The natural History of dung beetles of the subfamily scarabaeinae*. 1966.

IPBES. *Global assessment report on biodiversity and ecosystem services*. Bonn: IPBES Secretariat, 2019.

JUNK, W. J. et al. A classification of major naturally-occurring Amazonian lowland wetlands. *Wetlands*, v. 31, p. 623–640, 2011.

LAPOLA, D. M. et al. The drivers and impacts of Amazon forest degradation. *Science*, v. 379, eabp8622, 2023.

LEAL FILHO, W.; DINIS, M. A. P.; CANOVA, M. A. *et al.* Gerenciando serviços ecossistêmicos na Amazônia brasileira: a influência do desmatamento e da degradação florestal na maior floresta tropical do mundo. *Geosci. Lett.* **12**, 24 (2025).

LOUZADA, J.; LIMA, A. P.; MATAVELLI, R.; ZAMBALDI, L.; BARLOW, J. Community structure of dung beetles in Amazonian savannas: Role of fire disturbance, vegetation, and landscape structure. *Landscape Ecology*, v. 25, n. 4, p. 631–641, 2010.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, v. 403, p. 853–858, 2000.

MAGNUSSON, W. E.; LIMA, A. P.; LUIZÃO, R.; LUIZÃO, F.; COSTA, F. R. C.; CASTILHO, C. V. DE; KINUPP, V. F. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotrop.* 5:21–26, 2005.

MENDONÇA, B. A. F.; FILHO, E. I. F.; SCHAEFER, C. E. G. R.; SIMAS, F. N. B.; PAULA, M. D. os solos das campinaranas na Amazônia brasileira: ecossistemas arenícolas oligotróficos. *Ciência Florestal*, p. 827–839, 2015.

NUNES, C. A. et al. Linking land-use and land-cover transitions to their ecological impact in the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, v. 119, n. 27, e2202310119, 2022.

NORIEGA, J. A. et al. Research trends in ecosystem services provided by dung beetles. *Biological Reviews*, v. 96, n. 6, p. 2547–2575, 2021.

NICHOLS, E.; SPECTOR, S.; LOUZADA, J.; et al. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, jun. 2008.

NUNES, C. A.; BRAGA, R. F.; DE MOURA RESENDE, F.; et al. Linking Biodiversity, the Environment and Ecosystem Functioning: Ecological Functions of Dung Beetles Along a Tropical Elevational Gradient. *Ecosystems*, v. 21, n. 6, p. 1244–1254, 2018.

NICHOLS, E.; GARDNER, T. A.; PERES, C. A.; SPECTOR, S. 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, 2007.

PIMENTEL, E. N. B.; JERÔNIMO, L. B.; PAULA, M. T.; LENCINAS, M. V.; PASTUR, G. M.; RUBIO, G. Relationship between forest structure and soil characteristics with flooded and non-flooded rainforests of Northern Amazonia (Brazil). *Forests*, v. 16, n. 5, p. 793, 2025. Acesso em: 09 dez. 2025.

QUESADA, C. A.; LLOYD, J.; ANDERSON, L. O.; et al. Soils of Amazonia with reference to the RAINFOR sites. *Biogeosciences*, v. 8, p. 1415–1440, 2011.

RIBAS, C. C.; SAWAKUCHI, A. O.; ALMEIDA, R. P.; PUPIM, F. N.; REGO, M. A.;

BATISTA, R.; KNOWLES, L. L. The role of rivers in the origin and future of Amazonian biodiversity. *Nature Reviews Biodiversity*, v. 1, p. 14–31, 2025.

SCHIETTI, Juliana et al. Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant Ecology & Diversity*, v. 7, n. 1–2, p. 241–253, 2014.

SALOMÃO, R. P.; PIRES, D. DE A.; BACCARO, F. B.; et al. Water table level and soil texture are important drivers of dung beetle diversity in Amazonian lowland forests. *Applied Soil Ecology*, v. 170, 2022.

SALOMÃO, R.P.; CORREA, C.M.; SANTORELLI JUNIOR, S. et al. Species diet and the effect of different spatial bait distribution on assemblage of dung beetles in Amazonian white-sand forest. *Int J Trop Insect Sci* 43, 1153–1162 (2023).

SCHOOLMEESTERS, P. (2024). *World Scarabaeidae Database* (version 2024-10-09). In O. Bánki, Y. Roskov, M. Döring, G. Ower, D. R. Hernández Robles, C. A. Plata Corredor, T. Stjernegaard Jeppesen, A. Örn, L. Vandepitte, T. Pape, D. Hobern, S. Garnett, H. Little, R. E. DeWalt, K. Ma, J. Miller, T. Orrell, R. Aalbu, J. Abbott, et al., *Catalogue of Life* (Versão 2024-10-22). Catalogue of Life, Amsterdam, Holanda.

TURNER, W. R. et al. Global conservation of biodiversity and ecosystem services. *BioScience*, v. 57, n. 10, p. 868–873, 2007.

ROSA, C. et al. The Program for Biodiversity Research in Brazil: The role of regional networks for biodiversity knowledge, dissemination, and conservation. *Acad Bras Cienc*, 93: e20201604, 2023.

WITTMANN, F.; HOUSEHOLDER, J. E.; PIEDADE, M. T. F.; et al. A Review of the Ecological and Biogeographic Differences of Amazonian Floodplain Forests. *Water* (Switzerland), 1. nov. 2022.

WITTMANN, F.; SCHÖNGART, J.; JUNK, W. J. Phytogeography, species diversity, community structure and dynamics of central Amazonian floodplain forests. In: JUNK, W. J. et al. (Eds.). *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*. Dordrecht: Springer, 2010. p. 61–1

Limiares ecológicos revelam a influência do gradiente topo-hidrológico na estruturação de besouros rola-bosta em campinaranas amazônicas

Hillary de Jesus da Silva Nascimento^{a,b,c,*}, Janderson Batista Rodrigues Alencar^a, André Luiz Batista Tavares^{a,b}, Sâmia Letícia Reolon da Cruz^d, Emilio Manabu Higashikawa^{a,b}, Clarissa Rosa^{a,b,c}

^a *Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brazil.*

^b *Centro de Estudos Integrados da Biodiversidade Amazônica, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brazil.*

^c *Coordenação de Dinâmica Ambiental, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brazil.*

^d *Laboratório de Ecologia Funcional de Plantas e Ecossistemas, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brazil.*

***Corresponding author:** hsn.hillarysn@gmail.com

Resumo

As campinaranas amazônicas são ecossistemas de areia branca caracterizados por solos arenosos pobres em nutrientes e forte influência do lençol freático, fatores que geram gradientes ambientais responsáveis por estruturar a vegetação e atuar como filtros ecológicos para diversos grupos biológicos, incluindo os besouros rola-bostas. Neste estudo, investigamos como os gradientes topo-hidrológicos, edáficos e da vegetação influenciam a estrutura das assembleias de besouros rola-bostas em campinaranas da Amazônia Central. Foram amostradas 32 parcelas permanentes do sistema RAPELD (RAP: Programa de Avaliação Rápida + PELD: Pesquisas Ecológicas de Longa Duração), utilizando seis armadilhas de queda (*pitfall traps*) iscadas com fezes humanas em cada parcela. As espécies foram classificadas em guildas funcionais (paracoprídeos, endocoprídeos e telecoprídeos), e os limiares ecológicos foram identificados por meio da Análise de Táxons Indicadores de Limiares (Threshold Indicator Taxa Analysis – TITAN). O gradiente topo-hidrológico destacou-se como o principal fator responsável pela reorganização da comunidade, com nove espécies indicadoras associadas às respostas aos limiares ao longo do gradiente. As guildas de paracoprídeos e telecoprídeos apresentaram mudanças abruptas na frequência e abundância das espécies, enquanto os endocoprídeos responderam de forma mais gradual. O teor de areia superficial (0–10 cm) também influenciou a estrutura das assembleias, revelando respostas não lineares, caracterizadas por aumento da abundância seguido de declínio sob condições de solos extremamente arenosos. Além disso, a altura da vegetação e a densidade do sub-bosque também influenciaram a composição funcional das assembleias de besouros rola-bostas. Nossos resultados demonstram que múltiplos gradientes ambientais geram limiares ecológicos nas campinaranas amazônicas, sendo o gradiente topo-hidrológico o principal responsável pela reorganização das comunidades de besouros rola-bostas. Esses achados reforçam o potencial desses insetos como bioindicadores de mudanças ambientais e fornecem informações importantes para o monitoramento da biodiversidade e para estratégias de conservação em ecossistemas de areia branca sujeitos às mudanças climáticas e à degradação de habitats.

Palavras-chave: Limiares ecológicos; besouros rola-bostas; Scarabaeinae; guildas funcionais; ecossistemas amazônicos de areia branca.

1. INTRODUÇÃO

A heterogeneidade ambiental é um dos principais fatores determinantes dos padrões de biodiversidade em ecossistemas tropicais, pois cria gradientes de condições ambientais e disponibilidade de recursos que atuam como filtros ecológicos sobre a distribuição das espécies (Schietti et al., 2014; Tuomisto et al., 2019; Ma et al., 2021). Em escalas espaciais finas, variações nos atributos do solo, da hidrologia e da vegetação podem promover substituição de espécies, alterações na abundância e reorganização funcional das assembleias biológicas. Entretanto, essas respostas nem sempre são lineares. As comunidades biológicas podem permanecer relativamente estáveis ao longo dos gradientes ambientais até que condições críticas sejam atingidas, desencadeando mudanças abruptas na composição e abundância das espécies (Tuomisto et al., 2019). Na Amazônia, essa heterogeneidade ambiental manifesta-se por meio de um mosaico de ecossistemas que inclui florestas de terra firme, florestas sazonalmente inundáveis de várzea e igapó, além dos ecossistemas oligotróficos de areia branca conhecidos como campinaranas (Junk et al., 2011; Smith et al., 2014).

As campinaranas caracterizam-se por solos arenosos pobres em nutrientes e forte influência do lençol freático, fatores que, em conjunto, geram acentuados gradientes topográficos, hidrológicos e edáficos (Anderson, 1981; Junk et al., 2011). Essas condições resultam em ambientes com baixa disponibilidade de nutrientes, elevada capacidade de drenagem e forte limitação de recursos, sustentando uma vegetação estruturalmente distinta, de menor porte, com caules tortuosos e elevada diversidade de epífitas (Adeney et al., 2016). Consequentemente, as campinaranas representam ecossistemas altamente heterogêneos, nos quais os gradientes ambientais desempenham papel fundamental na estruturação das comunidades biológicas (Anderson, 1981; Fine & Baraloto, 2016).

Entre os organismos influenciados por esses gradientes estão os besouros rola-bostas (*Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae*), grupo amplamente reconhecido por sua importância ecológica e elevada sensibilidade às variações ambientais. Esses insetos contribuem para a ciclagem de nutrientes, bioturbação do solo, dispersão secundária de sementes e regulação de organismos associados ao esterco animal, desempenhando funções essenciais para o funcionamento dos ecossistemas (de Castro-Arrazola et al., 2023; Hasan et al., 2024; Simões-Clivatti & Hernández, 2022). Devido às suas rápidas respostas às modificações do habitat e aos gradientes ambientais, os besouros rola-bostas são amplamente

utilizados como bioindicadores em programas de monitoramento ecológico e estudos de conservação da biodiversidade (Spector, 2006).

As espécies que compõem as assembleias de besouros rola-bostas podem ser classificadas em guildas funcionais, de acordo com suas estratégias de utilização do recurso alimentar. Os paracoprídeos (escavadores) enterram o esterco abaixo ou próximo da fonte do recurso; os telecoprídeos (roladores) transportam bolas de esterco para longe da fonte antes de enterrá-las; e os endocoprídeos (residentes) completam todo o seu ciclo de vida no interior do próprio recurso (Halffter & Edmonds, 1982). Essas estratégias distintas levam a diferentes respostas às condições ambientais. Os escavadores são fortemente influenciados pelas propriedades do solo, como textura, compactação e umidade, que afetam a construção dos ninhos e o desenvolvimento das larvas (Sowig, 1995; Vessby, 2001). Os roladores são particularmente sensíveis à estrutura do sub-bosque e à rugosidade do terreno, fatores que podem limitar o transporte das bolas de esterco e o sucesso reprodutivo (Halffter & Edmonds, 1982; Hanski & Cambefort, 1991). Já os residentes são principalmente influenciados pelas condições microclimáticas, como temperatura e umidade, que afetam diretamente sua sobrevivência e desenvolvimento (Nichols et al., 2013; Braga et al., 2013; Salomão et al., 2022).

Apesar de seu amplo uso como bioindicadores, ainda se conhece pouco sobre como as assembleias de besouros rola-bostas se reorganizam ao longo dos gradientes ambientais naturais das campinaranas amazônicas. Gradientes topo-hidrológicos associados à profundidade do lençol freático e à textura do solo podem exercer forte influência sobre espécies escavadoras e residentes, enquanto atributos da vegetação, como altura do dossel, densidade do sub-bosque e abertura do dossel, podem modificar as condições microclimáticas, a disponibilidade de recursos e os padrões de deslocamento, especialmente para os roladores e residentes (Halffter & Matthews, 1966; Nichols et al., 2008; Salomão et al., 2022; Sanches et al., 2024). Dessa forma, compreender como essas assembleias respondem aos gradientes ambientais requer abordagens capazes de detectar respostas não lineares, em vez de assumir mudanças ecológicas graduais.

Os limiares ecológicos representam pontos ou zonas de transição ao longo de gradientes ambientais nos quais pequenas alterações nas condições ambientais resultam em mudanças desproporcionais na composição, ocorrência ou abundância das espécies (Groffman et al., 2006; Baker & King, 2010). A Análise de Táxons Indicadores de Limiares (Threshold Indicator Taxa Analysis – TITAN) constitui uma abordagem robusta para detectar essas respostas, pois identifica tanto a reorganização da comunidade associada à substituição de espécies quanto o

aumento ou a redução de táxons individuais ao longo de gradientes ambientais contínuos (Baker & King, 2010; King & Baker, 2014).

Neste estudo, utilizamos o TITAN para identificar limiares ecológicos associados aos gradientes topo-hidrológicos, edáficos e da vegetação em assembleias de besouros rola-bostas de campinaranas da Amazônia Central. Nossa hipótese foi que: (i) as assembleias de besouros rola-bostas apresentariam respostas de limiar ao longo dos gradientes topo-hidrológicos, com maior ocorrência e abundância de espécies sob condições intermediárias de drenagem e umidade do solo, e menor número de espécies ocupando os extremos ambientais; (ii) valores extremos das variáveis estruturais da vegetação promoveriam substituição de espécies, enquanto condições intermediárias favoreceriam maior riqueza e abundância por permitirem a coexistência de espécies associadas tanto a habitats mais abertos quanto mais fechados; e (iii) as guildas funcionais responderiam de maneira distinta aos gradientes ambientais, sendo os paracoprídeos e endocoprídeos mais fortemente influenciados pela profundidade do lençol freático e pela textura do solo, enquanto os telecoprídeos estariam mais associados à estrutura da vegetação e à abertura do habitat.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

Este estudo foi realizado na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro (RDS Rio Negro; 60°44'27" O, 3°04'14" S), localizada na margem direita do baixo Rio Negro, na Amazônia Central, Brasil, abrangendo os municípios de Novo Airão, Manacapuru e Iranduba (Vasconcelos et al., 2022). A RDS Rio Negro é uma unidade de conservação estadual de uso sustentável que abriga 19 comunidades locais, compostas por aproximadamente 800 famílias. O acesso a essas comunidades é realizado por uma rede de 19 estradas não pavimentadas conectadas ao rio Negro e à rodovia AM-352. As principais atividades econômicas desenvolvidas pelos moradores incluem agricultura, manejo florestal madeireiro, pesca e, em menor escala, turismo.

A vegetação é classificada como Floresta Ombrófila Densa, predominantemente representada por florestas de terra firme, abrangendo uma área total de aproximadamente 102.979 ha. De acordo com a classificação climática de Köppen, a região apresenta clima Am (tropical de monções), com temperatura média anual de 25,6 °C e precipitação média anual de aproximadamente 2.300 mm (Peel et al., 2007). Os maiores índices pluviométricos ocorrem entre fevereiro e abril, enquanto o período mais seco estende-se de julho a setembro, correspondendo à estação seca típica da Amazônia Central (INMET, 2023; Peel et al., 2007).

2.2 Delineamento amostral

Os besouros rola-bostas foram amostrados utilizando o sistema RAPELD (*Rapid Assessment and Long-Term Ecological Research*), seguindo os protocolos descritos por Magnusson et al. (2005). A amostragem foi realizada em três módulos RAPELD acessados por estradas não pavimentadas localizadas nos quilômetros 18, 26 e 50 da rodovia AM-352. Cada módulo é composto por duas trilhas principais de 5 km, conectadas por uma trilha de acesso de 1 km (ver Pereira et al., 2024).

As trilhas de 5 km contêm cinco parcelas regularmente distribuídas, espaçadas a intervalos de 1 km, iniciando a 500 m da trilha principal e estendendo-se até 4.500 m. Todas essas parcelas estão inseridas em ecossistemas de campinarana. Além disso, cada módulo inclui entre oito e dez parcelas de campinarana ripária, distribuídas de forma irregular entre as parcelas regularmente espaçadas. Para este estudo, foram selecionadas 19 parcelas regularmente distribuídas e 13 parcelas ripárias, totalizando 32 parcelas nos três módulos RAPELD.

Para minimizar a autocorrelação espacial e evitar pseudorreplicação, foram incluídas nas análises apenas parcelas separadas por, no mínimo, 800 m (Magnusson et al., 2005). Cada parcela possuía 250 m de comprimento, iniciando na borda da trilha principal e acompanhando as curvas de nível do terreno (Fig. 1).

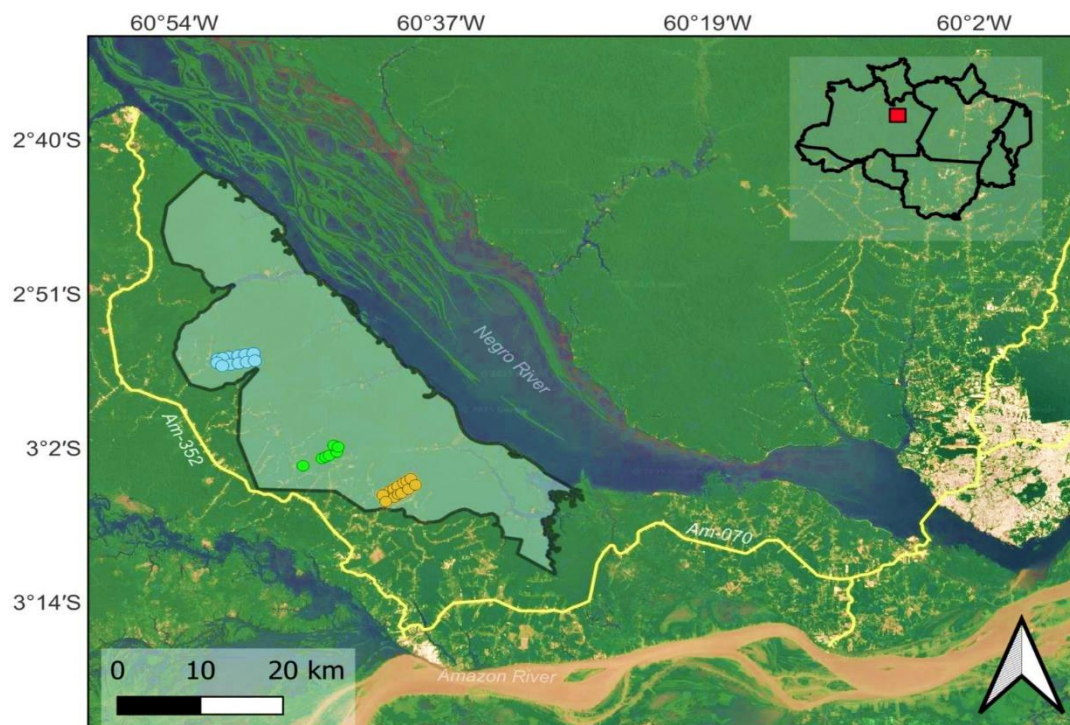


Figura 1. Localização da Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro, Amazonas, Brasil e da distribuição dos módulos RAPELD. A figura apresenta a disposição das parcelas nos módulos de amostragem: em azul o módulo 50, em verde o módulo 26 e em laranja o

módulo 18.

2.3 Amostragem dos besouros rola-bosta

Os besouros rola-bostas foram amostrados entre junho e setembro de 2024, abrangendo o período seco regional e seguindo o protocolo de amostragem proposto por Rodrigues et al. (2025a). Armadilhas de queda (*pitfall traps*) foram instaladas em seis pontos amostrais ao longo de cada parcela (0, 50, 100, 150, 200 e 250 m), espaçados a intervalos de 50 m e posicionados a 1 m à direita da linha central da parcela. O esforço amostral total compreendeu 192 armadilhas de queda (6 armadilhas $\times$ 32 parcelas).

As armadilhas consistiram em recipientes plásticos de 500 mL, enterrados de forma que sua borda permanecesse nivelada com a superfície do solo. Cada recipiente foi parcialmente preenchido com 250 mL de solução salina acrescida de detergente neutro, utilizada para sacrificar e conservar os besouros capturados (Correa et al., 2016). Acima de cada armadilha foi instalada uma cobertura plástica de 15 cm de diâmetro, sustentada por três estacas de madeira de 25 cm de comprimento, mantendo a cobertura aproximadamente 20 cm acima do solo, com o objetivo de reduzir a dessecação da isca. Como atrativo, foram utilizados aproximadamente 25 g de fezes humanas frescas, acondicionadas em recipientes plásticos de 50 mL e suspensas no centro da armadilha por meio de arame. As armadilhas permaneceram ativas em campo por 48 horas, após as quais todos os besouros capturados foram coletados.

Os espécimes foram preservados em etanol a 70% e transportados para o laboratório do Centro de Estudos Integrados da Biodiversidade Amazônica (CENBAM), do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). No laboratório, os indivíduos foram triados em morfoespécies e posteriormente secos em bandejas revestidas com algodão, em estufa a 42 °C por 48 horas. A identificação taxonômica foi realizada na Coleção Entomológica do INPA, utilizando literatura taxonômica especializada (Edmonds & Zidek, 2010; Vaz-de-Mello et al., 2011; González-Alvarado & Vaz-de-Mello, 2021). Por fim, as espécies foram classificadas em três guildas funcionais, de acordo com suas estratégias de utilização e alocação do recurso alimentar: paracoprídeos (escavadores), endocoprídeos (residentes) e telecoprídeos (roladores) (Halffter & Edmonds, 1982).

2.4 Amostragem de variáveis ambientais

Para avaliar como os gradientes ambientais influenciam as assembleias de besouros rola-bostas em campinaranas, foram quantificados três grupos de variáveis ambientais: (i)

estrutura da vegetação (altura do dossel, densidade do sub-bosque e abertura do dossel), (ii) condições topo-hidrológicas (profundidade do lençol freático) e (iii) textura do solo (areia).

A estrutura da vegetação foi coletada no ano de 2024, caracterizada utilizando dados obtidos por meio de um sistema LiDAR Terrestre Portátil (Portable Terrestrial LiDAR – PTL) (Parker et al., 2004), uma tecnologia baseada em laser amplamente empregada em avaliações da estrutura florestal (Giongo et al., 2010). Os levantamentos com LiDAR foram realizados ao longo de toda a extensão de cada parcela por meio do deslocamento contínuo do equipamento. As medições foram registradas a cada 10 m, resultando em 25 segmentos amostrais por parcela. A partir dos dados LiDAR foram extraídas três métricas da vegetação: `lid_h_max_0_995`, correspondente ao quantil 0,995 da distribuição da altura das árvores e utilizada como indicador da altura do dossel; `lid_lai_0_15`, representando a densidade do sub-bosque; e `lid_p_skyshots`, definida como a proporção de pulsos de laser que atingem o céu, utilizada como medida da abertura do dossel. Tanto a aquisição dos dados quanto a extração das métricas seguiram os procedimentos descritos por Torralvo et al. (2019).

As condições topo-hidrológicas foram representadas pela métrica HAND (Height Above the Nearest Drainage), derivada de um Modelo Digital de Elevação normalizado pela altura relativa em relação à drenagem mais próxima. O HAND foi utilizado como um indicador indireto da profundidade do lençol freático e do potencial local de drenagem, por apresentar forte associação tanto com a profundidade do lençol freático quanto com a elevação do terreno (Rennó et al., 2008; Nobre et al., 2011). A camada raster utilizada possuía resolução espacial de 30 m e foi obtida a partir do banco de dados global HAND. Os valores foram extraídos para cada parcela amostral utilizando o software R, versão 4.5.0 (R Core Team, 2025).

A textura do solo foi determinada seguindo o protocolo padronizado proposto por Rodrigues et al. (2025b). Seis amostras de solo foram coletadas em intervalos de 50 m ao longo de cada parcela (0, 50, 100, 150, 200 e 250 m), utilizando um trado holandês. As amostras foram coletadas em 2025 em três profundidades (0–10 cm, 10–20 cm e 20–40 cm) e posteriormente reunidas para formar uma amostra composta por profundidade em cada parcela. Dessa forma, foram obtidas três amostras compostas de solo por parcela. Todas as amostras foram enviadas à Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Unidade de Sinop, Mato Grosso, para análise granulométrica. A textura do solo foi expressa como teor de areia (%) para cada uma das três profundidades avaliadas.

3. ANÁLISES DE DADOS

Os limiares ecológicos das assembleias de besouros rola-bostas das campinaranas foram avaliados por meio da Análise de Táxons Indicadores de Limiares (Threshold Indicator Taxa Analysis – TITAN), implementada utilizando o pacote TITAN2 no software R (Baker & King, 2010; Baker et al., 2015, 2019). As parcelas foram utilizadas como unidades amostrais, e a matriz de resposta foi composta pelas abundâncias de espécies e morfoespécies registradas em cada parcela. O TITAN incorpora simultaneamente informações de frequência de ocorrência e abundância relativa, permitindo detectar respostas específicas de cada táxon e da comunidade ao longo de gradientes ambientais. As análises foram realizadas separadamente para cada gradiente ambiental contínuo selecionado após a avaliação da colinearidade entre as variáveis ambientais, incluindo as condições topo-hidrológicas, a textura do solo e a estrutura da vegetação. A seleção das variáveis foi precedida por uma triagem independente baseada no Fator de Inflação da Variância (Variance Inflation Factor – VIF), sendo excluídas das análises subsequentes as variáveis com valores de VIF superiores a 10 (Marquardt, 1970). Para reduzir a instabilidade causada por táxons extremamente raros em conjuntos de dados ecológicos esparsos, foram excluídos, antes das análises, os táxons registrados em menos de 5% das parcelas amostradas, conforme recomendado para aplicações do TITAN em comunidades ecológicas (Arscott et al., 2006; Baker & King, 2010; Baker et al., 2015, 2019).

Para comparar as respostas ecológicas entre a assembleia como um todo e as diferentes guildas funcionais, as análises TITAN foram realizadas para a assembleia completa de besouros rola-bostas e, separadamente, para as guildas de paracoprídeos, endocoprídeos e telecoprídeos. O método identifica pontos de mudança específicos (Change Points – CPs) para cada espécie ao longo das sucessivas partições de um gradiente ambiental, utilizando os valores do Índice Indicador (Indicator Value – IndVal), que combinam informações de ocorrência e abundância relativa das espécies. Para cada táxon, o ponto de mudança foi definido como o valor do gradiente que maximizou sua associação com um dos lados da partição. Os valores do IndVal foram padronizados em escores-z por meio de procedimentos de permutação, permitindo comparações entre táxons com diferentes frequências de ocorrência e abundâncias (Baker & King, 2010). As respostas foram classificadas como z^- quando associadas à redução da ocorrência ou abundância ao longo do gradiente e como z^+ quando associadas ao aumento dessas variáveis. Os limiares ecológicos da comunidade foram inferidos a partir das somas cumulativas das respostas negativas e positivas, representadas por $\text{sum}(z^-)$ e $\text{sum}(z^+)$, respectivamente. Os picos dessas curvas cumulativas indicam pontos de reorganização da assembleia, associados ao declínio ou aumento simultâneo de múltiplos táxons ao longo do

gradiente ambiental (Baker & King, 2010; King & Baker, 2014). Filtros específicos foram aplicados para avaliar separadamente a assembleia completa, as guildas funcionais e as espécies indicadoras. Os táxons foram selecionados com base tanto na significância estatística dos valores de IndVal (teste de permutação, $p < 0,05$) quanto em critérios de qualidade diagnóstica. A incerteza e a robustez dos limiares ecológicos foram estimadas por meio de reamostragem bootstrap com reposição ($nboot = 500$), adotando-se valores mínimos de 0,90 para os critérios de confiabilidade (rel.cut) e pureza (pur.cut). Além disso, foram calculados os intervalos percentílicos de 0,05 a 0,95 para todos os pontos de mudança identificados (Baker & King, 2010, 2019). Todas as análises estatísticas foram realizadas no software R, versão 4.5.0 (R Core Team, 2025).

4. RESULTADOS

4.1 Comunidades de besouros rola-bosta e gradientes ambientais

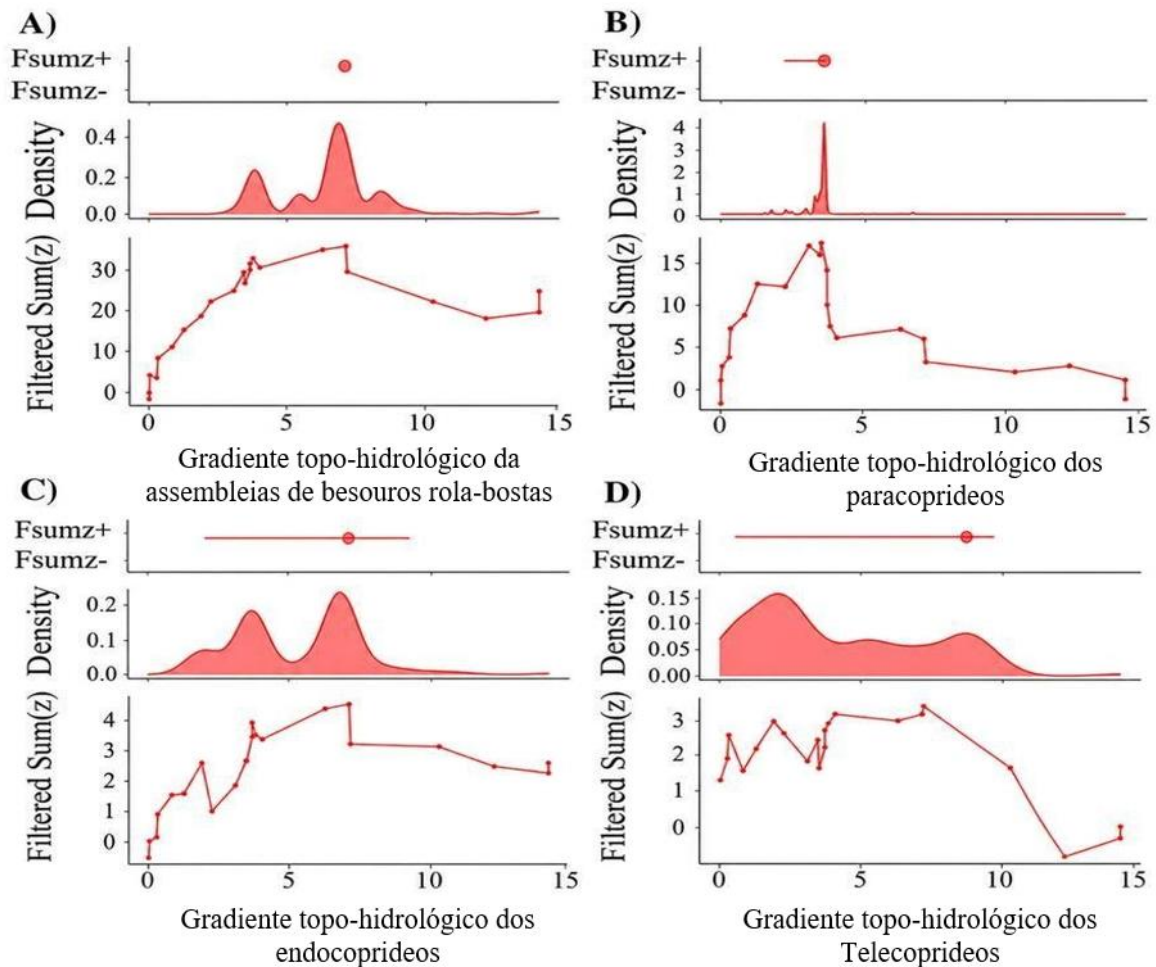
Foi coletado um total de 3.345 besouros rola-bostas (*Scarabaeidae: Scarabaeinae*) nas 32 parcelas amostrais, compreendendo 54 espécies ou morfoespécies, porém somente 26 dos táxons foram registrados em mais de 5% das parcelas amostradas. Os paracoprídeos constituíram a guilda funcional com maior riqueza de espécies, representando 50,0% das espécies registradas ($n = 13$), seguidos pelos telecoprídeos (26,9%; $n = 7$) e pelos endocoprídeos (23,1%; $n = 6$). Cinco táxons concentraram a maior parte da abundância total: *Eurysternus caribaeus* (869 indivíduos), *Sylvicanthon* sp. 1 (490), *Dichotomius lucasi* (410), *Canthidium* sp. 2 (265) e *Onthophagus* sp. 1 (198) (Material Suplementar, Tabela S1).

As variáveis ambientais apresentaram ampla variação estrutural e edáfica entre as parcelas amostrais. A abertura do dossel variou de 1,0 a 29,4%, a altura do dossel de 14,3 a 37,2 m e a densidade do sub-bosque de 0,5 a 4,1. O gradiente topo-hidrológico variou de 0,0 a 25,8 m, refletindo uma acentuada variação nas condições locais de drenagem entre as parcelas. O teor de areia do solo variou de 627,5 a 923,5 g kg⁻¹ na camada de 0–10 cm, de 651,0 a 906,0 g kg⁻¹ na camada de 10–20 cm e de 659,5 a 894,0 g kg⁻¹ na camada de 20–40 cm (Material Suplementar, Tabela S2).

4.2 Limiares ecológicos ao longo de gradientes ambientais

As comunidades de besouros rola-bosta exibiram respostas de limiar claras ao longo do gradiente topohidrológico. No nível da comunidade, o TITAN identificou um limiar ecológico positivo em um ponto de mudança (CP) de 7,12 m (soma[z+]; quantis de 0,05–0,95: 3,85–14,33). Nove espécies indicadoras contribuíram para essa resposta: *Ateuchus* sp. 2, *Ateuchus*

sp. 5, *Ontherus* sp. 1, *Ontherus* sp. 2, *Onthophagus* sp. 1, *Oxysternon festivum*, *Uroxys* sp. 2, *Sylvicanthon* sp. 1 e *Dichotomius lucasi*. Entre os grupos funcionais, os paracoprídeos exibiram um limiar em CP = 3,59 m (fsum[z+]; quantis de 0,05–0,95: 2,25–3,64), impulsionado por *Ontherus* sp. 2, *Onthophagus* sp. 1 e *Oxysternon festivum*. Os endocoprídeos apresentaram um limiar em CP = 7,12 m (fsum[z+]; quantis 0,05–0,95: 2,07–9,23), com *Uroxys* sp. 2 identificado como a única espécie indicadora. Os telecoprídeos exibiram um limiar em CP = 8,71 m (fsum[z+]; quantis 0,05–0,95: 0,55–9,67), impulsionado exclusivamente por *Sylvicanthon* sp.



1 (Fig. 2).

Figura 2. Respostas das assembleias de besouros rola-bostas e de suas guildas funcionais ao gradiente topo-hidrológico em campinaranas da Amazônia Central, com base na Análise de Táxons Indicadores de Limiares (Threshold Indicator Taxa Analysis – TITAN). (A) Assembleia de besouros rola-bostas; (B) paracoprídeos; (C) endocoprídeos; e (D) telecoprídeos. As áreas sombreadas representam a densidade dos pontos de mudança (change points) ao longo do gradiente ambiental, enquanto a curva inferior representa a soma cumulativa das respostas padronizadas das espécies [Sum(z)]. Os símbolos superiores e seus respectivos intervalos indicam os limiares ecológicos detectados e seus intervalos de confiança. Os escores-z em vermelho indicam respostas positivas significativas associadas à

reorganização da comunidade, enquanto os escores-z em azul indicam reduções significativas na frequência das espécies ao longo do gradiente ambiental.

O teor de areia do solo também gerou respostas de limiar ecológico. Na camada superficial (0–10 cm), a resposta da assembleia foi representada por uma única espécie indicadora, *Onthophagus* sp. 1, que apresentou um limiar negativo em $CP = 874,5 \text{ g kg}^{-1}$ ($fsum[z-]$; quantis de 0,05–0,95: 850–886). Na camada mais profunda do solo (20–40 cm), *Ontherus* sp. 1 foi a única espécie indicadora, apresentando um limiar negativo em $CP = 820,5 \text{ g kg}^{-1}$ (quantis de 0,05–0,95: 812,2–837,5). Não foram detectadas espécies indicadoras para a assembleia na camada intermediária (10–20 cm).

Entre as guildas funcionais, os paracoprídeos apresentaram respostas de limiar tanto na camada superficial (0–10 cm) quanto na camada intermediária (10–20 cm) do solo. Na camada superficial, *Dichotomius* sp. 14, *Oxysternon festivum* e *Onthophagus* sp. 1 estiveram associadas a um limiar negativo em $CP = 857 \text{ g kg}^{-1}$ ($sum[z-]$; quantis de 0,05–0,95: 747–875,5). Na camada intermediária, *Dichotomius* sp. 14 foi a única espécie indicadora, apresentando um limiar em $CP = 747 \text{ g kg}^{-1}$ (quantis de 0,05–0,95: 746,5–862,15). Não foram identificadas espécies indicadoras para os paracoprídeos na camada mais profunda do solo.

Os endocoprídeos responderam apenas ao teor de areia da camada superficial, com *Eurysternus cayanensis* apresentando um limiar positivo em $CP = 873,5 \text{ g kg}^{-1}$ ($fsum[z+]$; quantis de 0,05–0,95: 821,5–879). Nenhum limiar ecológico detectável foi identificado para os telecoprídeos em qualquer uma das profundidades do solo avaliadas (Fig. 3).

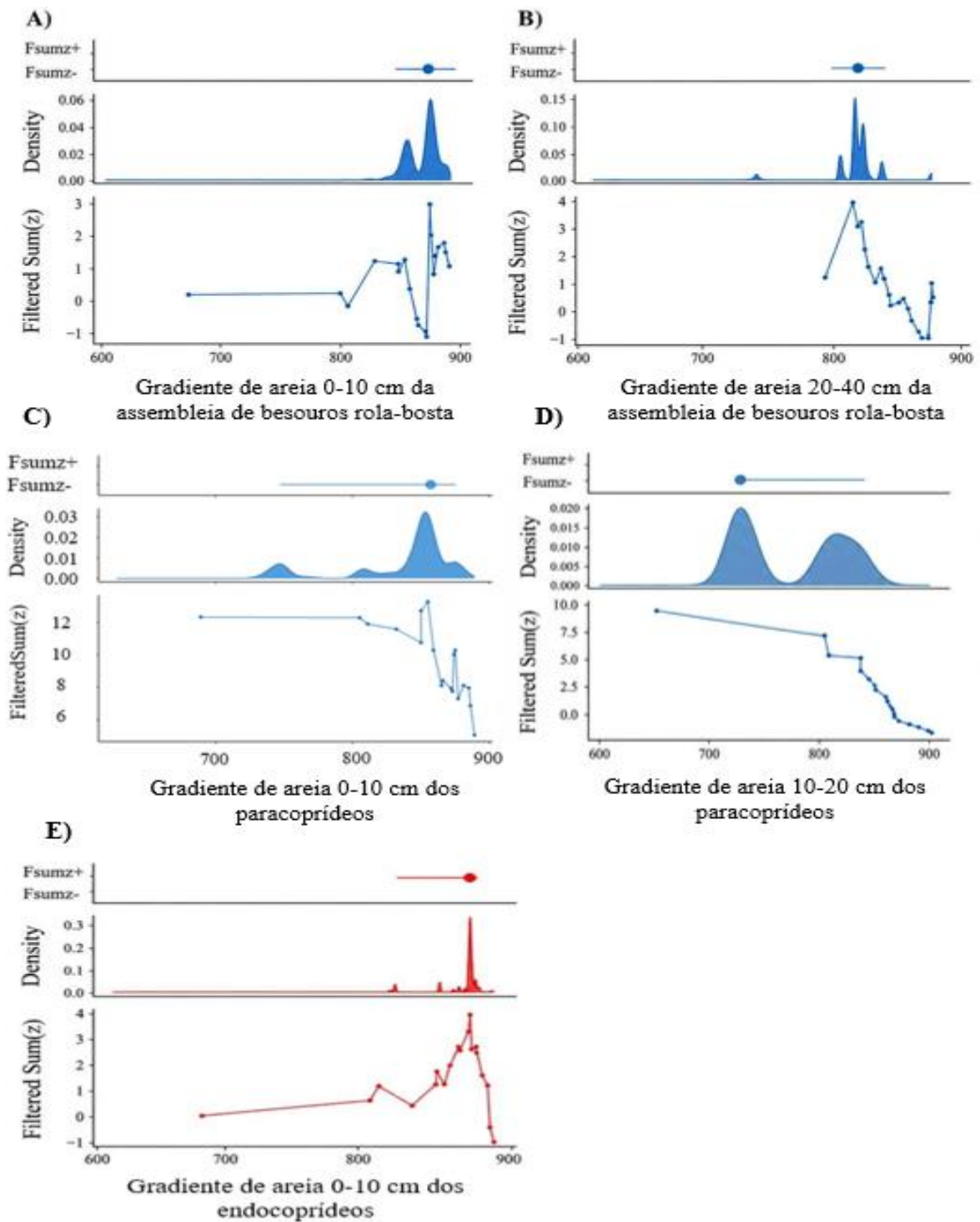


Figura 3. Resposta das assembleias de besouros rola-bostas e das guildas funcionais ao gradiente de teor de areia em campinaranas da Amazônia Central, obtidas por meio da Threshold Indicator Taxa Analysis (TITAN). (A) Assembleia de besouros rola-bostas – teor de areia na camada de 0–10 cm; (B) Assembleia de besouros rola-bostas – teor de areia na camada de 20–40 cm; (C) Paracoprídeos – teor de areia na camada de 0–10 cm; (D) Paracoprídeos – teor de areia na camada 10–20 cm; (E) Endocoprídeos – teor de areia na camada de 0–10 cm. A área sombreada representa a densidade dos pontos de mudança (change points) ao longo do gradiente ambiental, enquanto a curva inferior

representa a soma cumulativa das respostas padronizadas das espécies [Sum(z)]. Os símbolos superiores e seus respectivos intervalos indicam os limiares ecológicos detectados e seus intervalos de confiança. Os escores-z em vermelho representam respostas positivas significativas, indicando reorganização da comunidade ao longo do gradiente ambiental, enquanto os escores-z em azul representam respostas negativas significativas, indicando redução na frequência das espécies ao longo do gradiente.

A estrutura da vegetação gerou respostas de limiar associadas à altura do dossel e à densidade do sub-bosque, enquanto nenhum táxon indicador foi detectado para a abertura do dossel. Ao longo do gradiente de altura do dossel, *Canthidium* sp. 2 exibiu um limiar negativo em CP = 24,47 m (soma[z-]; quantis 0,05–0,95: 21,4–28,57), enquanto cinco espécies (*Ateuchus* sp. 2, *Deltochilum submetallicum*, *Ontherus* sp. 1, *Onthophagus* sp. 1 e *Uroxys* sp. 2) contribuíram para um limiar positivo em CP = 27,7 m (soma[z+]; quantis 0,05–0,95: 26,13–31,9). Entre os grupos funcionais, os paracoprídeos exibiram um limiar em CP = 26,6 m, impulsionado por *Onthophagus* sp. 1 e *Oxysternon festivum*, enquanto os telecópridos exibiram um limiar em CP = 29,8 m, impulsionado por *Deltochilum submetallicum* e *Sylvicanthon* sp. 1. Nenhuma espécie indicadora foi detectada para endocópridos.

A densidade do sub-bosque também gerou respostas positivas e negativas. Um limiar negativo em nível de assembleia ocorreu em CP = 1,64 (soma[z-]; quantis 0,05–0,95: 1,53–2,52), enquanto um limiar positivo ocorreu em CP = 2,35 (soma[z+]; quantis 0,05–0,95: 2,13–3,12). Respostas positivas foram associadas a *Ateuchus* sp. 2, *Deltochilum submetallicum*, *Ontherus* sp. 2, *Onthophagus* sp. 1 e *Oxysternon festivum*, enquanto *Canthidium* sp. 2 foi associado à resposta positiva em valores mais altos de densidade do sub-bosque.

Dentro dos paracoprídeos, *Ontherus* sp. 2, *Onthophagus* sp. 1 e *Oxysternon festivum* exibiram um limiar em CP = 2,19 (quantis de 0,05 a 0,95: 1,64 a 2,84). Entre os telecópridos, *Deltochilum submetallicum* foi a única espécie indicadora, exibindo um limiar em CP = 2,25 (quantis de 0,05 a 0,95: 1,53 a 2,76). Nenhum limiar significativo foi detectado para os endocoprídeos (Fig. 4).

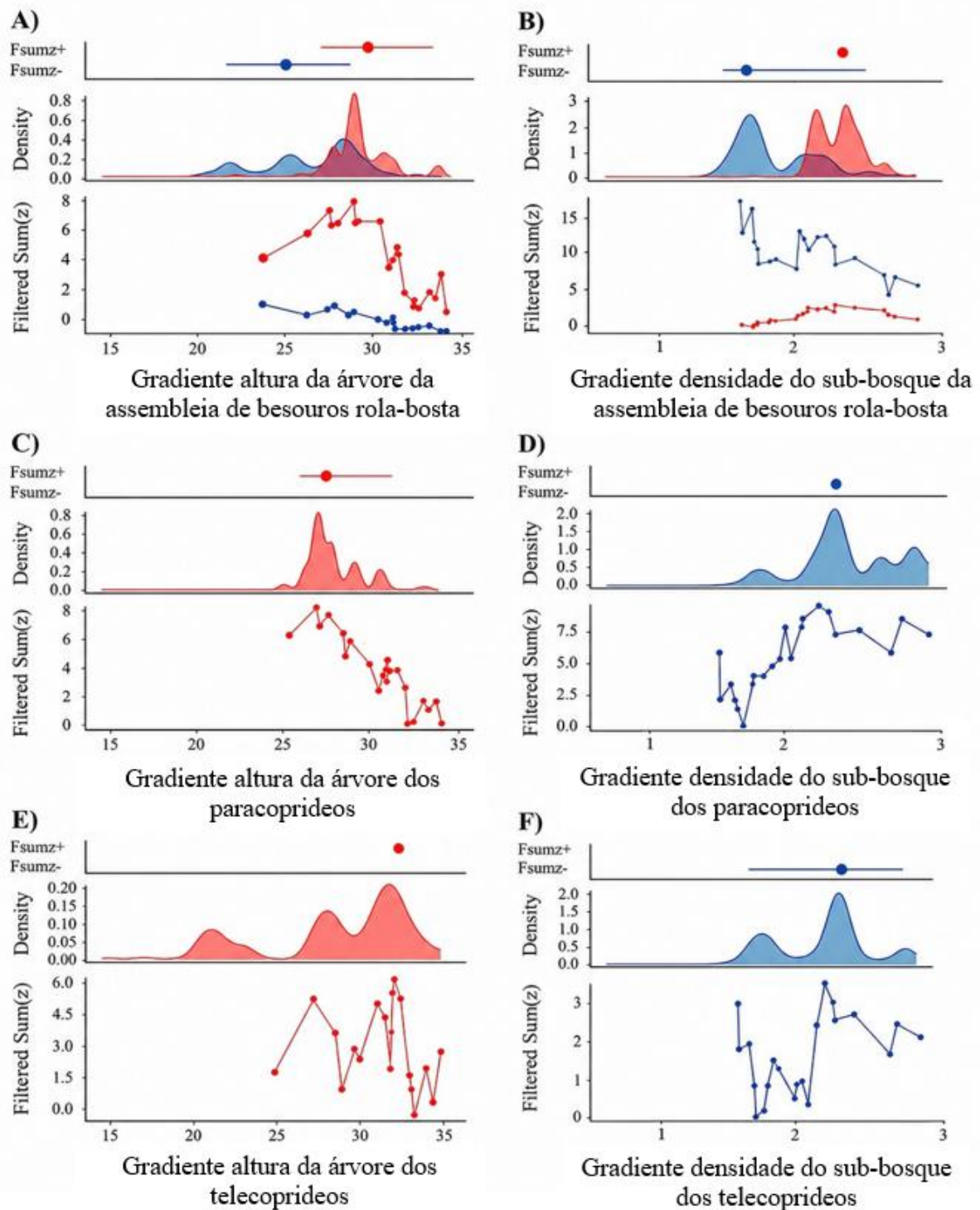


Figura 4. Resposta das assembleias de besouros rola-bostas e das guildas funcionais aos gradientes de altura do dossel e densidade do sub-bosque em campinaranas da Amazônia Central, obtidas por meio da Threshold Indicator Taxa Analysis (TITAN). (A) Resposta da assembleia de besouros rola-bostas à altura do dossel; (B) resposta da assembleia à densidade do sub-bosque; (C) resposta dos paracoprídeos à altura do dossel; (D) resposta dos paracoprídeos à densidade do sub-bosque; (E) resposta dos telecoprídeos à altura do dossel; e (F) resposta dos telecoprídeos à densidade do sub-bosque. A área

sombreada representa a densidade dos pontos de mudança (*change points*) ao longo do gradiente ambiental, enquanto a curva inferior representa a soma cumulativa das respostas padronizadas das espécies [Sum(z)]. Os símbolos superiores e seus respectivos intervalos indicam os limiares ecológicos detectados e seus respectivos intervalos de confiança. Os escores-z em vermelho representam respostas positivas significativas, indicando reorganização da comunidade ao longo do gradiente ambiental, enquanto os escores-z em azul representam respostas negativas significativas, indicando redução na frequência das espécies ao longo do gradiente.

5. DISCUSSÃO

5.1 O gradiente topo-hidrológico direciona a reorganização das assembleias de besouros rola-bostas

Nossos resultados demonstram que as condições topo-hidrológicas constituem o principal fator responsável pela reorganização das assembleias de besouros rola-bostas nas campinaranas amazônicas. O limiar ecológico identificado para a comunidade em aproximadamente 7,12 m ao longo do gradiente HAND, juntamente com o elevado número de espécies indicadoras associadas às posições intermediárias desse gradiente, indica que as assembleias de besouros rola-bostas respondem de forma não linear às variações nas condições locais de drenagem e à influência do lençol freático. Além disso, a detecção de limiares semelhantes para endocoprídeos e telecoprídeos, bem como de um limiar inferior para os paracoprídeos, sugere que as condições topo-hidrológicas atuam como um filtro ambiental abrangente, influenciando tanto a composição da comunidade quanto a estrutura das guildas funcionais.

A importância desse gradiente é consistente com as características ecológicas das campinaranas, onde a dinâmica do lençol freático exerce forte influência sobre a umidade do solo, a drenagem e a estrutura da vegetação (Anderson, 1981; Junk et al., 2011; Schietti et al., 2014). Como a métrica HAND está associada tanto à profundidade do lençol freático quanto ao potencial local de drenagem (Rennó et al., 2008; Nobre et al., 2011), o limiar identificado neste estudo provavelmente representa uma zona de transição entre ambientes mal drenados, sujeitos à saturação prolongada do solo, e ambientes melhor drenados, com lençol freático mais profundo. Essas transições podem promover mudanças substanciais nas condições do habitat, afetando diretamente a ocorrência e a abundância dos besouros rola-bostas.

A concentração de espécies indicadoras em posições intermediárias do gradiente sugere que esses ambientes oferecem um equilíbrio entre disponibilidade de água e aeração do solo, favorecendo um maior número de táxons. Sabe-se que a umidade do solo influencia diversos aspectos da ecologia dos besouros rola-bostas, incluindo a atividade dos adultos, o

comportamento de nidificação e o desenvolvimento larval (Halffter & Edmonds, 1982; Hanski & Cambefort, 1991; Nichols et al., 2008). Solos excessivamente úmidos podem apresentar menor disponibilidade de oxigênio, comprometendo potencialmente a sobrevivência das larvas e a atividade dos adultos (Hoback & Stanley, 2001), enquanto solos excessivamente drenados tendem a apresentar menor retenção de umidade e menor estabilidade do substrato. Em condições intermediárias, essas limitações tornam-se menos intensas, permitindo que um maior número de espécies se estabeleça e persista.

As condições topo-hidrológicas também podem influenciar os besouros rola-bostas de forma indireta, por meio de seus efeitos sobre a persistência dos recursos alimentares. A umidade do solo regula a atividade microbiana e os processos de decomposição (Schimel et al., 2007), fatores que afetam a disponibilidade e a qualidade dos recursos orgânicos utilizados por esses insetos. Consequentemente, ambientes caracterizados por condições equilibradas de drenagem e umidade tendem a sustentar níveis mais elevados de atividade biológica e maior disponibilidade de recursos do que áreas localizadas nos extremos do gradiente (Nichols et al., 2008; Griffiths et al., 2016).

As respostas não lineares detectadas pelo TITAN indicam que as mudanças nas condições topo-hidrológicas estão associadas principalmente à substituição de espécies, e não apenas a aumentos ou reduções graduais de abundância. Diversas espécies indicadoras estiveram associadas a ambientes intermediários e bem drenados, evidenciando diferenças na tolerância ecológica e no grau de especialização ao longo do gradiente. Esse padrão reforça a hipótese de que o filtro ambiental promove a reorganização das assembleias, à medida que espécies menos tolerantes às condições locais são progressivamente substituídas por táxons mais adaptados ao regime hidrológico predominante. Mecanismos semelhantes já foram propostos para explicar os padrões de biodiversidade ao longo de gradientes ambientais na Amazônia (Schiatti et al., 2014), destacando a importância dos processos relacionados ao lençol freático na estruturação das comunidades ecológicas.

5.2 Filtros ambientais e respostas das guildas funcionais

Embora as condições topo-hidrológicas tenham se destacado como o principal fator responsável pela reorganização das assembleias de besouros rola-bostas, a textura do solo e a estrutura da vegetação também contribuíram para moldar a distribuição das espécies e as respostas das guildas funcionais. Em conjunto, essas variáveis atuam como filtros ambientais complementares, influenciando a adequação do habitat, o uso dos recursos e a persistência das espécies nas paisagens de campinarana.

As respostas observadas ao longo dos gradientes de teor de areia do solo indicam que condições de solos extremamente arenosos podem impor restrições a parte da assembleia de besouros rola-bostas. Em nível de comunidade, as espécies indicadoras apresentaram redução na frequência em elevados teores de areia, principalmente nas camadas superficial e profunda do solo. Esses padrões sugerem que solos excessivamente arenosos reduzem a estabilidade do substrato e a retenção de umidade, comprometendo as condições necessárias para a construção dos ninhos e o desenvolvimento larval (Nichols et al., 2008; Correa et al., 2025). Em contrapartida, solos excessivamente saturados podem apresentar limitação de oxigênio, afetando negativamente a sobrevivência de ovos e larvas, bem como a atividade dos adultos (Hoback & Stanley, 2001). Em conjunto, esses resultados sustentam a existência de uma faixa ótima de condições edáficas, na qual permeabilidade, retenção de umidade e estabilidade estrutural encontram-se equilibradas, favorecendo tanto a atividade de nidificação quanto o sucesso reprodutivo. Relações semelhantes entre as características do solo e o desempenho dos besouros rola-bostas já foram descritas em estudos anteriores, reforçando a importância das condições edáficas para o comportamento de enterramento e o desenvolvimento larval (Nichols et al., 2008; Correa et al., 2025).

A estrutura da vegetação também influenciou a composição das assembleias, especialmente por meio da altura do dossel e da densidade do sub-bosque. As respostas positivas de diversas espécies indicadoras em áreas com dossel mais alto sugerem que esses ambientes oferecem condições microclimáticas mais estáveis, incluindo menor incidência de radiação solar, menor variação térmica e maior retenção de umidade próxima ao solo (Chazdon & Pearcy, 1991; Hardwick et al., 2015). Essas condições influenciam diretamente a atividade dos besouros rola-bostas, seu comportamento de forrageamento, o sucesso da nidificação e o desenvolvimento das larvas (Halffter & Edmonds, 1982; Nichols et al., 2008). A reorganização das assembleias em direção a áreas com vegetação mais alta indica que a estabilidade microclimática constitui um importante fator para a ocorrência de diversos táxons de besouros rola-bostas nas camparanas.

Um padrão oposto foi observado em relação à densidade do sub-bosque. A maioria das espécies indicadoras esteve associada a sub-bosques menos densos, sugerindo que a estrutura da vegetação influencia o deslocamento sobre o solo da floresta, a detecção de recursos e o acesso aos locais de nidificação. Um sub-bosque mais aberto pode facilitar a locomoção durante a busca por recursos, ao mesmo tempo em que modifica as condições microclimáticas locais. Em contraste, *Canthidium* sp. 2 esteve associado a ambientes com vegetação mais densa,

indicando que algumas espécies podem se beneficiar de locais com maior retenção de umidade, menor incidência direta de radiação solar e maior disponibilidade de micro-habitats específicos.

A estrutura da vegetação também pode influenciar os besouros rola-bostas de forma indireta, por meio de seus efeitos sobre as comunidades de vertebrados, especialmente mamíferos frugívoros e herbívoros, que constituem as principais fontes de esterco utilizadas pelos Scarabaeinae. Estudos anteriores demonstraram que diferenças na estrutura da vegetação afetam o uso do habitat pelos vertebrados e, conseqüentemente, alteram a disponibilidade de recursos para os besouros rola-bostas, influenciando sua abundância, composição de espécies e estrutura de tamanho corporal (Bogoni et al., 2016; De Castro-Arrazola et al., 2023). Assim, as respostas observadas ao longo dos gradientes de vegetação provavelmente refletem tanto efeitos diretos, relacionados às condições microclimáticas, quanto efeitos indiretos, mediados por alterações na disponibilidade de recursos.

As respostas contrastantes observadas entre as guildas funcionais reforçam a importância do filtro ambiental na estruturação dessas comunidades. Os paracoprídeos responderam a um conjunto mais amplo de gradientes ambientais, incluindo as condições topo-hidrológicas, a textura do solo, a altura do dossel e a densidade do sub-bosque. Esse padrão é compatível com sua estratégia de nidificação, que depende diretamente da escavação de galerias e do enterramento do recurso alimentar no solo (Halffter & Edmonds, 1982; Sowig, 1995; Salomão et al., 2022). Dessa forma, alterações nas propriedades físicas do solo, nas condições de umidade e na estrutura da vegetação tendem a afetar diretamente a alocação dos recursos e o sucesso reprodutivo dessas espécies.

Os endocoprídeos responderam principalmente às condições topo-hidrológicas e ao teor de areia da camada superficial do solo. Como essas espécies completam seu ciclo de vida no interior ou imediatamente abaixo do recurso alimentar, sem depender de escavação intensa ou transporte do recurso, suas respostas parecem estar mais fortemente associadas às condições locais do substrato e da umidade do que propriamente à estrutura da vegetação (Halffter & Edmonds, 1982).

Por sua vez, os telecoprídeos responderam principalmente à altura do dossel e à densidade do sub-bosque. Como essas espécies transportam bolas de esterco sobre o solo antes do enterramento, a estrutura da vegetação pode afetar diretamente a eficiência de deslocamento, o manejo do recurso e a exposição ao estresse microclimático (Halffter & Edmonds, 1982; Hanski & Cambefort, 1991). A associação dos telecoprídeos a florestas com dossel mais alto e sub-bosques menos restritivos sugere que a arquitetura da vegetação desempenha papel importante na determinação da adequação do habitat para essa guilda funcional.

5.3 Limiares ecológicos e implicações para a conservação

Uma das principais contribuições deste estudo foi a identificação de limiares ecológicos associados aos gradientes ambientais naturais das campinaranas amazônicas. Em vez de apresentarem respostas graduais, as assembleias de besouros rola-bostas exibiram pontos distintos de reorganização ao longo dos gradientes topo-hidrológicos, edáficos e da vegetação, indicando que pequenas mudanças nas condições ambientais podem estar associadas a alterações desproporcionais na ocorrência e abundância das espécies. Esse padrão evidencia a importância de abordagens baseadas em limiares ecológicos para compreender como a heterogeneidade ambiental estrutura a biodiversidade em ecossistemas tropicais (King & Baker, 2014).

As espécies indicadoras identificadas ao longo dos diferentes gradientes sugerem que esses limiares refletem principalmente processos de substituição de espécies, em vez de simples aumentos ou reduções na abundância total da comunidade. Diversos táxons estiveram associados a condições intermediárias e bem drenadas, enquanto outros responderam positivamente a ambientes com vegetação mais densa ou a condições específicas do solo. Essas respostas evidenciam diferenças no grau de especialização ecológica e na tolerância ambiental entre as espécies, reforçando o papel do filtro ambiental na estruturação das assembleias de besouros rola-bostas nas paisagens de campinarana. À medida que as condições ambientais se modificam ao longo desses gradientes, espécies menos tolerantes tendem a ser progressivamente substituídas por táxons mais adaptados às características predominantes do habitat.

A ausência de respostas consistentes à abertura do dossel, aliada aos efeitos mais pronunciados das condições topo-hidrológicas, da textura do solo, da altura do dossel e da densidade do sub-bosque, sugere que nem todas as variáveis ambientais contribuem igualmente para a reorganização das comunidades. Em vez disso, as assembleias de besouros rola-bostas parecem responder principalmente aos fatores ambientais que afetam diretamente as condições do solo, o microclima, a persistência dos recursos e o deslocamento sobre o piso da floresta. A estrutura da vegetação pode influenciar o deslocamento, o uso do habitat, a detecção de recursos e o comportamento dos besouros rola-bostas, contribuindo adicionalmente para a reorganização das comunidades ao longo dos gradientes ambientais (Nichols et al., 2007; Gardner et al., 2008; Castro-Arrazola et al., 2023).

A forte influência das condições topo-hidrológicas é particularmente relevante nas campinaranas, uma vez que esses ecossistemas estão intimamente associados à dinâmica do lençol freático. O limiar identificado neste estudo provavelmente representa uma zona de transição entre ambientes sujeitos à saturação sazonal do solo e habitats mais bem drenados, reforçando a importância dos processos hidrológicos na estruturação das comunidades biológicas (Schiatti et al., 2014). Como as campinaranas dependem fortemente da dinâmica do lençol freático, alterações nos regimes de precipitação, nos processos hidrológicos ou em distúrbios locais podem modificar a posição desses limiares ecológicos e alterar as condições ambientais que atualmente sustentam as espécies indicadoras.

Sob a perspectiva da conservação, a combinação entre limiares ecológicos e espécies indicadoras representa uma ferramenta promissora para o monitoramento da biodiversidade em ecossistemas amazônicos de areia branca. Os besouros rola-bostas respondem rapidamente às variações ambientais, desempenham importantes funções ecossistêmicas e apresentam respostas bem definidas às mudanças nas condições hidrológicas e na estrutura da vegetação. Dessa forma, alterações na ocorrência das espécies indicadoras podem fornecer sinais precoces de mudanças ambientais associadas às mudanças climáticas ou a distúrbios antrópicos, antes mesmo que alterações mais evidentes na estrutura do ecossistema se tornem perceptíveis. Assim, a identificação das condições ambientais associadas à reorganização das comunidades contribui não apenas para a compreensão dos processos ecológicos que estruturam a biodiversidade das campinaranas, mas também para aprimorar a capacidade de monitorar e conservar esses ecossistemas altamente especializados e ambientalmente sensíveis.

6. CONCLUSÃO

Nosso estudo demonstra que as assembleias de besouros rola-bostas em campinaranas amazônicas são estruturadas por múltiplos gradientes ambientais, sendo as condições topo-hidrológicas o principal fator responsável pela reorganização da comunidade. Os limiares ecológicos identificados ao longo dos gradientes relacionados ao lençol freático, às condições edáficas e à estrutura da vegetação indicam que essas assembleias respondem de forma não linear às variações ambientais, resultando na substituição de espécies e em respostas distintas entre as guildas funcionais. Esses resultados reforçam a importância do filtro ambiental na estruturação dos padrões de biodiversidade em ecossistemas amazônicos de areia branca.

Ao identificar espécies indicadoras e respostas de limiar ecológico, nossos resultados fornecem uma base para compreender como a heterogeneidade ambiental influencia a estrutura das comunidades em campinaranas. Como esses ecossistemas estão fortemente associados à

dinâmica do lençol freático e apresentam elevada sensibilidade às mudanças ambientais, os besouros rola-bostas constituem um grupo promissor para o monitoramento de alterações nas condições hidrológicas e na estrutura da vegetação. A aplicação de abordagens baseadas em limiares ecológicos pode aprimorar a detecção de mudanças ambientais, contribuindo para a conservação e o monitoramento de longo prazo dos ecossistemas amazônicos de areia branca frente às crescentes pressões decorrentes das mudanças climáticas e das atividades antrópicas.

7. REFERÊNCIAS

- Adeney, J.M., Christensen, N.L., Vicentini, A., Cohn-Haft, M., (2016). White-sand ecosystems in Amazonia. *Biotropica* 48, 7–23. <https://doi.org/10.1111/btp.12293>
- Anderson, A.B., (1981). White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* 13, 199–210. <https://doi.org/10.2307/2388125>
- Arscott, D.B., Downs, W.C., Hauer, F.R., (2006). Aquatic habitat structure and the distribution of macroinvertebrates in streams. *Freshwater Biology* 51, 231–246. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01481.x>
- Bogoni, J. A., Graipel, M.E., de Castilho, P.V. *et al.* (2016). Contributions of the mammal community, habitat structure, and spatial distance to dung beetle community structure. *Biodivers Conserv* 25, 1661–1675. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1147-1>
- Braga, R.F., Korasaki, V., Andresen, E., Louzada, J., (2013). Dung beetle community and functions along a habitat-disturbance gradient in the Amazon: a rapid assessment of ecological functions associated with biodiversity. *PLoS ONE* 8, e57786. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057786>
- Baker, M.E., King, R.S., (2010). A new method for detecting ecological thresholds using change-point analysis. *Ecology* 91, 3566–3576. <https://doi.org/10.1890/09-0798.1>
- Baker, M.E., King, R.S., Whigham, D.F., (2015). Multiple environmental stressors and the structure of biological communities. *Ecological Applications* 25, 1419–1432. <https://doi.org/10.1890/14-1801.1>
- INMET – Brazilian National Institute of Meteorology. (2023). Meteorological data and climate normals. Available at: <https://portal.inmet.gov.br/> (accessed on 05 December 2025).
- Baker, M.E., King, R.S., Kahle, D., (2019). TITAN2: Threshold Indicator Taxa Analysis. R package version. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3568877>
- Correa, C.M., Louzada, J.N.C., Braga, R.F., Fernandes, G.W., (2016). Dung beetle responses to land-use intensification. *Environmental Entomology* 45, 101–110. <https://doi.org/10.1093/ee/nvv154>
- Correa, C.M.D.A., Salomão, R.P., Puker, A., Vaz-de-Mello, F.Z., Abot, A.R., (2025). Effects of soil physical properties on dung beetle assemblages in pasture landscapes of the Brazilian Cerrado. *Agricultural and Forest Entomology*, 1–13.

- Chazdon, R.L., Pearcy, R.W., (1991). The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience* 41, 760–766.
- De Castro-Arazola, I., Andrew, N.R., Berg, M.P., et al., (2023). A trait-based framework for dung beetle functional ecology. *Journal of Animal Ecology* 92, 1–15. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13829>
- Edmonds, W.D., Zídek, J., (2010). Revision of the genus *Phanaeus*. Pensoft, Gainesville.
- Fine, P.V.A., Baraloto, C., (2016). Habitat endemism in white-sand forests: Insights into the mechanisms of lineage diversification and community assembly of the Neotropical flora. *Biotropica* 48, 24–33.
- Ferreira, A.C., de Albuquerque Correa, C.M., Gordo, M., Vaz-de-Mello, F.Z., Cupello, M. & Salomão, R.P. (2025) Ecological communities in white-sand Amazonian rainforests are sensitive to deforestation—A dung beetle case. *Insect Conservation and Diversity*, 18(3), 330–342.
- Giongo, M., Koehler, H.S., Machado, S.A., Kirchner, F.F., (2010). LiDAR technology for forest inventory. *Floresta* 40, 107–116. <https://doi.org/10.5380/rf.v40i1.17115>
- González-Alvarado, A., Vaz-de-Mello, F.Z., (2021). The evolution of nesting behaviour in dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) and its ecological and phylogenetic significance. *Biological Journal of the Linnean Society* 132, 859–875. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa220>
- Griffiths, H.M., Bardgett, R.D., Louzada, J., Barlow, J., (2016). The value of trophic interactions for ecosystem function: dung beetle communities influence seed burial and seedling recruitment in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B* 283, 20161634. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1634>
- González-Alvarado A., Vaz-de-Mello F. Z. (2021) Towards a comprehensive taxonomic revision of the Neotropical dung beetle subgenus *Deltochilum* (*Deltohyboma*) Lane, 1946 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): Division into species-groups. *PLoS ONE* 16(1): e0244657. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0244657>
- Groffman, P.M., et al., (2006). Ecological thresholds: The key to successful environmental management or an important concept with no practical application? *Ecosystems* 9, 1–13. <https://doi.org/10.1007/s10021-003-0142-z>
- Gardner, T.A., Hernández, M.I.M., Barlow, J., Peres, C.A., (2008). Understanding the biodiversity consequences of habitat change: The value of secondary and plantation forests for dung beetles. *Journal of Applied Ecology* 45, 883–893. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01454.x>
- Hardwick, S.R., Tozer, W.C., Panset, K., Slack, G.S., Anwar, M., Ewers, R.M., Rogers, A., Barnes, A.D., 2015. The relationship between leaf area index and microclimate in tropical forests and oil palm plantations: Forest disturbance drives changes in microclimate. *Agricultural and Forest Meteorology* 201, 187–195. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.11.010>
- Hoback, W.W., Stanley, D.W., (2001). Insects in hypoxia. *Journal of Insect Physiology* 47,

533–542. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(00\)00153-0](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(00)00153-0)

Halfpeter, G., Edmonds, W.D., (1982). The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). Instituto de Ecología, México.

Halfpeter, G., Matthews, E.G., (1966). The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae. *Folia Entomológica Mexicana* 12–14, 1–312.

Hanski, I., Cambefort, Y. (Eds.), (1991). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton.

Hasan, M.S., Rahman, M., Islam, M.S., (2024). Functional roles of dung beetles in nutrient cycling. *Ecological Indicators* 158, 111312. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.111312>

Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Schöngart, J., Cohn-Haft, M., Adeney, J.M., Wittmann, F., (2011). A classification of major natural habitats of Amazonian wetlands. *Wetlands Ecology and Management* 19, 373–388. <https://doi.org/10.1007/s11273-011-9218-0>

King, R.S., Baker, M.E., (2014). Use, misuse, and limitations of Threshold Indicator Taxa Analysis (TITAN) for natural resource management. In: Guntenspergen, G.R. (Ed.), *Application of Threshold Concepts in Natural Resource Decision Making*. Springer, New York, pp. 231–254. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-8041-0_11

Ma, Z., Gris, et al., (2021). The variability of microclimate in the Amazon rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology* 296, 108230. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108230>

Marquardt, D. W. (1970). Inversas generalizadas, regressão de crista, estimação linear enviesada e estimação não linear. *Technometrics* , 12 (3), 591–612. <https://doi.org/10.1080/00401706.1970.10488699>

Magnusson, W. E., Lima, A.P., Luizão, R., Luizão, F., Costa, F.R.C., Castilho, C.V., Kinupp, V.F., (2005). RAPELD: A modification of the Gentry method for biodiversity surveys. *Biota Neotropica* 5, 19–24. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032005000300002>

Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezquita, S., Favila, M. E. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, v. 141, Issue 6, p. 1461-1474, ISSN 0006-3207. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.011>.

Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A.F., Escobar, F., Favila, M., Vulinec, K., (2007). Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. *Biol. Conserv.* 137, 1-19.

Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A.L.V., Escobar, F., Favila, M., Vulinec, K., 2013. Trait-dependent response of dung beetle populations to tropical forest conversion at local and regional scales. *Ecology* 94, 180–189. <https://doi.org/10.1890/12-0251.1>

Nobre, A.D., Cuartas, L.A., Hodnett, M., Rennó, C.D., Rodrigues, G., Silveira, A., Saleska, S., (2011). Height Above the Nearest Drainage: A hydrologically relevant terrain model. *Journal of Hydrology* 404, 13–29. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2011.03.051>

- Pereira, R. C. S., Dayrell, J. S., Melinski, R. D. & Lima, A. P. (2024). Determinants of anuran assemblages in Amazonian white-sand ecosystems. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 96(4), e20230082. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202420230082>
- Peel, M.C., Finlayson, B.L., McMahon, T.A., (2007). Updated world map of the Köppen–Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11, 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- R Core Team, (2025). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Available at: <https://www.r-project.org/>
- Rennó, C.D., Nobre, A.D., Cuartas, L.A., Soares, J.V., Hodnett, M.G., Tomasella, J., Waterloo, M.J., (2008). HAND, a terrain descriptor for hydrological applications. *Remote Sensing of Environment* 112, 346–356. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2007.05.015>
- Rodrigues, D. de J. et al. (2025a). Protocolo para a coleta e monitoramento do solo em parcelas RAPELD. *Revista EDUCAmazônia - REESMA, Humaitá - Amazonas, Ano 18, Volume XVIII, nº ESPECIAL, Jul-dez. 2025, p. 232-263.* https://ppbio.inpa.gov.br/sites/default/files/9_COLETA_MONITORAMENTO_SOLOS_PAR_CELAS_RAPELD.pdf
- Rodrigues, T. H. de A.; Tavares, A. L. B.; Rosa, C. A. da. (2025b). **Protocolo de amostragem de besouros escarabeíneos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) em parcelas RAPELD.** *Revista EDUCAmazônia - REESMA, Humaitá - Amazonas, Ano 18, Volume XVIII, nº ESPECIAL, Jul-dez. 2025, p. 65-92.* https://ppbio.inpa.gov.br/sites/default/files/3_BESOUROS_ESCARABEINEOS_RAPELD.pdf
- Salomão, R.P., Pires, D.A., Baccaro, F.B., et al., (2022). Water table level and soil texture are important drivers of dung beetle diversity in Amazonian lowland forests. *Applied Soil Ecology* 170, 104260. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104260>
- Salomão, R.P., Correa, C.M., Santorelli Junior, S. et al. Species diet and the effect of different spatial bait distribution on assemblage of dung beetles in Amazonian white-sand forest. *Int J Trop Insect Sci* 43, 1153–1162 (2023). <https://doi.org/10.1007/s42690-023-01012-8>
- Sanches, G.K., Salviano, O.S., Braga, I.G., Adjera, O.K.J., Tavares, R.K., Nascimento Júnior, A.F., Lima, H.N., (2024). Caracterização de solos arenosos em campinaranas da região metropolitana de Manaus, Amazonas. *Revista Brasileira de Geografia Física* 17, 594–608.
- Schiatti, J., et al., (2014). Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant Ecology & Diversity* 7, 241–253. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.783642>
- Schimel J., Balser T. C., Wallenstein M. (2007). Microbial stress-response physiology and its implications for ecosystem function. *Ecology*, Jun 88(6):1386-94. <https://doi.org/10.1890/06-0219>
- Sowig, P., (1995). Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid dung beetles: The influence of soil type and soil moisture. *Ecography* 18, 147–154. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1995.tb00337.x>
- Spector, S., (2006). Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): An

invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *Coleopterists Bulletin* 60, 71–83. [https://doi.org/10.1649/0010-065X\(2006\)60\[71:SDBCSS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1649/0010-065X(2006)60[71:SDBCSS]2.0.CO;2)

Simões-Clivatti, T.R.O., Hernández, M.I.M., (2022). Ecological indication metrics on dung beetle metacommunities in native forests and *Pinus* monocultures. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10, 972176. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.972176>

Tuomisto, H., Van Doninck, J., Ruokolainen, K., Moulatlet, G.M., Figueiredo, F.O.G., Sirén, A., Cárdenas, G., Lehtonen, S., Zuquim, G., (2019). Discovering floristic and geoecological gradients across Amazonia. *Journal of Biogeography* 46, 1734–1748. <https://doi.org/10.1111/jbi.13627>

Vaz-de-Mello, F.Z., Edmonds, W.D., Ocampo, F.C., Schoolmeesters, P., (2011). A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae. *Zootaxa* 2854, 1–73. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2854.1.1>

Vasconcelos, M.A., Pereira, H.S., Lopes, M., Guimarães, D.F., (2022). Impacts of climate change on the lives of riverine farmers on the lower Rio Negro, Amazon. *Atmosphere* 13, 1906. <https://doi.org/10.3390/atmos13111906>

Vessby, K., (2001). Habitat and weather affect reproduction and size of the dung beetle *Aphodius fossor*. *Ecological Entomology* 26, 430–435. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00331.x>

MATERIAL SUPLEMENTAR

Limiares ecológicos revelam a influência do gradiente topo-hidrológico na estruturação de besouros rola-bosta em campinaranas amazônicas

Tabela S1 Espécies de besouros rola-bosta registradas na RDS Rio Negro, Amazonas.

Espécies	Guilda trófica	Total
<i>Ateuchus murrayi</i> (Weber, 1799)	Endocoprídeos	6
<i>Ateuchus substriatus</i> (Weber, 1799)	Endocoprídeos	3
<i>Ateuchus</i> sp.1 (Weber, 1799)	Endocoprídeos	7
<i>Ateuchus</i> sp.2 (Weber, 1799)	Endocoprídeos	5
<i>Ateuchus</i> sp.3 (Weber, 1799)	Endocoprídeos	2
<i>Ateuchus</i> sp.4 (Weber, 1799)	Endocoprídeos	1
<i>Ateuchus</i> sp.5 (Weber, 1799)	Endocoprídeos	1
<i>Ateuchus</i> sp.6 (Weber, 1799)	Endocoprídeos	1
<i>Ateuchus</i> sp.9 (Weber, 1799)	Endocoprídeos	1
<i>Canthidium</i> sp.1 (Erichson, 1847)	Endocoprídeos	44
<i>Canthidium</i> sp.2 (Erichson, 1847)	Endocoprídeos	265
<i>Canthidium</i> sp.3 (Erichson, 1847)	Endocoprídeos	52
<i>Canthidium</i> sp.4 (Erichson, 1847)	Endocoprídeos	36
<i>Canthidium</i> sp.5 (Erichson, 1847)	Endocoprídeos	18
<i>Canthon</i> sp.1 (Hoffmannseg, 1812)	Telecoprídeos	22
<i>Canthon</i> sp.2 (Hoffmannseg, 1812)	Telecoprídeos	15
<i>Canthon</i> sp.4 (Hoffmannseg, 1812)	Telecoprídeos	9
<i>Coprophanaeus lancifer</i> (Linnaeus, 1767)	Telecoprídeos	2
<i>Coprophanaeus cyanescens</i>	Telecoprídeos	4
<i>Deltochilum aff guyanenses</i> (Paulian, 1933)	Telecoprídeos	31
<i>Deltochilum aff septemstriatum</i> (Paulian, 1933)	Telecoprídeos	27
<i>Deltochilum submetalium</i> (Paulian, 1933)	Telecoprídeos	12
<i>Deltochilum</i> sp.1 (Eschscholtz, 1822)	Telecoprídeos	6

Espécies	Guilda trófica	Total
<i>Dichotomius lucasi</i> (Harold, 1869)	Paracoprideos	410
<i>Dichotomius boreaus</i> (Olivier, 1789)	Paracoprideos	38
<i>Dichotomius robustaes</i> (Luederwaltt, 1935)	Paracoprideos	21
<i>Dichotomius worontzoni</i>	Paracoprideos	17
<i>Dichotomius</i> sp. 1 (Hope, 1838)	Paracoprideos	11
<i>Dichotomius</i> sp. 3 1 (Hope, 1838)	Paracoprideos	8
<i>Dichotomius</i> sp. 4 1 (Hope, 1838)	Paracoprideos	6
<i>Dichotomius</i> sp. 5 1 (Hope, 1838)	Paracoprideos	3
<i>Dichotomius</i> sp. 9 1 (Hope, 1838)	Paracoprideos	1
<i>Dichotomius</i> sp. 13 1 (Hope, 1838)	Paracoprideos	2
<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbert, 1789)	Endocoprideos	869
<i>Eurysternus cayanaensis</i> (Castelnau, 1840)	Endocoprideos	74
<i>Eurysternus hamaticollis</i> (Baltazar, 1939)	Endocoprideos	56
<i>Eurysternus wittomemorum</i> (Martinez, 1988)	Endocoprideos	13
<i>Ontherus crinifrons</i> (Erichson, 1847)	Paracoprideos	42
<i>Ontherus</i> sp.1 (Erichson, 1847)	Paracoprideos	25
<i>Ontherus</i> sp.2 (Erichson, 1847)	Paracoprideos	19
<i>Ontherus</i> sp.3 (Erichson, 1847)	Paracoprideos	7
<i>Ontherus</i> sp.4 (Erichson, 1847)	Paracoprideos	3
<i>Onthophagus</i> sp.1 (Latreille, 1802)	Paracoprideos	198
<i>Onthophagus</i> sp.2 (Latreille, 1802)	Paracoprideos	64
<i>Onthophagus</i> sp.3 (Latreille, 1802)	Paracoprideos	29
<i>Oxysternon festivum</i> (Linnaeus, 1758)	Paracoprideos	5
<i>Phanaeus camberfoti</i> (Arnaud, 1982)	Paracoprideos	3
<i>Scybalocanthion pygialis</i> (Schmidt, 1922)	Paracoprideos	41
<i>Scybalocanthion</i> sp.1 (Martinez, 1948)	Paracoprideos	16
<i>Scybalocanthion</i> sp.2 (Martinez, 1948)	Paracoprideos	9

Espécies	Guilda trófica	Total
<i>Sylvicanthon</i> sp. 1 (Halfter e Martinez, 1977)	Telecoprideos	490
<i>Sylvicanthon</i> sp. 2 (Halfter e Martinez, 1977)	Telecoprideos	88
<i>Sylvicanthon</i> sp. 5 (Halfter e Martinez, 1977)	Telecoprideos	12
<i>Uroxys</i> sp.1 (Westwood, 1842)	Endocoprídeos	73
<i>Uroxys</i> sp.2 (Westwood, 1842)	Endocoprídeos	54
<i>Uroxys</i> sp.3 (Westwood, 1842)	Endocoprídeos	33
<i>Uroxys</i> sp.4 (Westwood, 1842)	Endocoprídeos	21
<i>Uroxys</i> sp.5 (Westwood, 1842)	Endocoprídeos	14
		Total: 3.345

Tabela S2 Limiares ecológicos dos gradientes altura do dossel, densidade do sub-bosque, cobertura do dossel, topo-hidrológico, areia 0-10, areia 20-40

Gradientes ambientais	Valores mínimos	Valores máximos
Altura da árvore	1,0	29,4
Abertura de dossel	14,3	37,2
Densidade do sub-bosque	0,5	4,1
Topo-hidrológico	0,0	25,8
Areia 0-10 cm	627,5	923,5
Areia 10-20 cm	651,0	90,6
Areia 20-40 cm	659,5	894,0

Tabela S3. Unidades de medidas dos gradientes altura do dossel, densidade do sub-bosque, cobertura do dossel, topo-hidrológico, areia 0-10, areia 10-20 cm e areia 20-40 cm

Gradientes ambientais	Unidades de medidas
lid_h_max_0_995 (Altura da arvores)	metros (m)
lid_lai_0_15 (Densidade de sub-bosque)	m ² /m ²
lid_p_skyshots (Abertura do dossel)	(%)
HAND (Topo-hidrológico)	Metros (m)
Areia 0-10 cm	(g kg ⁻¹) (m)
Areia 10-20 cm	(g kg ⁻¹) (m)
Areia 20-40 cm	(g kg ⁻¹) (m)

Tabela S4 Limiares da assembleia ao longo do gradiente (ponto de mudança, cp), com intervalo de confiança de 90% (percentis 5–95), separados em z⁻ e z⁺ e indicando as estimativas filtradas (fsumz), táxon indicadores, pureza, confiabilidade e valor de p.

Assembleia de besouro rola-bosta									
Gradient	Filtered (fsumz)	cp (z ⁻)	CI 5–95% (z ⁻)	cp (z ⁺)	CI 5–95% (z ⁺)	Táxon	Purity	Reliability	p-value
Condição topo-hidrológico	Yes	NA	NA	7,12	3.85–14.33	<i>Ateuchus</i> sp.2	1	1	0,002
						<i>Ateuchus</i> sp.5	0,994	0,99	0,002
						<i>Ontherus</i> sp.1	1	1	0,002
						<i>Ontherus</i> sp.2	0,998	0,99	0,002
						<i>Onthophagus</i> sp.1	0,998	0,976	0,002
						<i>Oxysternon festivum</i>	1	1	0,002
						<i>Uroxys</i> sp.2	1	0,996	0,002
						<i>Sylvicanthon</i> sp.1	0,998	0,986	0,004
						<i>Dichotomius lucasi</i>	0,988	0,938	0,006
Altura das árvores	Yes	24,47	21.4–28.57	27,7	26.13–31.9	<i>Canthidium</i> sp.2	0,984	0,918	0,002
						<i>Ontherus</i> sp.1	0,994	0,966	0,004
						<i>Onthophagus</i> sp.1	0,966	0,928	0,004
						<i>Ateuchus</i> sp.2	0,998	0,984	0,006
						<i>Uroxys</i> sp.2	0,992	0,962	0,006
						<i>Deltochilcum submetalium</i>	0,988	0,958	0,01
Densidade do sub-bosque	Yes	1,64	1.53–2.52	2,35	2.13–3.12	<i>Ateuchus</i> sp.2	1	1	0,002
						<i>Ontherus</i> sp.2	0,996	0,988	0,002
						<i>Onthophagus</i> sp.1	0,992	0,966	0,002

						<i>Canthidium</i> sp.2	0,99	0,958	0,004
						<i>Deltochilum submetalium</i>	0,994	0,964	0,006
						<i>Oxysternon festivum</i>	0,986	0,932	0,01
Areia 0-10	Yes	808	659,2-883	876	821,5-894	<i>Onthophagus</i> sp.1	0,992	0,962	0,002
Areia 20-40	Yes	836	741,25-843,05	864,5	820,1-890	<i>Ontherus</i> sp.1	0,948	0,914	0,002

Tabela S5 Limiares da guilda paracoprídeos ao longo do gradiente (ponto de mudança, cp), com intervalo de confiança de 90% (percentis 5–95), separados em z– e z+ e indicando as estimativas filtradas (fsumz), táxon indicadores, pureza, confiabilidade e valor de p.

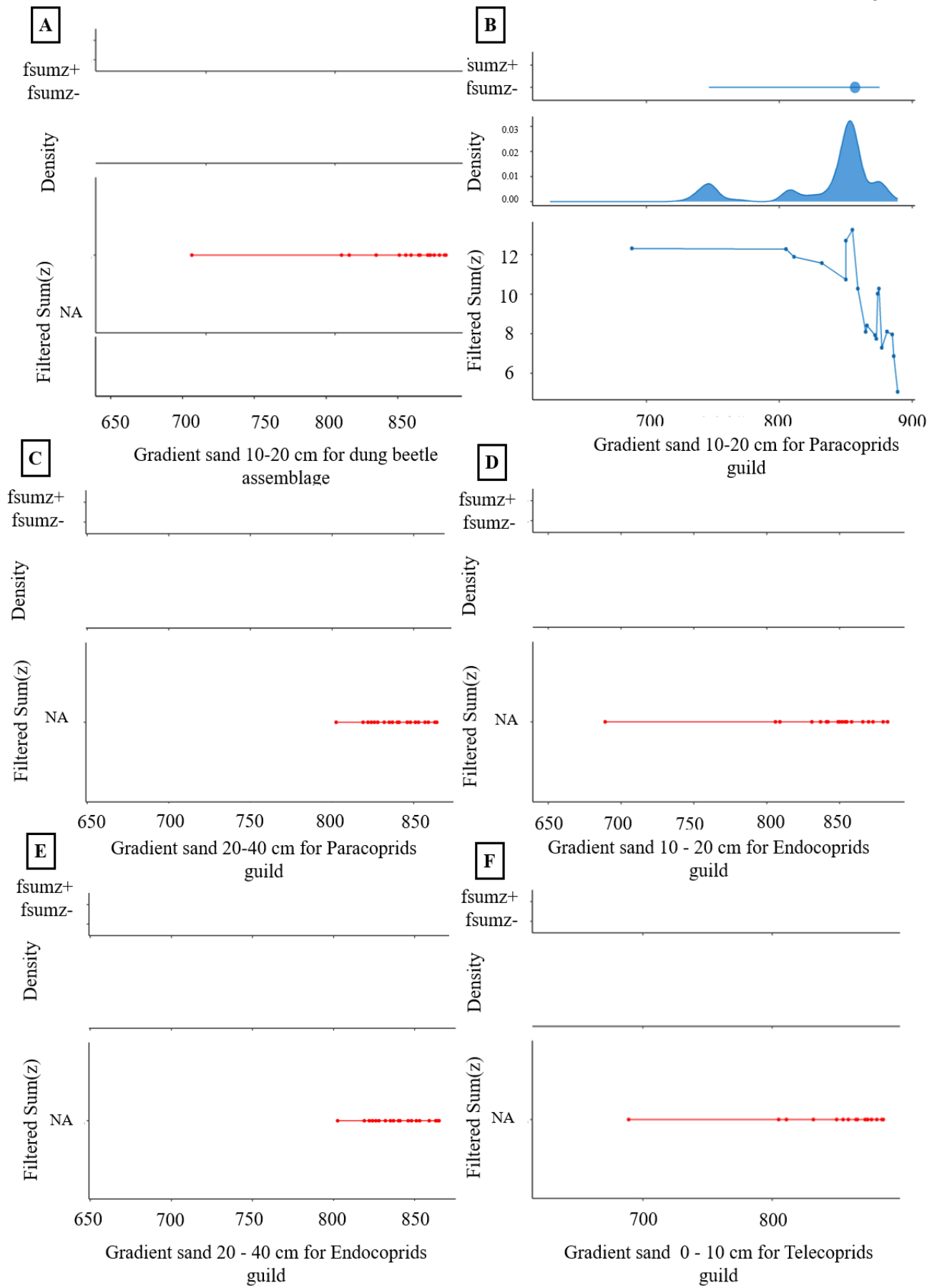
Paracoprídeos									
Gradient	Filtered (fsumz)	cp (z–)	CI 5–95% (z–)	cp (z+)	CI 5–95% (z+)	Táxon	Purity	Reliability	p-value
Condição topo-hidrológico	Yes	2,66	0,16-5,63	3,59	2,97-12,34	<i>Ontherus</i> sp.2	1	0,99	0,002
						<i>Onthophagus</i> sp.1	0,992	0,97	0,002
						<i>Oxysternon festivum</i>	1	1	0,002
Altura das árvores	Yes	28,3	19,8-29,5	27,7	26,6-33,7	<i>Onthophagus</i> sp.1	0,97	0,94	0,002
						<i>Oxysternon festivum</i>	0,99	0,98	0,002
Densidade do sub-bosque	Yes	2,19	1,53-2,79	2,65	2,10-3,30	<i>Ontherus</i> sp.2	0,99	0,97	0,002
						<i>Onthophagus</i> sp.1	0,974	0,95	0,002
						<i>Oxysternon festivum</i>	0,974	0,95	0,004
Areia 0-10	Yes	747	738-875,5	807	853,8-887,5	<i>Onthophagus</i> sp.1	0,99	0,98	0,002
						<i>Oxysternon festivum</i>	1	1	0,002
						<i>Dichotomius</i> sp.14	0,994	0,98	0,002
Areia 10-20	Yes	747	746,5-862,15	807	746,5-886	<i>Dichotomius</i> sp.14	0,98	0,95	0,002

Tabela S6 Limiares da guilda Endocoprídeos ao longo do gradiente (ponto de mudança, cp), com intervalo de confiança de 90% (percentis 5–95), separados em z[−] e z⁺ e indicando as estimativas filtradas (fsumz), táxon indicadores, pureza, confiabilidade e valor de p.

Endocoprídeos									
Gradient	Filtered (fsumz)	cp (z [−])	CI 5–95% (z [−])	cp (z ⁺)	CI 5–95% (z ⁺)	Táxon	Purity	Reliability	p-value
Condição topo-hidrológico	Yes	0,30	0-3,45	14,33	3,86-15,36	<i>Uroxys</i> sp.2	1	0,99	0,002
Areia 0-10	Yes	850	659,2-883	875,5	821,5-894	<i>Eurysternus cayanensis</i>	0,97	0,90	0,004

Tabela S7 Limiares da guilda Telecoprídeos ao longo do gradiente (ponto de mudança, cp), com intervalo de confiança de 90% (percentis 5–95), separados em z[−] e z⁺ e indicando as estimativas filtradas (fsumz), táxon indicadores, pureza, confiabilidade e valor de p.

Telecoprídeos									
Gradient	Filtered (fsumz)	cp (z [−])	CI 5–95% (z [−])	cp (z ⁺)	CI 5–95% (z ⁺)	Táxon	Purity	Reliability	p-value
Condição topo-hidrológico	Yes	0,30	0-13,16	2,07	2,07-15,16	<i>Sylvicanthon</i> sp.1	0,99	0,95	0,012
Altura da árvore	Yes	24,4	17,2-31,5	26,6	26,09-33,3	<i>Deltochilum submetallicum</i>	0,99	0,96	0,008
						<i>Sylvicanthon</i> sp.1	0,97	0,91	0,014
Densidade do sub-bosque		1,64	1,53-2,92	2,92	1,64-2,76	<i>Deltochilum submetallicum</i>	0,99	0,96	0,008



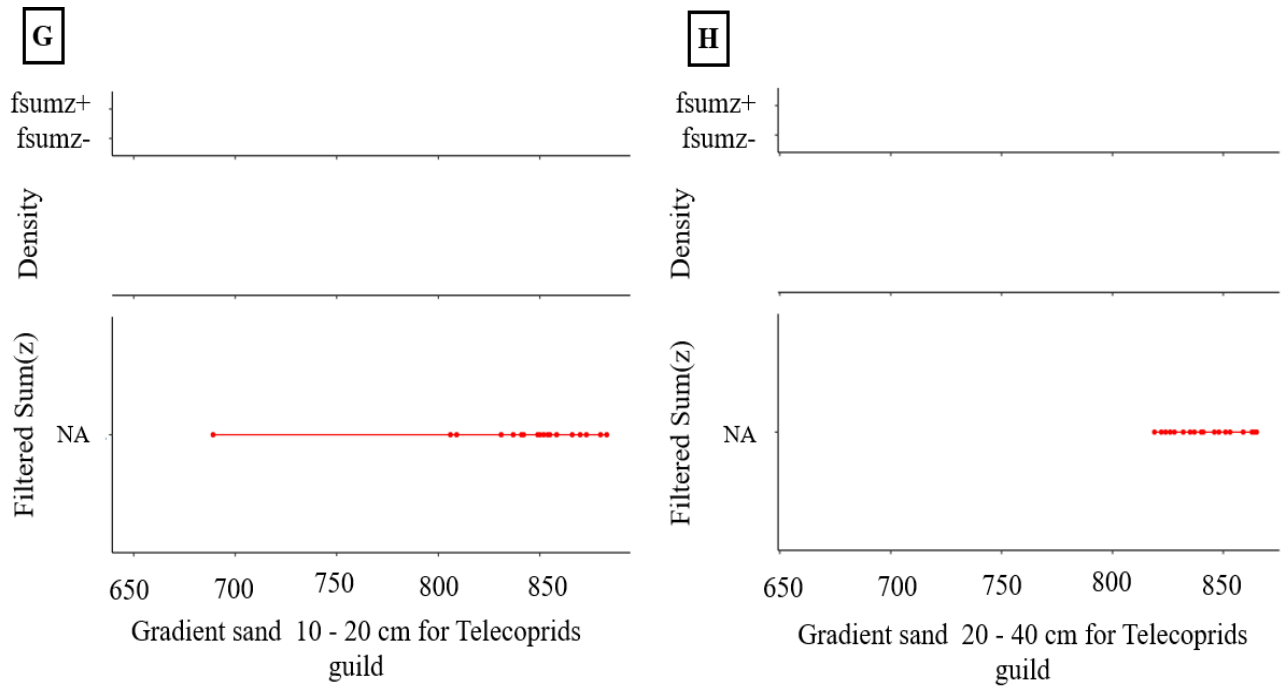
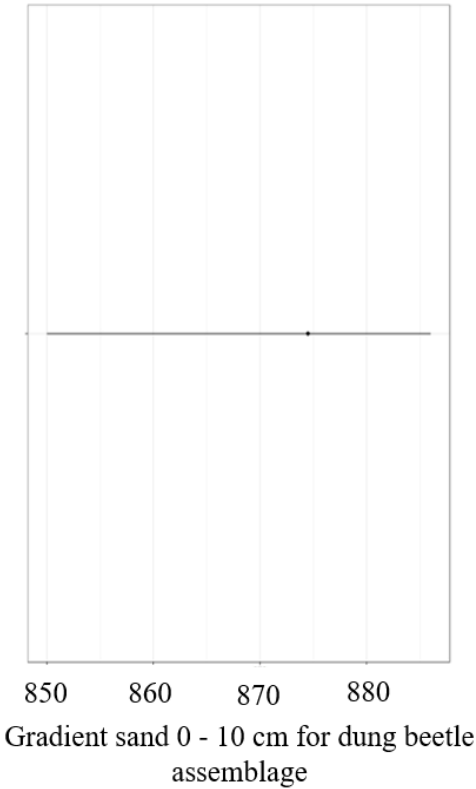


Figure 1. Responses of dung beetle assemblages and functional guilds to sand content gradients in Central Amazonian campinarana forests based on TITAN. (A) assemblage response to sand (10–20 cm); (B) paracoprid response to sand (10–20 cm); (C) paracoprid response to sand (20–40 cm); (D) endocoprid response to sand (10–20 cm); (E) endocoprid response to sand (20–40 cm); and (F) telecoprid response to sand (0–10 cm). Shaded areas represent the density of change points along the environmental gradients, whereas the lower curve represents cumulative standardized species responses [Sum(z)]. Upper symbols and intervals indicate ecological thresholds and their corresponding confidence intervals.

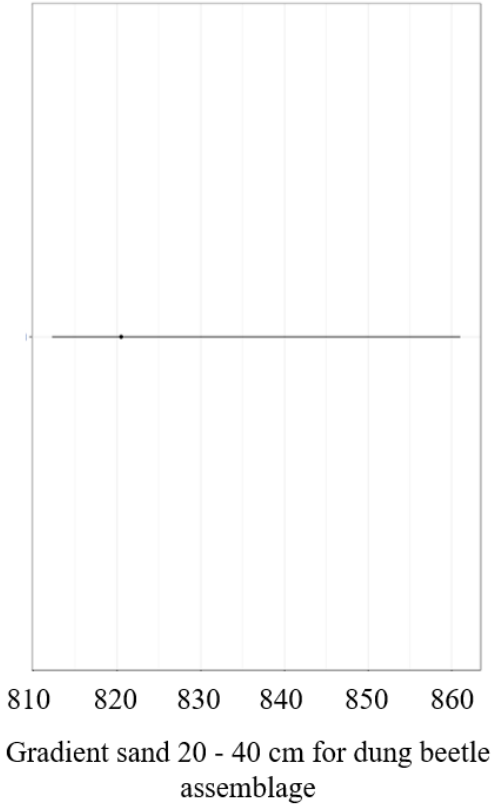
A

Onthophagus sp. 1



B

Ontherus sp. 1

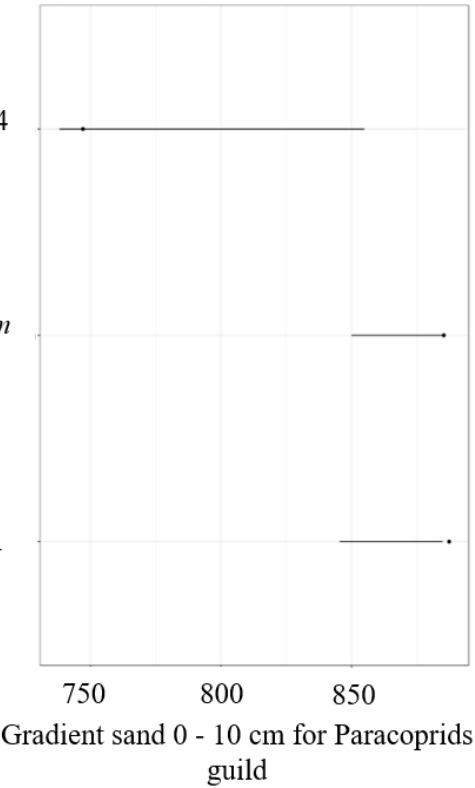


C

Dichotomius sp. 14

Oxysternon festivum

Onthophagus sp. 1



D

Dichotomius sp.
14

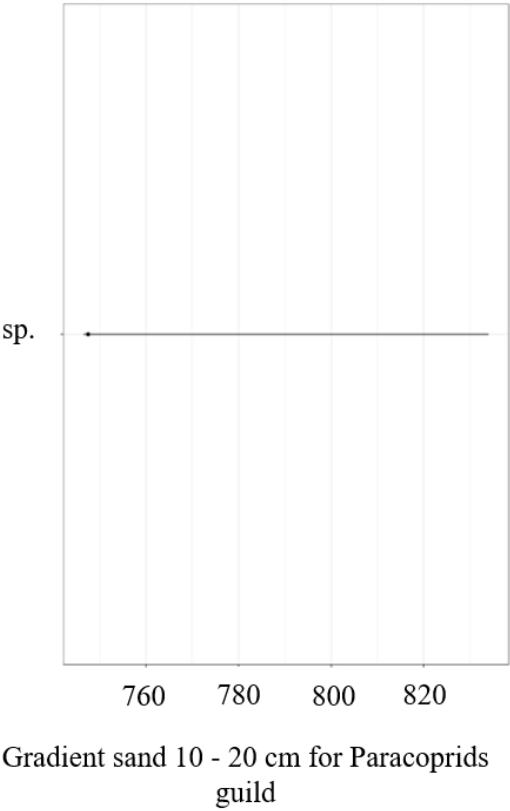


Figure 2. Responses of indicator dung beetle assemblages and functional guilds to sand content gradients in Central Amazonian campinarana forests based on TITAN. (A) assemblage response to sand (0–10 cm); (B) assemblage response to sand (20–40 cm); (C) paracoprid response to sand (0–10 cm); (D) paracoprid response to sand (10–20 cm); and (E) endocoprid response to sand (0–10 cm). Shaded areas represent the density of change points along the environmental gradients, whereas the lower curve represents cumulative standardized species responses [Sum(z)]. Upper symbols and intervals indicate ecological thresholds and their corresponding confidence intervals.

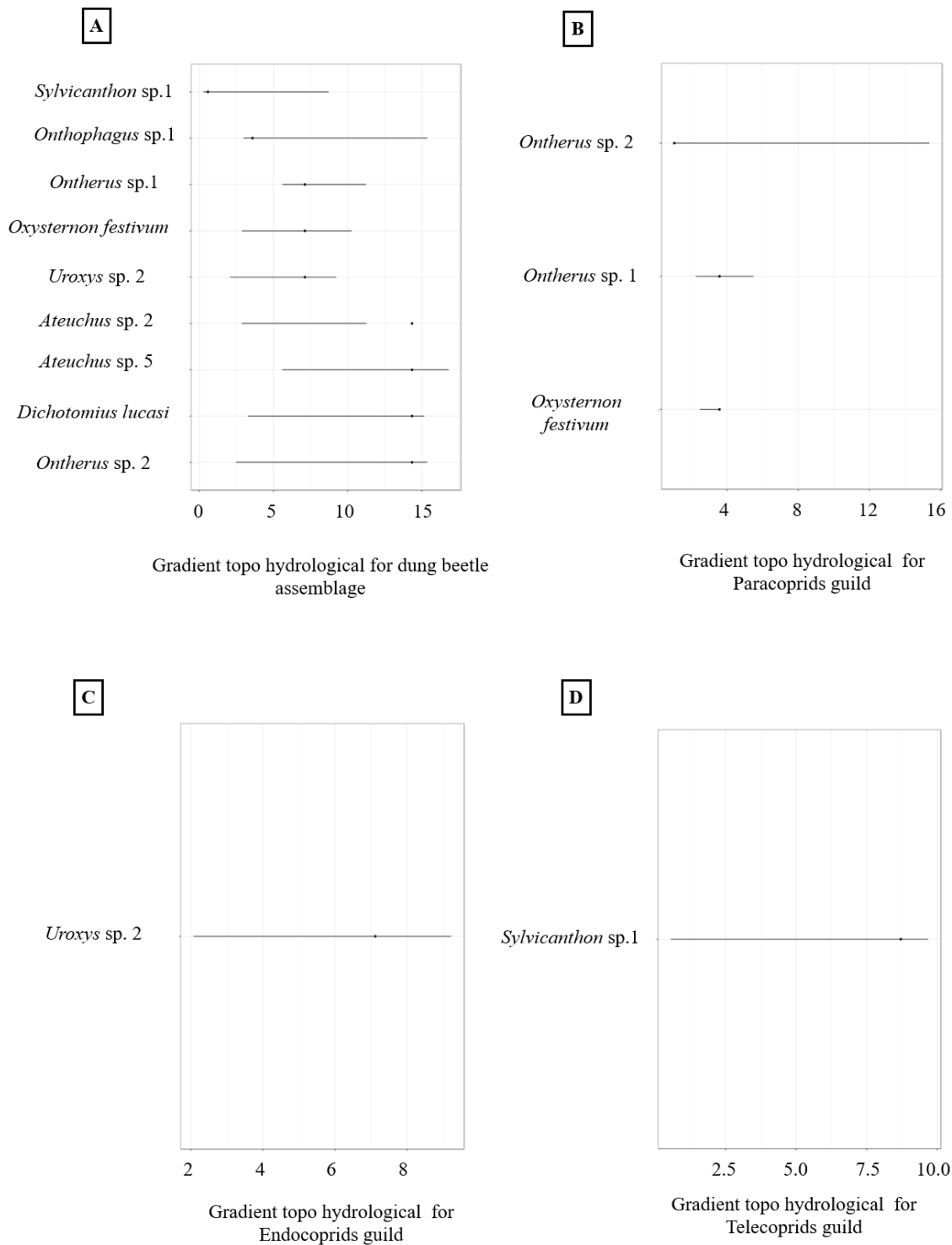


Figure 3. Responses of indicator dung beetle assemblages and functional guilds to topographic-hydrological gradients in Central Amazonian campinarana forests based on TITAN. (A) assemblage response to the topographic-hydrological gradient; (B) paracoprid response to the topographic-hydrological gradient; (C) endocoprid response to the topographic-hydrological gradient; and (D) endocoprid response to the topographic-hydrological gradient. Shaded areas represent the density of change points along the environmental gradients, whereas the lower curve represents cumulative standardized species responses [Sum(z)]. Upper symbols and intervals indicate ecological thresholds and their corresponding confidence intervals.

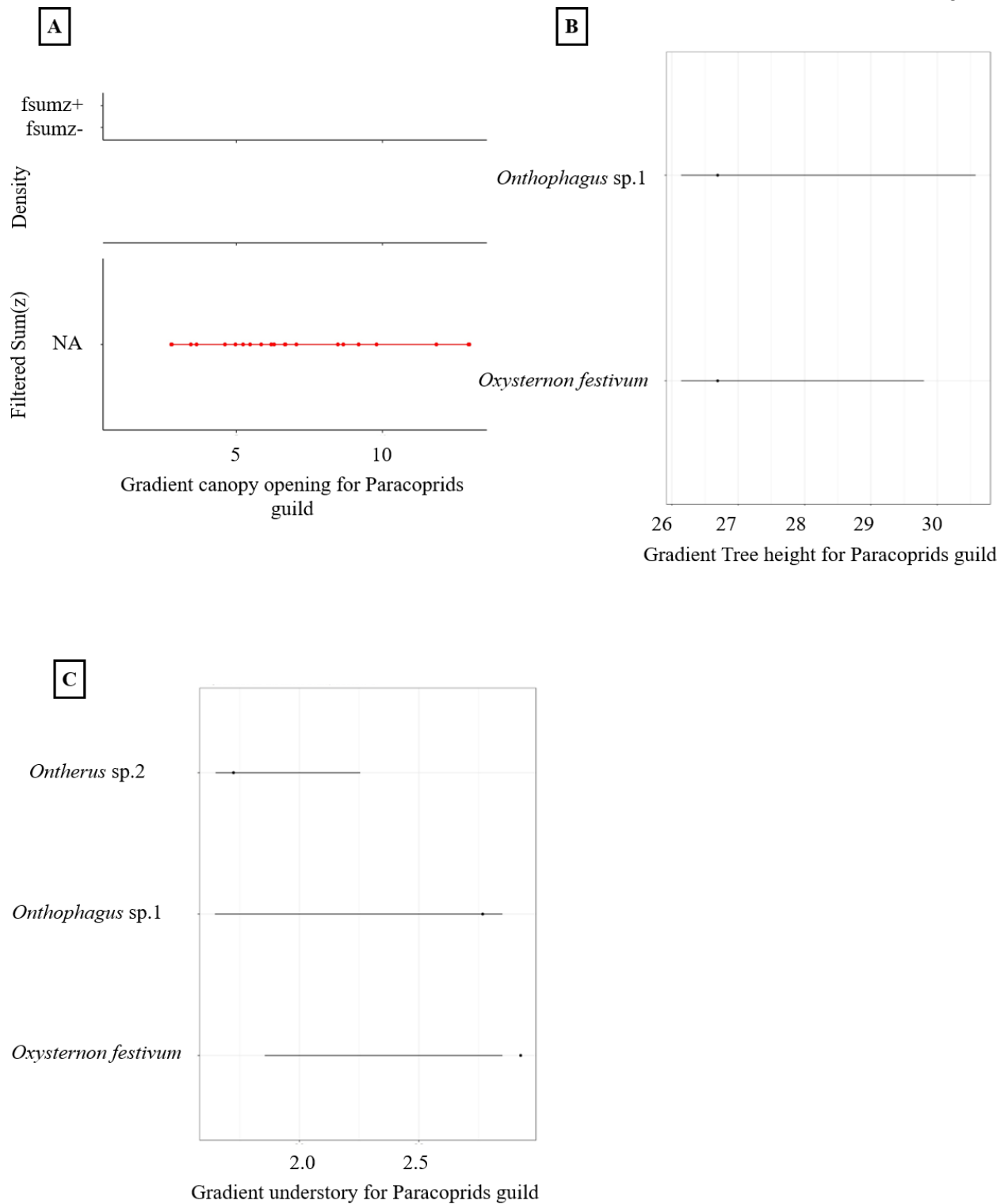


Figure 4. Responses of functional guilds to vegetation gradients in Central Amazonian campinarana forests based on TITAN. (A) paracoprid response to canopy openness; (B) paracoprid response to tree height; (C) paracoprid response to understory density. In panel A, shaded areas represent the density of change points along the environmental gradients, whereas the lower curve represents cumulative standardized species responses [Sum(z)]. Upper symbols and intervals indicate ecological thresholds and their corresponding confidence intervals.

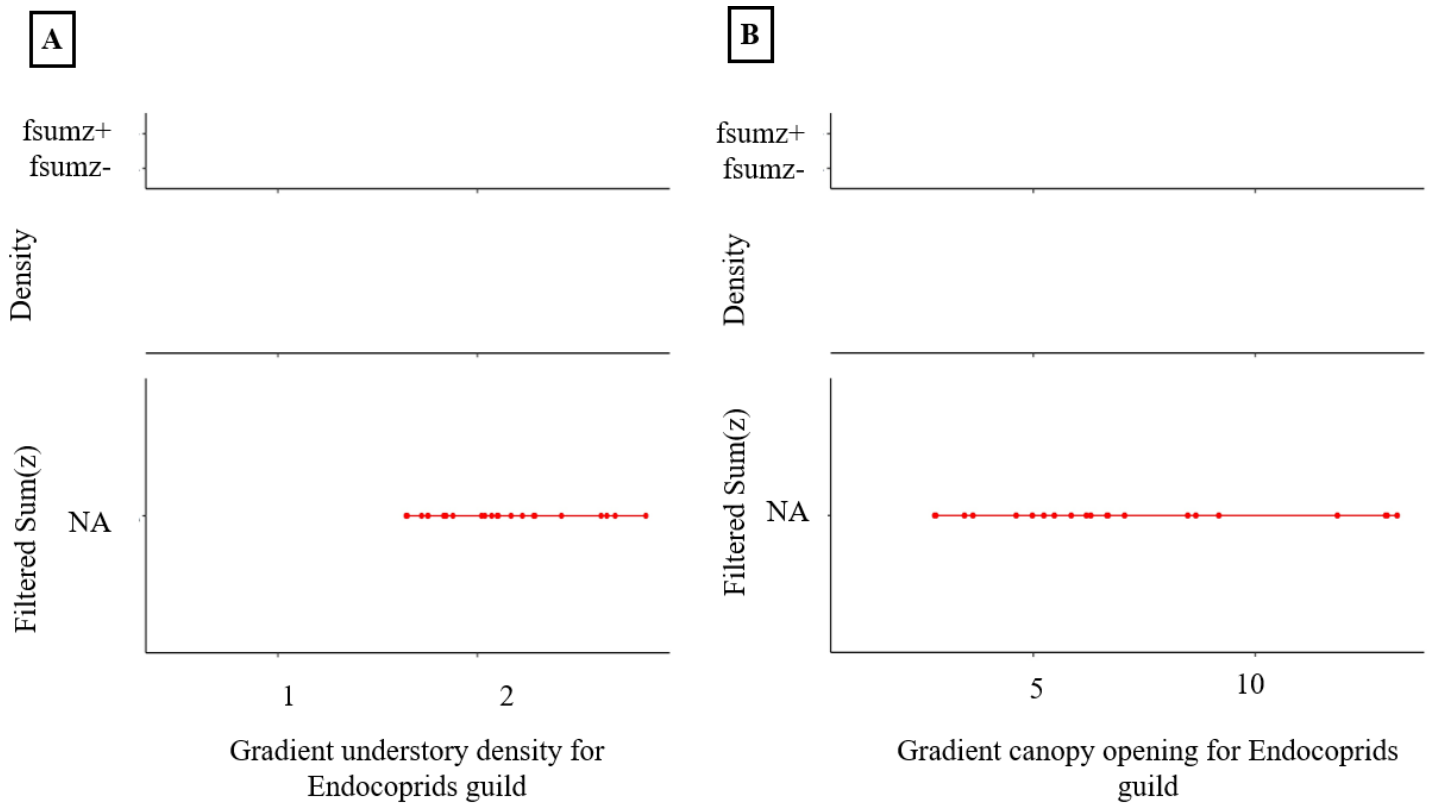


Figure 5. Responses of functional guilds to vegetation gradients in Central Amazonian campinarana forests based on TITAN. (A) endocoprid response to understory density; (B) endocoprid response to canopy openness. Shaded areas represent the density of change points along the environmental gradients, whereas the lower curve represents cumulative standardized species responses [Sum(z)]. Upper symbols and intervals indicate ecological thresholds and their corresponding confidence intervals

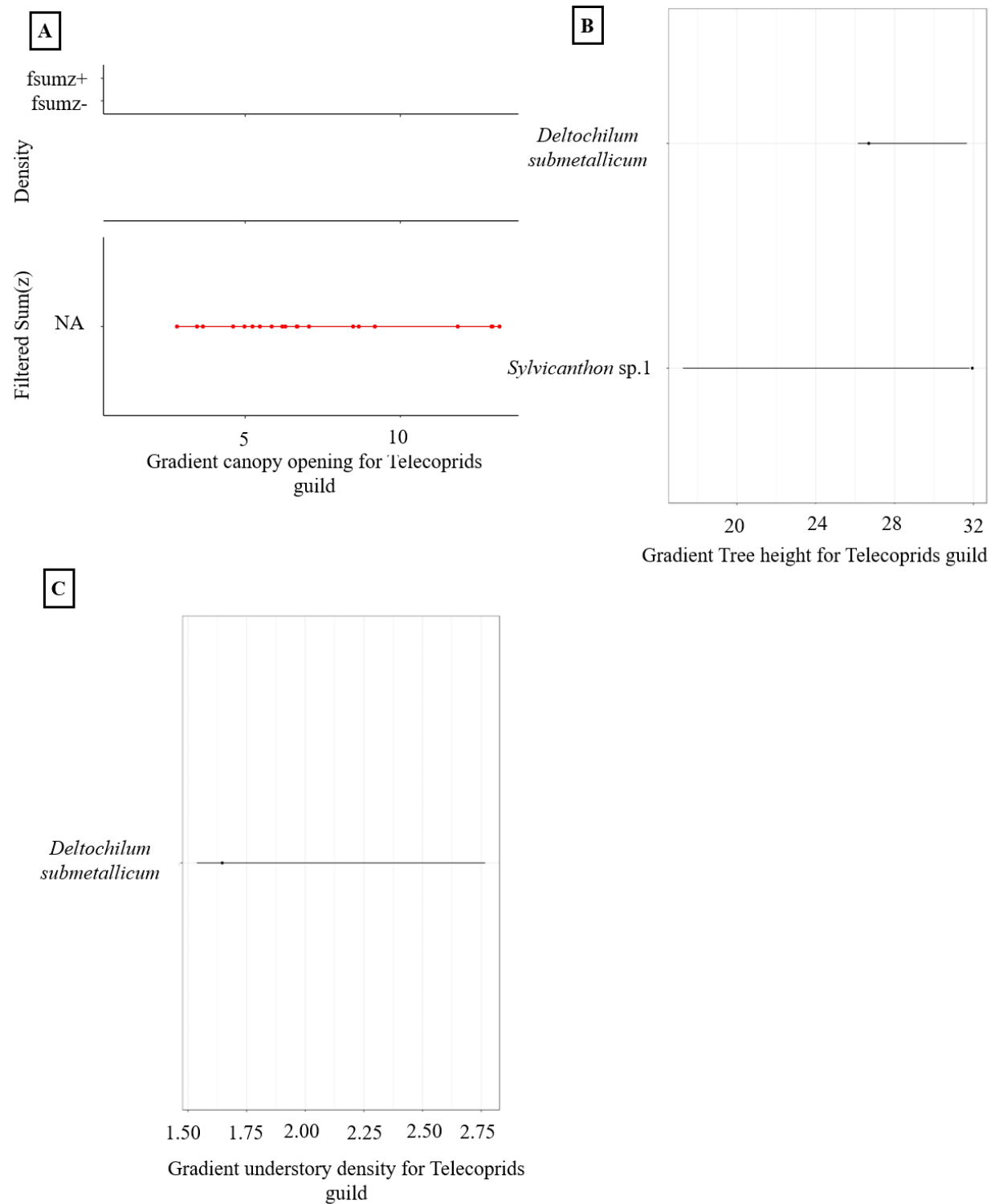


Figure 6. Responses of indicator functional guilds to vegetation gradients in Central Amazonian campinarana forests based on TITAN. (A) telecoprid response to canopy openness; (B) telecoprid response to canopy height; (C) telecoprid response to understory density. In panel A, shaded areas represent the density of change points along the environmental gradients, whereas the lower curve represents cumulative standardized species responses [Sum(z)]. Upper symbols and intervals indicate ecological thresholds and their corresponding confidence intervals.