

**MINISTÉRIO DA CIÊNCIA E TECNOLOGIA E INOVAÇÕES
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
COORDENAÇÃO DE BIODIVERSIDADE
DIVISÃO EM ENTOMOLOGIA**

**VARIAÇÕES ESTRUTURAIS DE TRONCOS MORTOS E TEMPESTADES DE
VENTO AFETAM A DIVERSIDADE DE PASSALÍDEOS (SCARABAEOIDEA,
PASSALIDAE) NA AMAZÔNIA CENTRAL?**

JANDERSON BATISTA RODRIGUES ALENCAR

Manaus, AM

Abril, 2018

JANDERSON BATISTA RODRIGUES ALENCAR

VARIAÇÕES ESTRUTURAIS DE TRONCOS MORTOS E TEMPESTADES DE VENTO AFETAM A DIVERSIDADE DE PASSALÍDEOS (SCARABAEOIDEA, PASSALIDAE) NA AMAZÔNIA CENTRAL?

ORIENTADOR: Dr. CLAUDIO RUY VASCONCELOS DA FONSECA

Coorientador: Dr. Fabricio Beggiato Baccaro

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como requisito para obter o título de Mestre em Ciências Biológicas, concentração em Entomologia.

Manaus, Amazonas

Abril, 2018

BANCA EXAMINADORA



ATA DE DEFESA PRESENCIAL PÚBLICA MESTRADO

Aos **Vinte e Seis** dias do mês de **Abril** do ano de **2018**, às **9h**, no Auditório do LBA – Campus II do INPA, reuniu-se a Banca Julgadora de Defesa Presencial Pública, composta pelos seguintes Professores Doutores: César João Bennetti (INPA); Raimunda Liége Souza de Abreu (INPA); Valéria Araújo Braule Pinto (INPA), tendo como suplentes: Danilo Cordeiro Pacheco (INPA) e Galileu Petronilo da Silva Dantas (INPA), a fim de proceder à arguição pública da **Dissertação** do aluno **Janderson Batista Rodrigues Alencar**, intitulada: **"VARIAÇÕES ESTRUTURAIS DE TRONCO MORTOS E TEMPESTADES DE VENTO AFETAM A DIVERSIDADE DE PASSALÍDEOS (SCARABAEOIDEA, PASSALIDAE) NA AMAZÔNIA CENTRAL?"**, cujo trabalho foi conduzido sob a orientação do Dr. Claudio Ruy Vasconcelos da Fonseca (INPA) e a coorientação do Dr. Fabricio Beggiano Baccaro (UFAM).

Após a exposição, a discente foi argüida oralmente pelos membros da Banca Julgadora, tendo recebido o conceito final:

| EXAMINADORES | PARECER | ASSINATURA |
|--------------------------------|---|------------|
| César João Bennetti | <input checked="" type="checkbox"/> Aprovado () Reprovado | |
| Raimunda Liége Souza de Abreu | <input checked="" type="checkbox"/> Aprovado () Reprovado | |
| Valéria Araújo Braule Pinto | <input checked="" type="checkbox"/> Aprovado () Reprovado | |
| Danilo Pacheco Cordeiro | () Aprovado () Reprovado | _____ |
| Galileu Petronilo da S. Dantas | () Aprovado () Reprovado | _____ |

() **Aprovada** (indica que as modificações mesmo extensas podem ser incluídas a juízo do orientador)
 Aprovada com "Distinção" () **Aprovada com "Distinção e Louvor"**

() **Reprovada** (indica que o material não é adequado para uma Dissertação/Tese e que o aluno não deve receber o título pleiteado)

Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Banca Julgadora.

José Wellington de Moraes
Coordenador do PPG-ENT/INPA

INPA-DIENT – Av. André Araújo, 2936, Petrópolis
CEP: 69060-001, Manaus-AM, Brasil
Fone: (+55) 92 3643-3240
E-mail: cursoenti@inpa.gov.br; <http://pg.inpa.gov.br/ent/>

A368 Alencar, Janderson Batista Rodrigues

Variações estruturais de troncos mortos e tempestades de vento afetam a diversidade de passalídeos (Scarabaeoidea, Passalidae) na Amazônia Central? / Janderson Batista Rodrigues
Alencar - Manaus: [s.n.], 2018.

58 f. : il. color.

Dissertação (Mestrado) - INPA, Manaus, 2018.

Orientadora : Claudio Ruy Vasconcelos da Fonseca.

Coorientadores : Fabricio Beggiato Baccaro.

Programa: Entomologia.

1. Madeira morta. 2. Saproxílicos. 3. Coleoptera. 4. Distúrbios de vento. I. Título.

CDD 577.34

Sinopse:

Estudou-se a relação de variações estruturais da madeira morta e de áreas afetadas por tempestades de vento (*blowdown*) na diversidade de passalídeos em trechos de florestas na Amazônia Central. Foram avaliadas a riqueza, abundância e composição de espécies com características estruturais de troncos mortos em Campinaranas e em áreas de florestas de Terra firme perturbadas e adjacentes aos *blowdowns*.

Palavras-Chave: Entomologia, substratos, besouros saproxílicos, *blowdown*

Dedido aos meus pais, Jan Rodrigues Alencar (*in
memorian*), Maria das Graças e aos meus irmãos
Jan, Jamille e Jardes por todo apoio, incentivo e
confiança.

*“We do not end up with a list of answers, but
rather a list of more sharply focused questions”*

(Robert M. May, 1988)

AGRADECIMENTOS

Aos meus orientadores Dr. Claudio Ruy Fonseca e Dr. Fabricio Beggiato Baccaro pela confiança, amizade e ensinamentos.

Aos professores/pesquisadores do INPA por todos os preciosos ensinamentos e amizade.

Aos funcionários do programa de pós-graduação em Entomologia/INPA que contribuíram direta e indiretamente.

Ao Laboratório de Manejo Florestal (LMF) pela infraestrutura e apoio em campo, em especial ao Niro Higuchi, Adriano, Giga, Tapioca, Raquel, Priscila, Flávia e Lidiane

Aos meus colegas do Laboratório de Ecologia e Sistemática de Coleoptera, Márcio, Valéria, Esmeraldina e Marcus pelas conversas.

Aos meus amigos Jefson e Matheus, que além de colegas de laboratório se tornaram meus irmãos nesse tempo que dividimos apartamento. A *Beetle House* (ex-*Cangaço House*) pelos momentos de gozo e reflexão. Ao Ângelo pela amizade e conselhos. A toda a turma Entomologia/2016: Milagros, Diego, Thainá, Aline, Gaby, Marcelo, Sheila, Jeff, Jonhata, Matheus, Duda, por todos os momentos vividos.

A Vó Severina, meus tios, tias, primos e primas, especialmente tio Wellington, Tia Maria, Kélia, Keila, Danny, Rosangela, Ricardo e Adriano que vibraram comigo, desde a aprovação na prova, e sempre me ajudaram, obrigado pela força!

Aos amigos “próximos e distantes” Cris, Galileu, Kamille, Jeise, Lúcia, Alice, Luana, Talitha, Mário, Mariséia, Sr. Antônio, Dona Maria, Seu Zé, Regis, Diego, Thiago, Nilton, Ramon, Hyago, Diniz e Claudimir. Obrigado por dividirem comigo as angústias e alegrias, momentos que serão lembrados para sempre!

Finalmente, gostaria de agradecer ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, por toda a infraestrutura e oportunidade de realizar este trabalho e a o Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa.

OBRIGADO A TODOS!

RESUMO

A quantidade de madeira morta é um dos principais preditores para diversidade de besouros saproxílicos em florestas. O entendimento de como variações na madeira morta e distúrbios naturais afetam a diversidade de insetos é de extrema importância para compreender a dinâmica florestal, conservação e distribuição das espécies. Assim, esta dissertação foi dividida em dois capítulos, o primeiro buscou correlacionar a diversidade de passalídeos com variações estruturais dos troncos mortos (micro-habitat), onde foram correlacionados a abundância e composição de besouros passalídeos com diâmetro e entre as classes de decomposição dos troncos, bem como, propomos uma classificação para as espécies de acordo com a região usada para construção das galerias. No segundo capítulo foram comparados a riqueza, abundância e composição de besouros passalídeos entre áreas de florestas afetadas e adjacentes aos *blowdowns* e entre tamanho das áreas amostradas, ambos os estudos no estado do Amazonas, Brasil. Foram usados modelos generalizados múltiplos (GLM) para investigar as relações entre os preditores e a riqueza, abundância e MANOVA por permutação para composição. As abordagens indicam que a alta variabilidade de troncos usados pelos passalídeos em Campinaranas pode significar forte seleção de espécies com habilidades generalistas, provavelmente para compensar a baixa dispersão e o isolamento em áreas com pouca oferta de recursos na Amazônia. Nas áreas afetadas pelos *blowdown* foram encontradas maiores riquezas e abundâncias de espécies e surpreendentemente o tamanho da área perturbada teve um efeito inversamente proporcional na riqueza e abundância. Assim, tempestades de vento podem modificar a forma como estas espécies se distribuem em florestas tropicais. Estes resultados confirmam a importância de estruturantes da madeira morta e de perturbações naturais na diversidade de insetos saproxílicos para Amazônia.

Palavras-chave: besouros saproxílicos, Coleoptera, troncos podres, substrato, *blowdown*

ABSTRACT

The amount of dead wood is one of the main predictors for the diversity of saproxylic beetles in forests. The understanding of how variations in dead wood and natural disturbances affect insect diversity is of extreme importance in understanding the forest dynamics, conservation and distribution of species. Thus, this dissertation was divided in two chapters, the first one sought to correlate the diversity of passalids with structural variations of the dead trunks (microhabitat), where they were correlated the abundance and composition of passalid beetles with diameter and between the decomposition classes of the trunks, as well as, we propose a classification for the species according to the region used for the construction of the galleries. In the second chapter we compared the richness, abundance and composition of passalid beetles between areas affected by windstorms (blowdown) and adjacent forest and between the size of the sampled areas, both studies in the state of Amazonas, Brazil. Multiple generalized models (GLM) were used to investigate the relationships between predictors and richness, abundance, and MANOVA by permutation for composition. The approaches indicate that the high variability of trunks used by the passalids in Campinaranas can mean a strong selection of species with generalist abilities, probably to compensate for the low dispersion and isolation in areas with low supply of resources in the Amazon. In the areas affected by blowdown were found greater riches and species abundances and surprisingly the size of the disturbed area had an inverse proportional effect on riches and abundance. Thus, blowdown can modify the way these species distribute in tropical forests. These results confirm the importance of dead wood structurants and natural disturbances in the diversity of saproxylic insects in Amazonia.

Keywords: saproxylic beetles, Coleoptera, rotten trunks, disturbance, windstorms

SUMÁRIO

| | |
|---|-----------|
| LISTA DE FIGURAS..... | XI |
| 1. INTRODUÇÃO..... | 12 |
| 2. OBJETIVOS | 14 |
| 3. Efeito da variação estrutural de troncos mortos na assembleia de passalídeos (Scarabaeoidea: Passalidae) em Campinarana na Amazônia Central | 15 |
| 3.1 Introdução | 17 |
| 3.2 Material e métodos | 18 |
| 3.2.1 Área de estudo | 18 |
| 3.2.2 Coleta de dados | 20 |
| 3.2.3 Análise dos dados | 21 |
| 3.3 Resultados | 21 |
| 3.3.1 Abundância de Passalidae..... | 22 |
| 3.3.2 Composição de Passalidae | 23 |
| 3.4 Discussão | 25 |
| 3.5 Conclusões | 27 |
| 3.6 Agradecimentos | 28 |
| 3.7 Legendas de figuras | 28 |
| 3.8 Tabelas..... | 29 |
| 4. Tempestades de vento promovem maior diversidade de besouros saproxílicos na Amazônia Central? | 31 |
| 4.1 Introdução | 33 |
| 4.2 Material e métodos | 35 |
| 4.2.1 Área de estudo | 35 |
| 4.2.2 Delineamento amostral | 36 |
| 4.2.3 Identificação dos insetos..... | 37 |
| 4.2.4 Análise dos dados | 38 |
| 4.3 Resultados..... | 38 |
| 4.3.1 Riqueza de espécies | 39 |
| 4.3.2 Abundância de espécies | 39 |
| 4.3.3 Composição de espécies | 40 |
| 4.4 Discussão | 41 |
| 4.5 Conclusões..... | 44 |

| | | |
|-----------|---|-----------|
| 4.6 | Agradecimentos | 44 |
| 4.7 | Legendas de figuras | 45 |
| 4.8 | Tabelas | 45 |
| 5. | SÍNTESE | 46 |
| | REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 47 |

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1.

- Figura 1.** Localização das áreas onde foram amostrados os troncos mortos (pontos vermelhos). Área 1 - Localizada a 8 km da Reserva Biológica de Campina do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e Área 2 - Localizada na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã (RDS Uatumã), ambas na região Nordeste do estado do Amazonas, Brasil. 19
- Figura 2.** Abundância de passalídeos pelo diâmetro e classes de decomposição de troncos mortos caídos; a) com os troncos mortos de todas as espécies vegetais e b) apenas com os troncos mortos de *A. heterophylla*. 22
- Figura 3.** Ordenação das espécies de passalídeos pelo diâmetro e decomposição dos troncos de todas as espécies vegetais. a) diâmetro dos troncos e b) classes de decomposição dos troncos (ver Tabela 1). 23
- Figura 4.** Ordenação das espécies de passalídeos pelo diâmetro e decomposição dos troncos de *Aldina heterophylla*. a) diâmetro dos troncos e b) classes de decomposição dos troncos (ver Tabela 1). 24

Capítulo 2.

- Figura 5.** Áreas de estudo próximas ao Rio Solimões e Rio Negro, Amazonas, Brasil. Legenda: (a) Composição Landsat RGB das áreas estudadas (inserção vermelha); (b) áreas amostradas (inserções azuis), indicando os locais afetados pela tempestade de vento; (c) modelo de elevação *Shuttle Radar Topography Mission* (SRTM) e variação topográfica. Figura adaptada de Marra *et al.* 2014. 35
- Figura 6.** Esquema pareado representando as distâncias entre as amostras que compõe o par (≤ 50 m) e os pares (100 m). 37
- Figura 7.** Riqueza de espécies de passalídeos entre os tratamentos (a esquerda) e com o tamanho das áreas (a direita). 39
- Figura 8.** Abundância de passalídeos entre os tratamentos (a esquerda) e entre o tamanho das áreas (a direita). 40
- Figura 9.** Ordenação das espécies de passalídeos pelas classes de tamanho (G = grande, M = média e P = pequena) das áreas perturbadas e a floresta controle. 41

1. INTRODUÇÃO

Florestas tropicais são sistemas dinâmicos com altas taxas de conversão capazes de mobilizar grandes volumes de carbono. Distúrbios naturais como *blowdowns*, são fenômenos que interferem nesse sistema visto que causam grande mortalidade de árvores (biomassa) na Amazônia (Toledo *et al.* 2012; Espírito-Santo *et al.* 2014; Marra *et al.* 2014; Negrón-Juárez *et al.* 2017). O *blowdown* é uma massa de ar descendente que foi resfriada e empurrada por ventos de altas altitudes, que ao descer forma uma tempestade de vento (Doswell 1993). Como resultado, são disponibilizadas enormes quantidades de substratos para espécies dependentes de madeira morta em grandes escalas na paisagem (Guillaumet 1987; Peterken 1996; Silva *et al.* 2002; Christensen *et al.* 2005; Wirth *et al.* 2009).

Os troncos mortos são fontes de recurso em médio- longo prazo para vários organismos que intermediam a decomposição. Durante esse processo, a madeira sofre modificações físicas e químicas alterando a sua estrutura e qualidade. Dessa forma, ela pode ser caracterizada como um sistema unidirecional de transformação que vai sendo colonizado por diferentes espécies, por exemplo, habitats para artrópodes e fungos, locais de abrigo e de nidificação para vertebrados, germinação de sementes, fonte de carbono e outros elementos cujo regresso ao solo contribui para produtividade da floresta (Grove e Meggs 2003; Müller *et al.* 2005; Müller-Using e Bartsch 2009; Sobral *et al.* 2017). Assim, a madeira morta é um elemento chave para florestas, por sustentar várias relações tróficas e ampla biodiversidade associada (Grove 2002; Seibold *et al.* 2015, 2016).

Insetos que dependem de árvores mortas ou moribundas, de fungos ou de outras espécies que habitam a madeira morta, ao menos em parte do seu ciclo de vida, são classificados como insetos saproxílicos (Speight 1989). No presente trabalho, foram utilizados estudos investigativos de campo para correlacionar a diversidade de besouros passalídeos com madeira morta, todos localizados em trechos de florestas na Amazônia Central. Os passalídeos foram escolhidos para o estudo por serem saproxílicos de primeira ordem (saproxilófagos), ou seja, por se alimentarem e nidificarem em troncos mortos e por se tratar de um dos poucos grupos de coleópteros com taxonomia relativamente bem resolvida para Amazônia (Fonseca e Reyes-Castillo 2004; Boucher 2005; Mattos e Mermudes 2014). A madeira morta reúne vários atributos para estes besouros, no entanto, pouco se conhece sobre essa relação em florestas tropicais (Seibold *et al.* 2015).

Assim sendo, a presente dissertação, foi organizada em dois capítulos, o primeiro com uma abordagem em escala fina (micro-habitat), no qual foram utilizadas variações estruturais de troncos mortos e o segundo em escala de paisagem investigando áreas de floresta afetadas por *blowdowns*. Ambos os manuscritos encontram-se nas normas da revista Acta Amazônica.

2. OBJETIVOS:

Capítulo 1: Efeito da variação estrutural de troncos mortos na assembleia de passalídeos (Scarabaeoidea: Passalidae) em Campinarana na Amazônia Central

Geral

Determinar se a ocorrência dos passalídeos está correlacionada a variações estruturais de troncos mortos encontrados em florestas de Campinarana.

Específicos

Determinar relações entre abundância e composição de espécies com o **(I)** diâmetro e **(II)** as classes de decomposição dos troncos e **(III)** propor uma classificação para as espécies de acordo com o local de construção de suas galerias.

Capítulo 2: Tempestades de vento promovem maior diversidade de besouros saproxílicos na Amazônia Central?

Geral

Determinar se o *blowdown* afeta a diversidade de passalídeos saproxílicos.

Específicos

(I) Comparar a riqueza, abundância e composição de besouros passalídeos entre áreas perturbadas por *blowdown* e a floresta adjacente e **(II)** averiguar se o tamanho da área afeta esta relação.

3. Capítulo 1. Efeito da variação estrutural de troncos mortos na assembleia de passalídeos (Scarabaeoidea: Passalidae) em Campinarana na Amazônia Central

Effect of structural variation of dead trunks on the assemblage of passalids beetles (Scarabaeoidea: Passalidae) in Central Amazonian Campinarana.

Alencar, J. B. R.; Fonseca, C. R. V.; Baccaro, F. B.; Bento, M. F.; Ribeiro, J. M. Efeito da variação estrutural de troncos mortos na assembleia de passalídeos (Scarabaeoidea: Passalidae) em Campinarana na Amazônia Central. Manuscrito formatado para *Acta Amazonica*

Alencar, J. B. R.; Fonseca, C. R. V.; Baccaro, F. B.; Bento, M. F.; Ribeiro, J. M. Effect of structural variation of dead trunks on the assemblage of passalids beetles (Scarabaeoidea: Passalidae) in Central Amazonian Campinarana. Manuscript formatted for *Acta Amazonica*

Efeito da variação estrutural de troncos mortos na assembleia de passalídeos (Scarabaeoidea: Passalidae) em Campinarana na Amazônia Central

Janderson Rodrigues Batista ALENCAR^{1*}, Claudio Ruy Vasconcelos da FONSECA¹; Fabrício Beggionato BACCARO², Matheus BENTO¹, Jefson Morais RIBEIRO¹

¹ Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Entomologia), Av. André Araújo, 2936, Petrópolis, CEP 69067-375 - Manaus, AM, Brasil

² Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Departamento de Biologia, Av. General Rodrigo Octavio Jordão Ramos, 1200, Coroado CEP 69067-005 – Manaus, AM, Brasil

*Autor correspondente: jandersonrn@gmail.com

Abstract

The present study investigated the occurrence of passalids in dead trunks with structural variations. Trunks were found in areas of typical vegetation of Campinarana *stricto sensu* in the state of Amazonas, Brazil. The collections were extended from May to December 2009. The mean diameter of the trunks was measured, their stage of decomposition was classified and the species of Passalidae were classified according to the location of their galleries. We used multiple generalized models (GLM) to investigate the relationship between abundance and MANOVA by permutation to investigate the relationships between predictors and composition. A total of 361 passalids belonging to 13 species were collected from 11 tree species, of which *Aldina heterophylla* represented the highest proportion of logs (55%). Only the diameter of the trunk was related to the abundance of species, in general, trunks with larger diameters presented more individuals. The composition of the species was correlated with the diameter and with the decomposition of the trunks of all species of trees analyzed together and only with the diameter of the trunks of *A. heterophylla*. Most of the species collected in Campinaranas construct their galleries in two or more regions of the trunk. The region that supported a greater number of colonies was the sapwood, followed by the weed and the soil-stem interface. The general habit of passalids found in Campinaranas can mean a strong selection of species that can exploit varied logs, probably to compensate for the low dispersion and isolation in areas with low availability of resources in the Amazon.

Keywords: saproxylic beetles, Coleoptera, rotten trunks, substrate

Resumo

No presente estudo foi investigada a ocorrência dos passalídeos em troncos mortos com variações estruturais. Foram usados troncos encontrados em áreas de vegetação típica de Campinarana *stricto sensu* no estado do Amazonas, Brasil. As coletas se estenderam de maio a dezembro de 2009. Foi medido o diâmetro médio dos troncos, classificados o seu estágio de decomposição e as espécies de Passalidae de acordo com a localização de suas galerias. Usamos modelos generalizados múltiplos (GLM) para investigar a relação entre abundância e MANOVA por permutação para investigar as relações entre os preditores e a composição. Foram coletados um total de 361 passalídeos pertencentes a 13 espécies explorando 11 espécies arbóreas, dentre estas, *Aldina heterophylla* representou a maior proporção de troncos (55%). Somente o diâmetro do tronco esteve relacionado com a abundância de espécies, no geral, troncos com diâmetros maiores apresentaram mais indivíduos. A composição das espécies foi correlacionada com o diâmetro e com a decomposição dos troncos de todas as espécies de árvores analisadas juntas e apenas com o diâmetro dos troncos de *A. heterophylla*. A maioria das espécies coletadas em Campinaranas constroem suas galerias em duas ou mais regiões do tronco. A região que suportou um maior número de colônias foi o alborno, seguido da entrecasca e da interface solo-tronco. O hábito generalista dos passalídeos encontrados em Campinaranas pode significar forte seleção de espécies com habilidades para explorar troncos variados, provavelmente para compensar a baixa dispersão e o isolamento em áreas com pouca oferta de recurso na Amazônia.

Palavras-chave: besouros saproxílicos, Coleoptera, troncos podres, substrato

3.1 Introdução

Os substratos resultantes da mortalidade arbórea são fontes de recurso em médio- longo prazo para vários organismos que intermediam sua decomposição. Troncos mortos representam importantes habitats para artrópodes e fungos, locais de abrigo e de nidificação para vertebrados, germinação de sementes, fonte de carbono e outros elementos cujo regresso gradual ao solo contribui para produtividade da floresta (Grove e Meggs 2003).

Para besouros dependentes da madeira morta (saproxílicos) (Speight 1989), troncos com maior diâmetro, podem agir como *buffers* contra variações na umidade e temperatura externas, além de oferecer maior abundância de recursos e abrigo contra predadores (Grove 2002; Yee *et al.* 2006). A madeira nos estágios iniciais de decomposição apresenta uma certa resistência para escavar galerias, à medida que a decomposição avança a resistência diminui e o substrato se torna nutricionalmente mais assimilável (Magoulick 1998), podendo ocasionar um contínuo *turnover* de espécies saproxílicas. A região do tronco usada para construção das galerias pode refletir o grau de especialização ecológica desses insetos e já foi correlacionada a alguns traços funcionais em besouros passalídeos (Passalidae) (Schuster 1978; Reyes-Castillo e Halffter 1984; Moreno-Fonseca e Amat-García 2016).

Os passalídeos são besouros que constroem suas galerias em troncos mortos caídos (Ohaus 1909; Luederwaldt 1931; Reyes-Castillo 2000). Trata-se de um grupo com taxonomia

relativamente bem resolvida, somada ao conhecimento de aproximadamente 930 espécies, com 101 registros para o Brasil (Fonseca e Reyes-Castillo 2004; Boucher 2005; Mattos e Mermudes 2014), esses besouros compõem um dos poucos grupos saproxílicos com potencial para serem usados em estudos com madeira morta em florestas tropicais (Reyes-Castillo 2000). Troncos mortos reúnem vários atributos de grande relevância para estes insetos, no entanto, pouco se conhece sobre essa relação em florestas tropicais (Seibold *et al.* 2015), sendo o desconhecimento ainda mais evidente em florestas que crescem em áreas de areia branca na Amazônia. Tais áreas, conhecidas como Campinaranas, são menos diversas na escala regional devido à sua natureza fragmentada e condições edáficas e topográficas, que proporcionam baixa adesão e dificultam o enraizamento profundo no solo (Steege *et al.* 2000; Ferry *et al.* 2010; Toledo *et al.* 2011), favorecendo a queda de árvores e disponibilizando substratos para espécies saproxílicas, como os passalídeos.

No presente estudo, investigou-se a ocorrência dos passalídeos em relação às variações estruturais dos troncos mortos encontrados em florestas de Campinarana. Especificamente, determinou-se relações entre abundância e composição de espécies com o (I) diâmetro e (II) as classes de decomposição dos troncos e (III) foi proposto uma classificação para as espécies de acordo com o local de construção de suas galerias (entrecasca, alburno, cerne ou interface solo-tronco).

3.2 Material e métodos

3.2.1 Área de estudo

Este estudo foi conduzido com troncos mortos caídos encontrados em áreas de vegetação típica de Campinarana *stricto sensu* próximo à duas reservas no estado do Amazonas, Brasil (Figura 1).

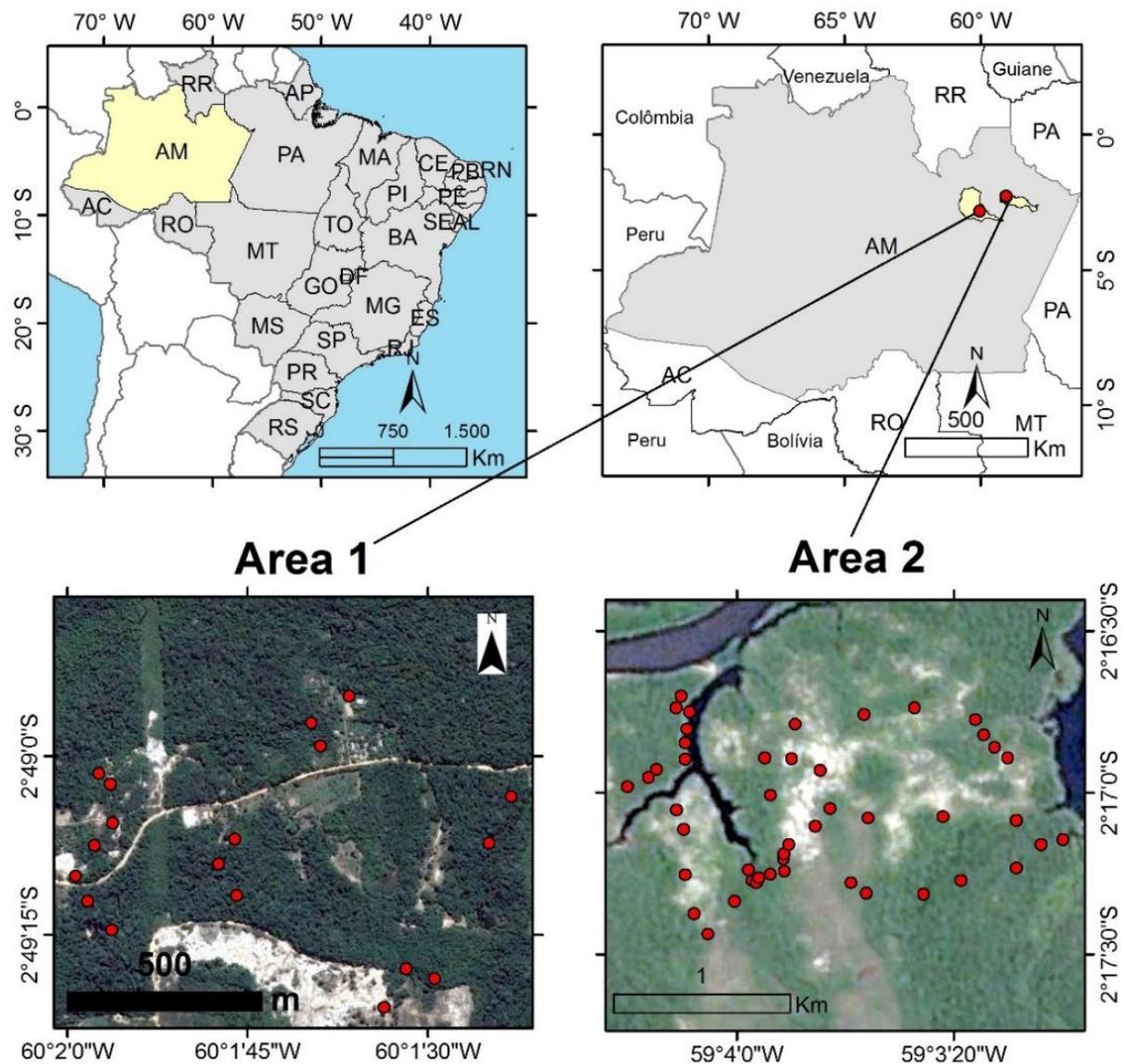


Figura 1. Localização das áreas onde foram amostrados os troncos mortos (pontos vermelhos). Área 1 - Localizada a 8 km da Reserva Biológica de Campina do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e Área 2 - Localizada na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã (RDS Uatumã), ambas na região Nordeste do estado do Amazonas, Brasil.

A primeira área localizada a 8 km da Reserva Biológica da Campina do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia ($2^{\circ}34'S$; $60^{\circ}02'W$) (Figura 1, Área 1). Nesta área, existe um complexo vegetacional de Campina, Campinarana e Floresta de Terra Firme, onde o clima, segundo a classificação de Köppen, é Af, com uma estação seca de maio a outubro e uma estação chuvosa ocorrendo de novembro a abril (Mardegan *et al.* 2009).

A outra área de estudo localizada nos limites da Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã (RDS Uatumã), ($2^{\circ}0' - 2^{\circ}40' S$; $58^{\circ}0' - 59^{\circ}20' W$), que é cortada NE-SW em sua extensão pelo Rio Uatumã, afluente do Rio Amazonas (Figura 1, Área 2). Na área há três tipos principais de vegetação: florestas de terra-firme, onde predominam fitofisionomias de

Floresta Ombrófila Densa, planícies de inundação, cobertas por florestas de igapó e disjunções (manchas) de vegetação de Campinaranas. O clima é Tropical Úmido, com temperatura anual média de 28 °C e precipitação anual média de 2.376 mm, apresentando uma sazonalidade distinta entre as estações chuvosa (fevereiro a abril) e seca (julho a outubro) (IDESAM 2009).

3.2.2 Coleta de dados

As coletas se estenderam de maio a dezembro de 2009 somando um total de 66 unidades amostrais. Cada unidade amostral limitou-se a um tronco morto caído com galerias ativas de passalídeos (presença de adultos e imaturos vivos) com diâmetro ≥ 5 cm, comprimento ≥ 1 m, cada tronco representa uma unidade ecológica importante para os passalídeos e outros organismos saproxílicos (Graham 1925; Grove e Meggs 2003). Os troncos foram identificados e posteriormente completamente cortados (fatia ~ 15 cm) com auxílio de motosserra e/ou facão. As variáveis preditoras registradas foram: o diâmetro, a classe de decomposição e a região onde as galerias foram construídas.

Para obter o diâmetro médio da seção do tronco usamos a média (cm) das suas porções inicial, media e final, utilizando fita diamétrica. Os troncos foram categorizados em pequeno (5-15 cm), intermediário (16-30 cm) e grande (>30 cm). Para classificação da decomposição foi desenvolvido um sistema simplificado de quatro classes baseadas em características visuais propostas por Fonseca (1988) e Castillo e Reyes-Castillo (2003) (Tabela 1). Nos casos em que no mesmo tronco foram encontradas múltiplas classes, foi considerada a que representou maior proporção da decomposição na seção/fatia(s) onde foi encontrada a galeria. A CD1 (ver Tabela 1) foi retirada das análises, pois não foram encontrados passalídeos explorando-a.

Todos os passalídeos encontrados nos troncos foram coletados e acondicionados em frascos de plástico com capacidade de 60 ml contendo solução fixadora de PAMPEL (42% água destilada, 44% álcool 96 °GL, 8% de formalina e 5 a 6% de ácido acético glacial), onde adultos e imaturos foram deixados por 12 horas. Posteriormente foram transferidos para frascos contendo álcool 96% e etiquetados. Os passalídeos foram identificados até espécie utilizando chaves de identificação (Luederwaldt 1931; Vulcano e Pereira 1967; Jiménez-Ferbans *et al.* 2015), comparações com insetos presentes na coleção do INPA e com a ajuda de especialistas. Em seguida, o material foi depositado na coleção Entomológica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA).

Agrupamos as espécies de passalídeos em guildas utilizando a localização de suas galerias, adaptado de Moreno-Fonseca & Amat-Garcia (2016), em: espécies corticais

(entrecasca), alburnícolas (alburno), cernícolas (cerne), solo-troco (interface solo-tronco) ou generalistas para as que foram encontradas em duas ou mais estratificações.

3.2.3 Análise dos dados

Como encontramos somente uma espécie em cada tronco investigado, avaliamos as relações entre abundância e composição dos passalídeos com as características dos troncos. Usamos modelos generalizados (GLM) para analisar a relação entre abundância dos passalídeos com o diâmetro e com a classe de decomposição dos troncos, investigando todas as espécies de árvores juntas e somente os troncos de *Aldina heterophylla*. Esta espécie representa 55% dos troncos encontrados e é frequentemente citada como dominante em Campinarana (Vicentini 2004; Guimarães e Bueno 2015; Targhetta *et al.* 2015). Usamos modelos com distribuição binomial negativa para acomodar a dispersão dos dados de contagem (Zuur *et al.* 2009). Criamos modelos nulos para cada variável dependente e comparamos os modelos completos (com as duas variáveis preditoras) com os respectivos modelos nulos (somente intercepto) usando análise de variância. Estimamos o pseudo-r² proposto por McFadden's como uma medida do ajuste dos modelos (Long 1997). Posteriormente usamos gráficos de parciais para representar as relações entre cada variável preditora, controlado estatisticamente o efeito da outra variável (Breheny e Burchett 2017).

Usamos MANOVA por permutação (Anderson 2001), baseado no índice de Bray-Curtis, para investigar as relações entre diâmetro e classe de decomposição dos troncos e a composição de Passalidae. Rodamos análises para os passalídeos encontrados em todas as espécies de árvores e somente dos indivíduos encontrados em troncos de *Aldina heterophylla*. Em ambos os modelos rodamos 999 permutações. Todas as análises e gráficos foram realizadas no Programa R (R core team 2017).

3.3 Resultados

Foram coletados um total de 361 passalídeos pertencentes a 13 espécies explorando 66 troncos mortos caídos de 11 espécies arbóreas, destas *Aldina heterophylla* representou a maior proporção de troncos (36 troncos, representando 55% dos troncos investigados). As espécies de passalídeos com maior número de indivíduos coletados foram: *Veturius paraensis* Luederwaldt, 1927 com 79 indivíduos (21.9%), *Passalus epiphanooides* (Kuwert, 1891) com 74 (20.5%), *Veturius transversus* (Dalman, 1817) com 59 (16.3%) e *Passalus rhodocanthopoides* (Kuwert, 1891) com 54 indivíduos (15%) (Tabela 2).

3.3.1 Abundância de Passalidae

Em ambos os modelos (troncos de todas as espécies e apenas de *A. heterophylla*) somente o diâmetro do tronco esteve relacionado com a abundância de espécies (Figura 2). O modelo usando dados de todas as espécies de árvores explicou 12.03% da variância dos dados ($p = 0.014$), já o pseudo- r^2 usando troncos de *A. heterophylla* explicou 25.67% da variância original dos dados ($p = 0.005$). Nos dois casos, troncos com diâmetros maiores apresentaram mais indivíduos (todas as espécies, $p = 0.002$; *A. heterophylla*, $p = 0.002$), já a abundância de passalídeos não foi correlacionada com as classes de decomposição em nenhum dos modelos testados (todas as espécies, $p = 0.767$; *A. heterophylla*, $p = 0.979$).

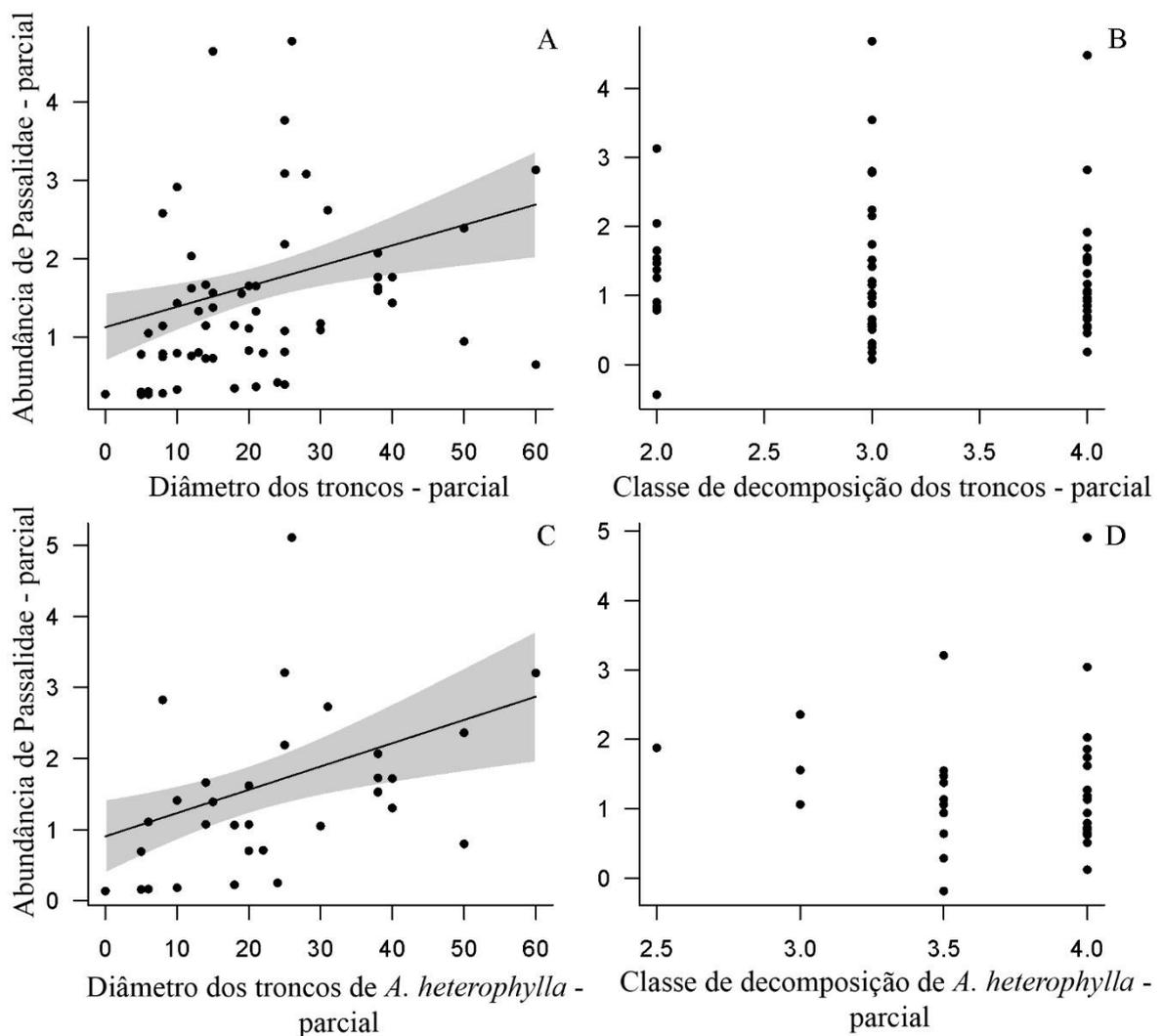


Figura 2. Abundância de passalídeos pelo diâmetro e classes de decomposição de troncos mortos caídos; a) com os troncos mortos de todas as espécies vegetais e b) apenas com os troncos mortos de *A. heterophylla*.

3.3.2 Composição de Passalidae

A composição das espécies de passalídeos foi correlacionada com o diâmetro ($r^2= 0.056$; $p= 0.002$) e classe de decomposição ($r^2= 0.05$; $p= 0.003$) no modelo generalizado (troncos de todas as espécies de árvores), de modo que poucas espécies foram coletadas exclusivamente em classes específicas de diâmetro (Figura 3).

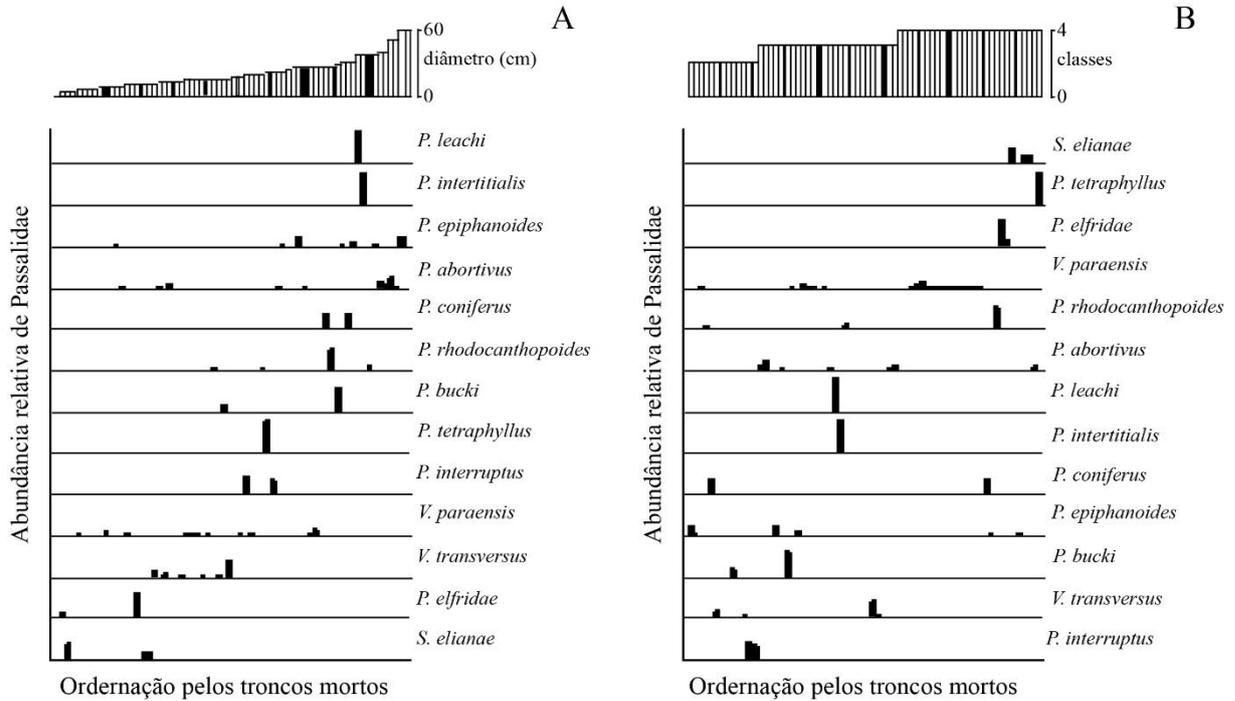


Figura 3. Ordenação das espécies de passalídeos pelo diâmetro e decomposição dos troncos de todas as espécies vegetais. a) diâmetro dos troncos e b) classes de decomposição dos troncos (ver Tabela 1).

As espécies coletadas com maiores amplitudes de exploração do diâmetro e em todas as classes de decomposição foram *Passalus rhodocanthopoides*, *P. epiphanooides*, *Veturius paraensis*. e *Passalus abortivus* Percheron, 1835. Já *Passalus bucki* Luederwaldt, 1931 foi encontrada explorando as classes de pequeno e intermediário diâmetro nos estágios CD2 e CD3 e *Passalus coniferus* Eschscholtz, 1829 nas de intermediário e grande diâmetro nos estágios CD2 e CD4. As demais foram coletadas em apenas uma classe, *Spasalus elianae* Fonseca, 1992, *Passalus elfriedae* Luederwaldt, 1931 e *V. transversus* todas em CD2 e CD3 na classe de pequeno diâmetro; *Passalus interruptus* Linnaeus, 1758 em CD2 e *Popilius tetraphyllus* (Eschscholtz, 1829) em CD4 ambas em diâmetro intermediário e *Paxillus leachi* MacLeay, 1819 e *Passalus interstitialis* Eschscholtz, 1829 em troncos de grande diâmetro em CD3.

A composição das espécies de passalídeos também foi correlacionada com o diâmetro considerando apenas os troncos de *A. heterophylla* ($r^2= 0.125$; $p= 0.002$), mas não foi correlacionada com as classes de decomposição ($r^2= 0.017$; $p= 0.740$) (Figura 4).

As espécies encontradas explorando maior amplitude do diâmetro e classes de decomposição em *Aldina heterophylla* foram *P. epiphanooides* e *Veturius paraensis*. *Passalus rhodocanthopoides* e *P. abortivus* também foram coletadas em todas as classes de decomposição, mas apenas em diâmetros específicos, a primeira em troncos de diâmetros intermediários e a segunda em troncos de grande diâmetro. As demais foram coletadas em apenas uma classe de diâmetro e de decomposição (ver Figura 4).

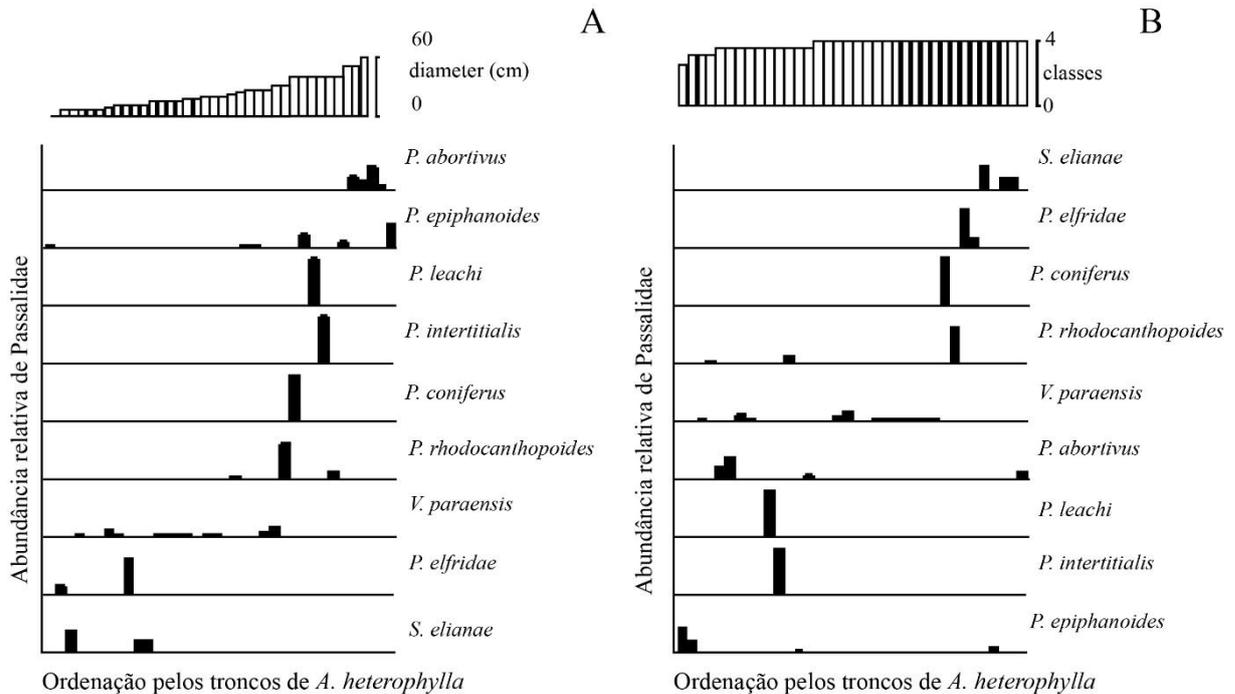


Figura 4. Ordenação das espécies de passalídeos pelo diâmetro e decomposição dos troncos de *Aldina heterophylla*. a) diâmetro dos troncos e b) classes de decomposição dos troncos (ver Tabela 1).

3.3.3 Classificação das guildas

A classificação das espécies de passalídeos de acordo com a localização de suas galerias indica que a maioria das espécies coletadas em Campinaranas exploram duas ou mais regiões do tronco. A região que suportou um maior número de colônias foi o alburno (35 colônias), seguido da entrecasca (15 colônias) e a interface solo-tronco (14 colônias), em contraste com o cerne com apenas duas colônias encontradas. *P. epiphanooides* e *V. paraensis* foram classificadas como generalistas (preferência por alburno), encontradas em três ou mais estratificações; *P. rhodocanthopoides*, *P. abortivus*, *P. coniferus*, *P. bucki* e *V. transversus* em duas estratificações; *P. leachi* e *P. interstitialis* como corticais; *S. eliana* como alburnícola, e *P. elfriedae* e *P. tetraphyllus* como espécies de solo-tronco (Tabela 3).

Não foi classificada nenhuma espécie exclusivamente cernícola, apenas duas colônias de *Passalus epiphanoides* foram encontradas explorando esta região. A soma das espécies coletadas em mais de uma estratificação representa 89% da abundância total de indivíduos.

3.4 Discussão

Nosso estudo sugere que a ocorrência da maioria das espécies de passalídeos em Campinaranas está correlacionado a seu hábito generalista em explorar troncos mortos (Luederwaldt 1931; Castillo e Reyes-Castillo 2003). Provavelmente para compensar a pouca abundância de recursos das Campinaranas e à baixa dispersão desses besouros (Galindo-Cardona *et al.* 2007; Jackson 2010). Castillo e Reyes-Castillo (2003) relatam esta generalidade para os besouros passalídeos ao compilarem dados sobre a exploração de troncos mortos em várias regiões biogeográficas, eles registraram troncos mortos de 299 espécies arbóreas pertencentes a 61 famílias de dicotiledôneas sendo exploradas, este número somado as 11 espécies registradas neste trabalho eleva esse número para 310. Assim, esta ampla capacidade de exploração reforça a ideia de que Passalidae é um grupo generalista, essa habilidade os favorece habitar as Campinaranas que em contraste a outras fitofisionomias Amazônicas, apresenta menor abundância de recursos (Anderson 1981; Aragão *et al.* 2009).

Diferenças na assembleia de outros besouros saproxílicos entre troncos de grande e pequeno diâmetro foram documentadas em Floresta Boreal na Escandinávia (Siitonen 2001), Canadá (Hammond *et al.* 2004), Florestas de Coníferas na América do Norte (Maser e Trappe 1984; Edmonds e Marra 1999) e em Florestas Úmidas de Eucalipto na Tasmânia (Yee 2005). No geral, esta especificidade está correlacionada à tolerância a faixas específicas de umidade, temperatura e outros atributos indiretos que o diâmetro do tronco oferece (Graham 1925; Grove 2002). Em contraste, a composição de espécies de passalídeos não foi explicada amplamente pelo diâmetro dos troncos na Campinarana, pois a maioria das espécies foram coletadas em troncos com diâmetros variados. Essa falta de especificidade pode significar maior tolerância a variações climáticas e fortalece a ideia de que os besouros passalídeos que habitam estas áreas são generalistas.

As Campinaranas são ambientes naturalmente mais abertos com vegetação adaptada a alta irradiação solar (Rodrigues e Gonçalves 2014), tornando os troncos caídos mais expostos ao sol e a dessecação (Graham 1925). Assim, as poucas espécies coletadas exclusivamente em diâmetros específicos, como *S. elianae* e *P. elfriedae* (diâmetro <10 cm), provavelmente possuem tolerâncias climáticas diferentes das espécies com ampla capacidade de exploração. Padrões similares foram encontrados para *Spasalus balachowskyi* em ramos de árvores de 5-6

cm na cidade de Leticia na Colômbia (Amat-García e Reyes-Castillo 2007). Boucher, (1986) relata que esta espécie é comumente encontrada em ramos finos caídos do dossel da floresta em Saül na Guiana Francesa, possivelmente estas espécies compartilham atributos ecológicos similares.

O diâmetro dos troncos é uma variável correlacionada a vários atributos ecológicos importantes para besouros saproxílicos. Em geral, troncos com diâmetros maiores são considerados habitats mais estáveis que troncos menores (Southwood 1977; Grove e Meggs 2003). As espécies que somaram maiores abundâncias relativas foram coletadas em troncos com diâmetros >30 cm, como *P. epiphanoides* e *P. abortivus*, essa condição favorece sobreposições de gerações e acúmulo de indivíduos, importantes para o comportamento subsocial dos passalídeos (Ohaus 1909; Luederwaldt 1931; Reyes-Castillo 2000), visto que, troncos de grande diâmetro (>30 cm) têm maior volume de recursos e tendem a demorar mais para se decompor (Stone *et al.* 1998; Chambers *et al.* 2000; Mackensen *et al.* 2003). Além de fornecerem refúgios contra dessecação, incêndios florestais (Meggs e Taylor 1999; Michaels e Bornemissza 1999) e ataque de predadores. Dessa forma, espécies que conseguirem explorar esta condição têm potencial para persistirem por mais tempo nas Campinaranas.

Em Campinarana os besouros passalídeos iniciam a colonização do tronco a partir de CD2 e à medida que a decomposição avança surgem outras espécies, concentrado a maioria das espécies nas classes intermediárias. No entanto, o sistema de classificação da decomposição proposto explicou pouco da composição de espécies. Novamente parece que o hábito generalista dos besouros passalídeos pode ser a explicação, pois a maior parte foram coletados troncos em duas ou mais classes de decomposição. Oito das 13 espécies do modo generalizado (troncos mortos de todas as espécies vegetais) iniciam a colonização no CD2 e continuam nas classes seguintes, sendo apenas *Passalus interruptus* coletada exclusivamente nessa classe. Outras espécies também foram encontradas nestes estágios, explorando a região da entrecasca de troncos caídos na Guayana Francesa (Boucher 1986), no México (Castillo 1987) e na Sierra del Rosario em Cuba (Rodriguez 1985, Rodriguez y Zorrilla 1986). Estes resultados estão de acordo com os observados por Castillo e Reyes-Castillo, (2003) que relatam que a maioria dos passalídeos adultos preferem colonizar troncos em estágios intermediários de decomposição. A ocorrência destes besouros pode estar correlacionada a alterações na estrutura e qualidade na madeira morta ao longo da decomposição.

Fonseca (1988) em um estudo realizado em Floresta de Terra Firme na Amazônia Central, encontrou *Passalus latifrons* e *Passalus convexus* iniciando a colonização na segunda classe de decomposição, o autor sugere que a ocorrência destas espécies pode estar

correlacionada a detoxificação da madeira promovida previamente por ação de microrganismos. Estudos realizados em outras regiões descrevem o processo de decomposição como um processo unidirecional de modificações ao longo tempo e espaço (Mackensen *et al.* 2003). É possível que estas modificações possibilitem segregações das espécies a micro-habitats e a micro-organismos específicos (Haack e Slansky 1987; Lawrence 1989; Speight 1989; Cline e Leschen 2005; Schigel 2012). Elas parecem representar diferentes nichos ecológicos para espécies (Maser *et al.* 1979). No entanto, no modo generalizado, apenas 5% da variação na composição dos besouros passalídeos nas Campinaranas foi explicada pelo sistema de classes de decomposição proposto. Eles parecem não seguir este padrão, sendo a maioria capaz de explorar troncos em várias fases da decomposição, sempre a partir da segunda fase (CD2).

A generalidade dos besouros passalídeos também se revela no local usados para construção das galerias nos troncos mortos. Assim, a proposta de classifica-los baseada na localização de suas galerias não foi eficaz, pois a maioria das espécies coletadas construíram suas galerias em duas ou mais estratificações, evidenciando sua habilidade em explorar diferentes micro-habitats para alimentação e abrigo. As regiões onde se observou maior densidade de colônias e espécies foi no alburno, entrecasca (zona entre a casca interna e o alburno) e a interface solo tronco. Acredita-se que essa agregação seja resultado do maior valor nutricional (Taylor *et al.* 2002; Jia *et al.* 2017) e das condições microclimáticas ofertadas nestas estratificações.

O alburno e entrecasca são regiões fisiologicamente mais ativas durante o crescimento secundário da árvore, a casca interna (zona entre o câmbio vascular e a casca externa) e o alburno estão mais sujeitos a decomposição por concentrarem maior presença de umidade, reservas energéticas e permeabilidade, bem como menores quantidades de extrativos tóxicos (compostos fenólicos e ácidos resiníferos) e lignina que o cerne e a casca externa (USDA-FS Forest Products Laboratory 1999; Taylor *et al.* 2002; Jia *et al.* 2017). A interface solo-tronco foi a terceira região mais explorada, o contato direto com o solo parece criar condições favoráveis a decomposição, o mesmo padrão foi encontrado para *Taeniocerus bicanthatus* em Sabá na porção norte da ilha de Bornéu na Malásia (Kon e Johki 1987). As espécies que ocorrem predominante neste estrato provavelmente são mais dependentes da umidade.

3.5 Conclusões

O hábito generalista dos passalídeos em explorar troncos mortos em Campinaranas pode significar forte seleção evolutiva, provavelmente para compensar a baixa dispersão (Galindo-Cardona *et al.* 2007; Jackson 2010) e o isolamento em áreas com condições climáticas extremas

e pouca oferta de recursos (Anderson 1981; Aragão *et al.* 2009; Fine *et al.* 2010), pois as análises usando o diâmetro e as classes de decomposição dos troncos mortos explicaram pouco da composição de espécies. A maioria das espécies coletadas construíram suas galerias em mais de uma estratificação, parece haver uma preferência pelo alburno, entrecasca e a interface solo-tronco, provavelmente pela maior presença de humidade e valor nutricional destas regiões. No geral, troncos de diâmetros maiores suportam colônias mais numerosas, principalmente para os troncos de *A. heterophylla*. No entanto, a baixa amostragem de algumas espécies, como *S. elianae*, pode ser devido a negligência de coletas em troncos de diâmetro menores em estágios avançados de decomposição, assim combinar esses resultados poderiam fornecer valiosas pistas para coleta desses besouros e ampliar o entendimento da correlação entre madeira morta e passalídeos em Campinaranas na Amazônia.

3.6 Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento desse projeto, ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) pela logística e suporte. À equipe de Anatomia de Madeira do INPA pela identificação das espécies botânicas. Ao Fernando Pinto, Márcio Barbosa e Luís Aquino pela coleta do material em campo. À Zayra Sátyro e Kamille Vieira pelas contribuições nas primeiras versões desse manuscrito. E ao Danilo Bento pela ajuda na confecção dos mapas.

3.7 Legendas de figuras

Figura 1. Localização das áreas onde foram amostrados os troncos mortos (pontos vermelhos). Área 1 - Localizada na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã (RDS Uatumã) e Área 2 - Localizada a 8 km da Reserva Biológica de Campina do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, ambas na região Nordeste do estado do Amazonas, Brasil.

Figura 2. Abundância de passalídeos pelo diâmetro e classes de decomposição de troncos mortos caídos; a) com os troncos mortos de todas as espécies vegetais e b) apenas com os troncos mortos de *A. heterophylla*.

Figura 3. Ordenação das espécies de passalídeos pelo diâmetro e decomposição dos troncos de todas as espécies vegetais. a) diâmetro dos troncos e b) classes de decomposição dos troncos (ver Tabela 1).

Figura 4. Ordenação das espécies de passalídeos pelo diâmetro e decomposição dos troncos de *Aldina heterophylla*. a) diâmetro dos troncos e b) classes de decomposição dos troncos (ver Tabela 1).

3.8 Tabelas

Tabela 1. Classes de decomposição dos troncos caídos.

| Classe | Descrição |
|--------|--|
| CD1 | Casca firmemente presa ao tronco; madeira sólida. |
| CD2 | Casca parcialmente largando; pode ser facilmente desprendida do tronco com auxílio da unha. |
| CD3 | Casca quando presente encontrada apenas na interface solo tronco; as camadas exteriores desintegram facilmente; o cerne ainda é sólido. |
| CD4 | Casca totalmente ausente; a madeira pode ser fragmentada manualmente, muita umidade presente, parcialmente coberta de musgo e vegetação; misturada com o solo da floresta. |

Tabela 2. Riqueza e abundância de passalídeos por espécie vegetal.

| Espécie | Abundância | Espécie vegetal | Nº troncos |
|-----------------------------------|------------|-------------------------------|------------|
| <i>Passalus epiphanooides</i> | 43 | <i>Aldina heterophylla</i> | 6 |
| | 25 | <i>Minuartia guianensis</i> | 2 |
| | 3 | <i>Vatairea paraensis</i> | 1 |
| | 3 | <i>Annona foetida</i> | 1 |
| <i>Veturius paraensis</i> | 70 | <i>Aldina heterophylla</i> | 13 |
| | 2 | <i>Pradosia praealta</i> | 1 |
| | 2 | <i>Couepia longipendula</i> | 1 |
| | 5 | NI (decomposto) | 4 |
| <i>Passalus rhodocanthopoides</i> | 47 | <i>Aldina heterophylla</i> | 3 |
| | 5 | <i>Simarouba amara</i> | 1 |
| | 1 | <i>Swartzia ingaefolia</i> | 1 |
| | 1 | NI (decomposto) | 1 |
| <i>Passalus abortivus</i> | 23 | <i>Aldina heterophylla</i> | 4 |
| | 2 | <i>Manilkara surinamensis</i> | 1 |
| | 3 | <i>Pradosia praealta</i> | 2 |
| | 6 | NI (decomposto) | 2 |
| <i>Veturius transversus</i> | 13 | <i>Duroia sp.</i> | 1 |
| | 2 | <i>Swartzia ingaefolia</i> | 1 |
| | 44 | NI (decomposto) | 4 |
| <i>Passalus bucki</i> | 16 | <i>Scleronema praecox</i> | 1 |
| | 5 | <i>Simarouba amara</i> | 1 |
| <i>Passalus coniferus</i> | 3 | <i>Aldina heterophylla</i> | 1 |
| | 3 | <i>Simarouba amara</i> | 1 |
| <i>Passalus interruptus</i> | 9 | NI (decomposto) | 2 |
| <i>Spasalus elianae</i> | 4 | <i>Aldina heterophylla</i> | 5 |
| <i>Passalus interstitialis</i> | 5 | <i>Aldina heterophylla</i> | 1 |
| <i>Paxillus leachi</i> | 6 | <i>Aldina heterophylla</i> | 1 |
| <i>Passalus elfriedae</i> | 5 | <i>Aldina heterophylla</i> | 2 |
| <i>Popilius tetraphyllus</i> | 5 | NI (decomposto) | 1 |

Tabela 3. Classificação das guildas de Passalidae de acordo com a localização de suas galerias (estratificação) em troncos mortos caídos. Os números representam a quantidade de colônias encontradas em cada estratificação.

| Espécie | Entrecasca | Alburno | Cerne | Solo-tronco | Guilda |
|-----------------------------------|-------------------|----------------|--------------|--------------------|----------------------|
| <i>Passalus epiphanooides</i> | 1 | 7 | 2 | 1 | Generalista |
| <i>Veturius paraensis</i> | 1 | 10 | 0 | 9 | Generalista |
| <i>Passalus rhodocanthopoides</i> | 3 | 3 | 0 | 0 | Cortical/Alburnícola |
| <i>Passalus abortivus</i> | 4 | 5 | 0 | 0 | Cortical/Alburnícola |
| <i>Paxillus leachi</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | Cortical |
| <i>Passalus interstitialis</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | Cortical |
| <i>Passalus coniferus</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | Cortical/Alburnícola |
| <i>Passalus elfriedae</i> | 0 | 0 | 0 | 2 | Solo-tronco |
| <i>Spasalus elianae</i> | 0 | 3 | 0 | 0 | Alburnícola |
| <i>Passalus bucki</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | Cortical/Alburnícola |
| <i>Veturius transversus</i> | 1 | 5 | 0 | 0 | Cortical/Alburnícola |
| <i>Passalus interruptus</i> | 1 | 0 | 0 | 1 | Cortical/solo-tronco |
| <i>Popilius tetrphyllus</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | Solo-tronco |

4. Capítulo 2. Tempestades de vento promovem maior diversidade de besouros saproxílicos na Amazônia Central?

Windstorms promote increases diversity of saproxílicos beetles in Central Amazon?

Alencar, J. B. R.; Fonseca, C. R. V.; Baccaro, F. B. Tempestades de vento promovem maior diversidade de besouros saproxílicos na Amazônia Central? Manuscrito formatado para *Acta Amazonica* (periódico ainda não definido)

Alencar, J. B. R.; Fonseca, C. R. V.; Baccaro, F. B. Windstorms promote increases diversity of saproxílicos beetles in Central Amazon? Manuscript formatted for *Acta Amazonica* (Periodic not yet defined)

Tempestades de vento promovem maior diversidade de besouros saproxílicos na Amazônia Central?

Janderson Rodrigues Batista ALENCAR^{1*}, Claudio Ruy Vasconcelos da FONSECA¹;
Fabrício Beggiato BACCARO²

¹ Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Entomologia), Av. André Araújo, 2936, Petrópolis, CEP 69067-375 - Manaus, AM, Brasil

² Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Departamento de Biologia, Av. General Rodrigo Octavio Jordão Ramos, 1200, Coroado CEP 69067-005 – Manaus, AM, Brasil

*Autor correspondente: jandersonrn@gmail.com

Abstract

In this study we examined the effect of blowdown in the passalids beetles assemblage. The objectives were to determine if there are differences in the richness, abundance and composition of species: between affected areas and the adjacent forest and with the size of the disturbed area. The collections were conducted in three areas affected by blowdowns in the state of Amazonas, Brazil. The period was from November/2016 to June/2017. We used multiple generalized models (GLM) to investigate the relationships between richness and abundance, and MANOVA by permutation to investigate the relationships between predictors and species composition. A total of 245 passalids belonging to four genera and 12 species were collected in the three disturbed areas and the control, totaling 54 samples and a total of 6,925 m³ of dead wood (81 logs). Greater species richness and abundance were found in the areas affected by the blowdown and surprisingly the size of the disturbed area had an inverse proportional effect on the richness and abundance of species. Species composition was only correlated with area sizes. The results of this study suggest that it is possible to predict effects of blowdown on the diversity of passalids explored here. The approach indicates that blowdown can modify the way these species distribute in tropical forests.

Keywords: blowdown, disturbed area, dead wood, tree mortality, Passalidae

Resumo

Neste estudo examinamos o efeito de tempestades de vento (*blowdown*) na assembleia de besouros passalídeos. Os objetivos foram determinar se há diferenças na riqueza, abundância e composição de espécies: entre áreas afetadas e a floresta adjacente e com o tamanho da área perturbada. As coletas foram realizadas em três áreas afetadas por *blowdowns* no estado do Amazonas, Brasil. O período se entendeu de novembro/2016 a junho/2017. Usamos modelos generalizados múltiplos (GLM) para investigar relações entre a riqueza, abundância e MANOVA por permutação para composição. Foram coletados um total de 245 passalídeos pertencentes a quatro gêneros e 12 espécies nas três áreas perturbadas e o controle, somando 54 amostras e um total de 6.925 m³ de madeira morta (81 troncos). Foi encontrado maior riqueza

e abundância de espécies nas áreas afetadas pela tempestade de vento. Por outro lado, o tamanho da área perturbada teve um efeito inversamente proporcional na riqueza e abundância de espécies. A composição de espécies apenas esteve correlacionada com os tamanhos das áreas. Os resultados deste estudo sugerem que é possível prever efeitos de tempestades de vento na diversidade de passalídeos aqui explorados. A abordagem indica que tempestades de vento podem modificar a forma como estas espécies se distribuem em florestas tropicais.

Palavras-chave: *blowdown*, área perturbada, madeira morta, mortalidade de árvores, Passalidae

4.1 Introdução

A queda de árvores é um distúrbio frequente no regime natural de perturbação de florestas temperadas e tropicais (Pickett e White 1985). As modificações locais resultantes deste distúrbio têm um papel importante na manutenção da biodiversidade (Strong 1977; Hubbell *et al.* 1999; Schnitzer e Carson 2001; Bouget 2005*a, b*), principalmente para espécies dependentes de madeira morta (saproxílicas) (Speight 1989; Seibold *et al.* 2015). Os principais processos que atuam em áreas perturbadas provavelmente são mediados por mecanismos compensatórios ou *trade-offs* entre a capacidade competitiva e a resistência ao distúrbio ou à predação das espécies (Petraitis *et al.* 1989). Os membros de uma espécie podem ser bons competidores ou resistir as perturbações, mas na maioria dos casos não são bons em ambos. De acordo com essa suposição, as áreas onde a perturbação é mais severa os bons competidores são mais afetados, conseqüentemente, maior mortalidade destas espécies é acompanhada de mais recrutamento de outras espécies mais resistentes ao distúrbio (Petraitis *et al.* 1989).

As tempestades de vento (*blowdown*) agem como uma força impulsionadora da mortalidade de árvores, disponibilizando grandes quantidades de madeira morta em pontos na floresta, que modificam a abundância e padrões de distribuição destes recursos em grandes escalas na paisagem (Bouget e Duelli 2004). Há registros destas tempestades na região central e oeste da Amazônia, entre os estados do Amazonas e do Pará, se prolongando até o extremo oeste do Peru, Equador e Colômbia (Nelson *et al.* 1994). Na Amazônia Central eles são frequentemente de pequena escala, ocasionando manchas com diferentes intensidades de danos na matriz florestal (Negrón-Juárez *et al.* 2017), onde as áreas mais altas (platô) e inclinadas (vertente) estão mais susceptíveis a perturbação (Toledo *et al.* 2012; Marra *et al.* 2014). Estas tempestades criam áreas passíveis de serem usadas em estudos com insetos dependentes de madeira morta, pois criam uma heterogeneidade de habitats no tempo e espaço para estas espécies (Bouget 2005*a, b*).

Mudanças nos padrões de diversidade ocasionadas pela queda de árvores foram atestadas para vários grupos animais e vegetais em diversas regiões. Na Amazônia Central para várias espécies arbóreas (Marra *et al.* 2014), sudeste da Alemanha para briófitas (Palisaar e Poschlod 2000), leste dos Estados Unidos, a oeste da Carolina do Norte para mamíferos, anfíbios e répteis (Greenberg 2001, 2002), condado de Champaign, Illinois para aves (Blake e Hoppes 1986), no sudeste da França, Floresta de Fontainebleau para microfauna do solo (Arpin *et al.* 1998), Aalst na Bélgica para minhocas (Nachtergale *et al.* 2002) e a noroeste de Luquillo em Porto Rico para caracóis terrestres (Alvarez e Willig 1993). De forma geral, os resultados desses estudos sugerem que as clareiras aumentam a diversidade local. Habitats florestais mais abertos nas regiões Sul e Oeste da Finlândia apresentaram assembleias saproxílicas específicas (Kaila *et al.* 1997). Estudos com formigas de liteiras na Costa Rica encontraram maior riqueza de espécies nas machas criadas pela queda de árvores do que nos locais de floresta não afetados (Patrick *et al.* 2012). Outros estudos incorporando vários táxons de animais em áreas perturbadas por tempestades de vento no leste da Suíça encontraram uma riqueza de espécies 50% maior nas clareiras do que nas parcelas vizinhas de floresta não perturbada (Duelli *et al.* 2002).

Padrões similares foram reportados para besouros saproxílicos. Bouget (2005b) registrou diferenças na composição das assembleias de besouros entre clareiras e áreas não perturbadas dois anos após a tempestade. O elevado número de espécies que colonizam as clareiras e estão ausentes nas áreas não perturbadas enfatiza a importância das clareiras para os processos de dispersão das espécies. Wermelinger *et al.*, (2002) investigando a sucessão ocasionada 10 anos após uma grande tempestade no leste da Suíça, encontraram uma riqueza duas a quatro vezes maior e uma abundância 30-500 vezes maior de besouros cerambicídeos e buprestídeos nas áreas afetadas do que nos controles florestais. Apesar dos esforços, os efeitos de tempestades de vento sobre a diversidade de insetos são mal compreendidos principalmente em florestas tropicais (Seibold *et al.* 2015).

Embora os passalídeos sejam considerados saproxílicos generalistas na exploração de troncos mortos (ver capítulo 1), a baixa capacidade de dispersão (Galindo-Cardona *et al.* 2007; Jackson 2010) torna estas espécies com menor habilidade competitiva para encontrar novos substratos (troncos mortos) em áreas com pouca densidade de árvores mortas. Com isso, acredita-se que o maior sucesso destas espécies esteja relacionado aos locais onde a tempestade de vento foi mais severa, devido a maior disponibilidade e densidade de troncos mortos, pois espécies com baixa mobilidade requerem prioritariamente menores distâncias entre os locais de nidificação/alimentação (Ranius 2006; Lindbladh *et al.* 2007).

Neste estudo avaliou-se a influência de áreas perturbadas por tempestades de vento na assembleia de besouros passalídeos. Os objetivos foram determinar se *blowdown* afetam a diversidade de passalídeos saproxílicos. Especificamente, (I) comparar a riqueza, abundância e composição de besouros passalídeos entre áreas perturbadas por *blowdown* e a floresta adjacente e (II) averiguar se o tamanho da área afeta esta relação.

4.2 Materiais e métodos

4.2.1 Área de estudo

A pesquisa foi conduzida na Estação Experimental de Silvicultura Tropical (EEST) (2°61'S; 60°20'W) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Em três áreas afetadas por tempestades de vento com alta mortalidade arbórea (Figura 5) (Marra *et al.* 2014).

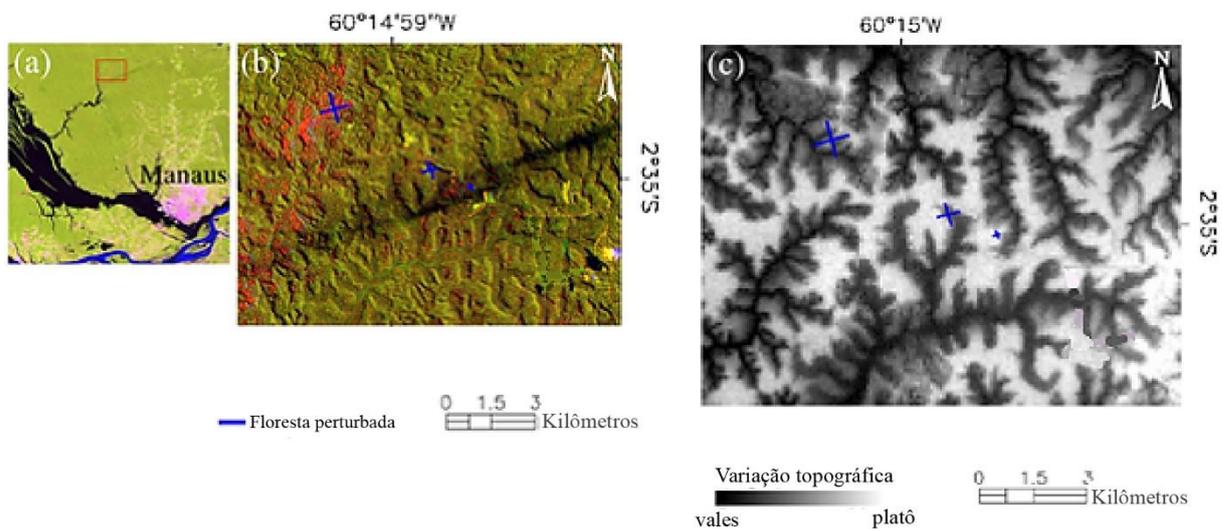


Figura 5. Áreas de estudo próximas ao Rio Solimões e Rio Negro, Amazonas, Brasil. Legenda: (a) Composição Landsat RGB das áreas estudadas (inserção vermelha); (b) áreas amostradas (inserções azuis), indicando os locais afetados pela tempestade de vento; (c) modelo de elevação *Shuttle Radar Topography Mission* (SRTM) e variação topográfica. Figura adaptada de Marra *et al.* 2014.

De modo geral, o relevo e o tamanho das áreas são diferentes (Figura 5c), a variação topográfica é de 40 a 180 metros (a.s.l) e os tamanhos entre 6,0 a 31,8 ha. A área classificada como pequena com altitude média de 100,86 m (a.s.l) e com aproximadamente 6,0 ha, a área média com 81,53 m (a.s.l) com 13,0 ha e a área grande com 64,52 m (a.s.l) e 31,8 ha. Nas áreas mais altas há uma maior concentração de argila (latossolos), nas áreas de encostas e vales há grandes concentrações de areia (espodossolos) e estão sujeitos a inundações sazonais. Há uma rede de drenagem que escoar direto para o Rio Negro e Rio Cuieiras. A temperatura média mensal é de 26 °C (Ranzani 1980; Sombroek 2001), e precipitação anual é de 2.600 mm, com um período de estiagem entre julho e setembro (Higuchi *et al.* 2011), o período mais chuvoso ocorre entre dezembro e maio, a umidade relativa varia de 84% a 90% (RADAM 1978). A

vegetação é típica de floresta tropical de terra-firme, com altura do dossel variando entre 30 e 37 m, podendo algumas árvores atingir 55 m (Rankin-de-Mérona *et al.* 1992).

4.2.2 Delineamento amostral

Foram distribuídos 27 pares amostrais, sendo 27 amostras nas áreas de floresta perturbada (cruz azul nas Figura 5 b e c) e 27 amostras em áreas de floresta não perturbada (controle). Sendo 18 amostras para área pequena, 16 para a área média e 20 para a área grande. O número desigual de amostras entre as áreas foi devido a variação na densidade de troncos mortos encontrados nos locais. A padronização pareada considerou o volume mínimo de 0,122 m³ de madeira morta por amostra e o estado de decomposição do tronco (ver Tabela 1). Este volume de madeira morta representa o valor de três troncos com DAP (diâmetro à altura do peito) médio de $21 \pm 0,7$ cm de árvores mortas encontradas na EEST e o comprimento médio do tronco de 11,6 m (altura até primeiro ramo) para floresta de terra firme na Amazônia Central (Rankin-de-Mérona *et al.* 1992; Marra *et al.* 2014). Como o modelo pareado requer uma condição similar entre as amostras que compõe o mesmo par, a distância não excedeu 50 m. Já a distância mínima adotada entre os pares foi de 100 m (Figura 6). Todas as amostras foram georreferenciadas com auxílio de GPS (*Global Position System*). A distância de 100 m entre os pares amostrais é justificada pela baixa dispersão dos passalídeos, que é em torno de 20 m (Galindo-Cardona *et al.* 2007; Jackson 2010). Além disso cada tronco representa uma unidade ecológica distinta (Graham 1925), já que as colônias de passalídeos não ocupam mais de um tronco simultaneamente (Reyes-Castillo e Halfpter 1984; Fonseca 1988; Mouzinho e Fonseca 1998).

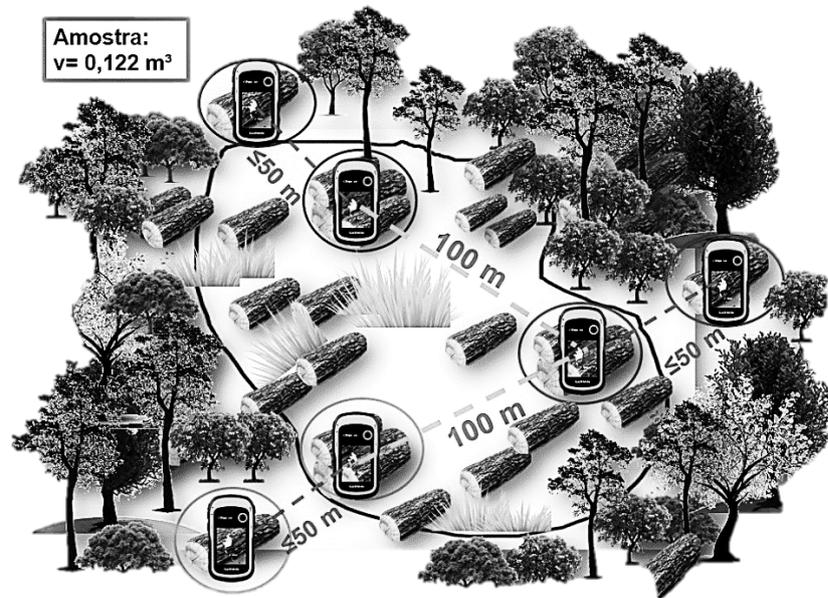


Figura 6. Esquema pareado representando as distâncias entre as amostras que compõe o par (≤ 50 m) e os pares (100 m).

A coleta se estendeu de novembro/2016 a junho/2017 somando um total de 54 unidades amostrais. Para avaliar todo o gradiente de perturbação, caracterizou-se a condição de floresta perturbada (áreas afetadas pela tempestade) onde haviam de três a mais troncos aglomerados na mesma direção de queda e o controle onde normalmente havia apenas troncos isolados, esta é uma condição comum de mortalidade encontrada em áreas de florestas temperadas e tropicais (Pickett e White 1985).

Em cada amostra os troncos foram completamente fatiados/cortados com auxílio de motosserra e/ou facão e os passalídeos coletados para posterior contagem do número de indivíduos, riqueza e a composição de espécies. Para conseguir o volume exato do tronco em campo ($0,122 \text{ m}^3$) foram usadas medidas do perímetro e do comprimento seccionado dos troncos de cada amostra usando a fórmula de Smalian (Loetsch *et al.* 1973), $V = ((AS1 + AS2) / 2) * L$, onde:

- **V:** volume (m^3);
- **AS1:** área seccional obtida na base da seção (m^2);
- **AS2:** área seccional obtida na extremidade da seção (m^2);
- **L:** comprimento da seção (m).

4.2.3 Identificação dos insetos

Os passalídeos coletados foram identificados utilizando chaves de identificação (Luederwaldt 1931; Jiménez-Ferbans *et al.* 2015), posteriormente foram comparados com

insetos presentes nas coleções do INPA e ajuda de especialistas. Esse material será depositado na coleção Entomológica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA).

4.2.4 Análise dos dados

Como o desenho amostral é aninhado (amostras dentro de clareiras), utilizamos o modelo linear generalizado misto (GLMM). A riqueza e abundância de passalídeos encontrados em cada unidade amostral foram as variáveis dependentes, e o tratamento (*blowdown* ou floresta) e o tamanho do *blowdown* (pequeno, médio e grande) foram as variáveis fixas preditoras. Para controlar a dependência entre as amostras, os pares amostrais (*blowdown* e interior da floresta) foram declarados como variáveis randômicas nos modelos (Zuur *et al.* 2009). Usamos modelos com distribuição gaussiana para os dados de riqueza e de quasipoisson para acomodar a dispersão dos dados de abundância (Zuur *et al.* 2009). Análises de resíduos foram realizadas para averiguar se o modelo atendeu as premissas do teste. Criamos modelos nulos (somente intercepto) para cada variável dependente e comparamos os modelos completos (com as duas variáveis preditoras) com os respectivos modelos nulos. A comparação de modelos, ou seja, se o modelo completo tem melhor ajuste que o modelo nulo foi estimado por ANOVA com distribuição chi-quadrado. Calculamos o R^2 marginal e condicional para cada GLMM para medir a importância da variável aleatória (par) em nossos resultados. O R^2 marginal fornece a variação explicada apenas pelas variáveis fixas, enquanto o R^2 condicional mostra a variação explicada pelas variáveis fixas e aleatórias no modelo (Nakagawa e Schielzeth 2013). Posteriormente usamos gráficos de parciais para representar as relações entre cada variável preditora, controlado estatisticamente o efeito da outra variável (Breheny e Burchett 2017).

Usamos MANOVA por permutação (Anderson 2001), baseado no índice de Bray-Curtis, para investigar as relações entre tratamento e o tamanho do *blowdown* e a composição de Passalidae. As amostras sem passalídeos foram retiradas da análise por gerar relações espúrias em matrizes de distância de Bray-Curtis (Manly e Alberto 2016). O resultado foi baseado em 999 permutações estratificadas por par amostral. Todas as análises e gráficos foram realizadas no Programa R (R core team 2017).

4.3 Resultados

Foram coletados um total de 245 passalídeos pertencentes a quatro gêneros e 12 espécies nas áreas afetadas pela tempestade (*blowdown*) e a floresta adjacente (controle) (Tabela 4), devido a variação na densidade de troncos mortos encontrados entre as áreas foram coletadas

18 amostras para área pequena, 16 para a média e 20 para a grande, somando 54 amostras e um total de 6.925 m³ de madeira morta (81 troncos).

4.3.1 Riqueza de espécies

A riqueza de passalídeos foi correlacionada tanto com o tratamento (*blowdown* e controle), como com o tamanho da área perturbada (GLMM: tratamento: $p = 0.020$; tamanho do *blowdown*: $p = 0.005$). Foram coletadas 10 espécies nas áreas afetadas (aproximadamente 83% do total de espécies) e oito espécies na floresta adjacente. A área do *blowdown* pequeno concentrou maior riqueza de espécies (oito espécies) do que as áreas média e grande, ambas com cinco espécies (Figura 7). O par de unidades amostrais não ajudou a explicar a variação na riqueza de espécies de passalídeos, com ambos R^2 (marginal e condicional) apresentando o mesmo valor: 0.24. Em geral, *Passalus (Passalus) interruptus* (Linnaeus, 1758), *Passalus spinifer* (Percheron, 1841), *Passalus convexus* (Dalman, 1817), *Veturius transversus* (Dalman, 1817) foram coletadas exclusivamente nas áreas perturbadas, destas apenas *P. spinifer* foi coletada na área pequena e as demais na área grande. Na floresta adjacente (controle) apenas *Passalus (Passalus) abortivus* (Percheron, 1835) e *Popilius tetraphyllus* (Eschscholtz, 1829) foram exclusivas, ambas na área pequena. As demais espécies foram coletadas em ambos os tratamentos (Tabela 4).

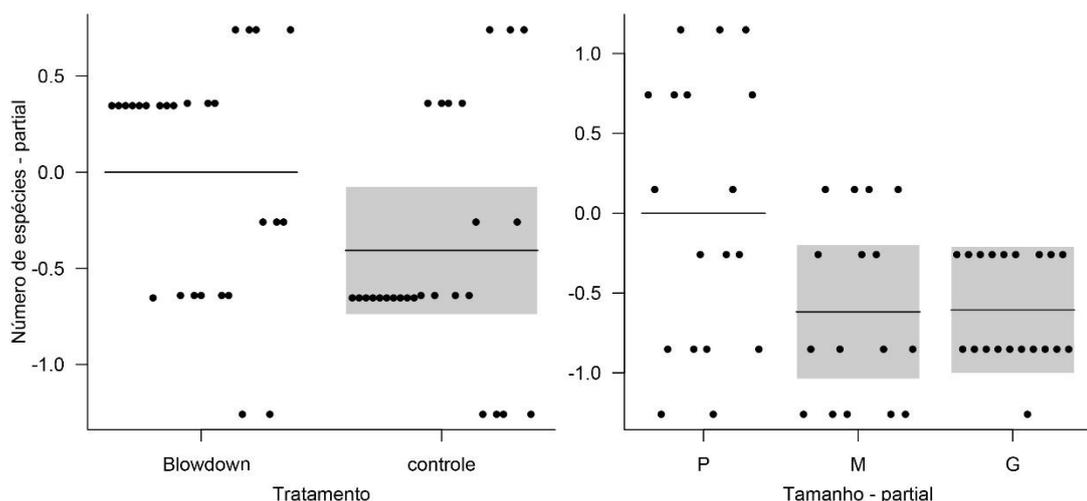


Figura 7. Riqueza de espécies de passalídeos entre os tratamentos (a esquerda) e com o tamanho das áreas (a direita).

4.3.2 Abundância de espécies

O efeito da perturbação na abundância de espécies de passalídeos foi maior na área perturbada pelo *blowdown* (GLMM: tratamento: $p < 0.001$; tamanho do *blowdown*: $p = 0.022$).

Encontramos 176 indivíduos nas áreas perturbadas e 69 indivíduos na floresta adjacente. Surpreendentemente o tamanho da área perturbada teve um efeito inversamente proporcional na abundância. Na área grande foram coletados 55 indivíduos, na área média 50 indivíduos e na área pequena 140 indivíduos (Figura 8). Novamente, o par de unidades amostrais não explicou a variação na abundância de passalídeos. Os R^2 marginal e condicional do modelo de abundância foram de 0.258. As espécies mais abundantes nas áreas perturbadas foram *Passalus (Passalus) variiphyllus* (Kuwert, 1891) (49 indivíduos), *Veturius transversus* (33 indivíduos), *Passalus spinifer* (25 indivíduos) e *Veturius tuberculifrons* (Kuwert, 1891) (23 indivíduos). As espécies mais numerosas nos controles foram *Verres furcibris* (Eschscholtz, 1829) (18 indivíduos) e *Passalus (Passalus) abortivus* (13 indivíduos) (Tabela 1).

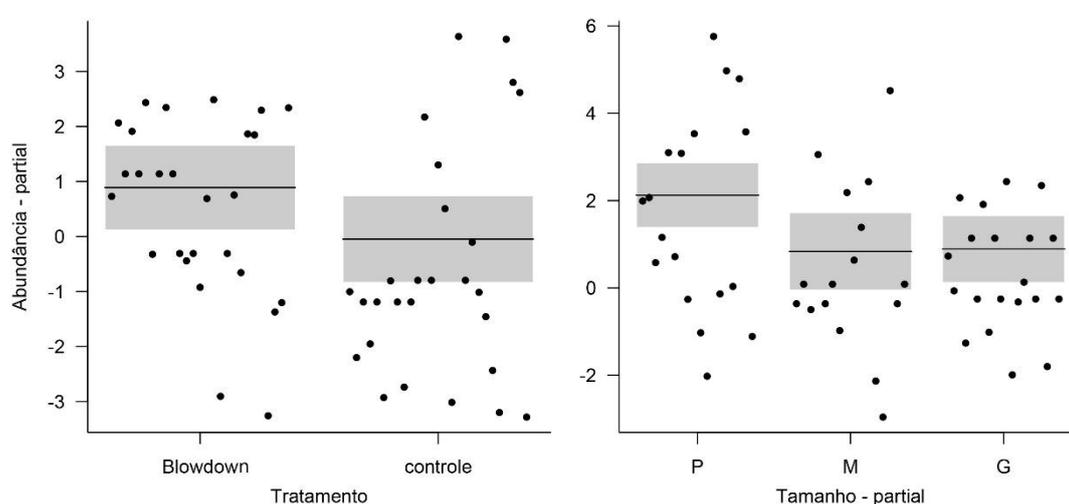


Figura 8. Abundância de passalídeos entre os tratamentos (a esquerda) e entre o tamanho das áreas (a direita).

4.3.3 Composição de espécies

A composição das espécies de passalídeos não foi correlacionada com os tratamentos, de modo que 50% delas estavam presentes em ambas as áreas, mas foi correlacionada com o tamanho das áreas (PERMANOVA: tratamento: $R^2 = 0.031$; $p = 0.521$; tamanho do *blowdown*: $R^2 = 0.135$, $p = 0.018$). As espécies que ocorreram ao longo do gradiente foram *Passalus (Passalus) variiphyllus* e *Passalus latifrons* (Percheron, 1841). Enquanto *Veturius transversus*, *Passalus convexus* e *Passalus (Passalus) interruptus* foram coletadas apenas na área grande. *Veturius paraensis* (Luederwaldt, 1927), *Passalus (Passalus) variiphyllus* e *Verres furcibris* na área média e pequena. *Veturius tuberculifrons* (Kuwert, 1891) foi coletada exclusivamente na área média. Já *Popilius tetraphyllum*, *Popilius marginatus* (Percheron, 1835), *Passalus spinifer* e *Passalus (Passalus) abortivus* foram amostradas apenas na área pequena (Figura 9).

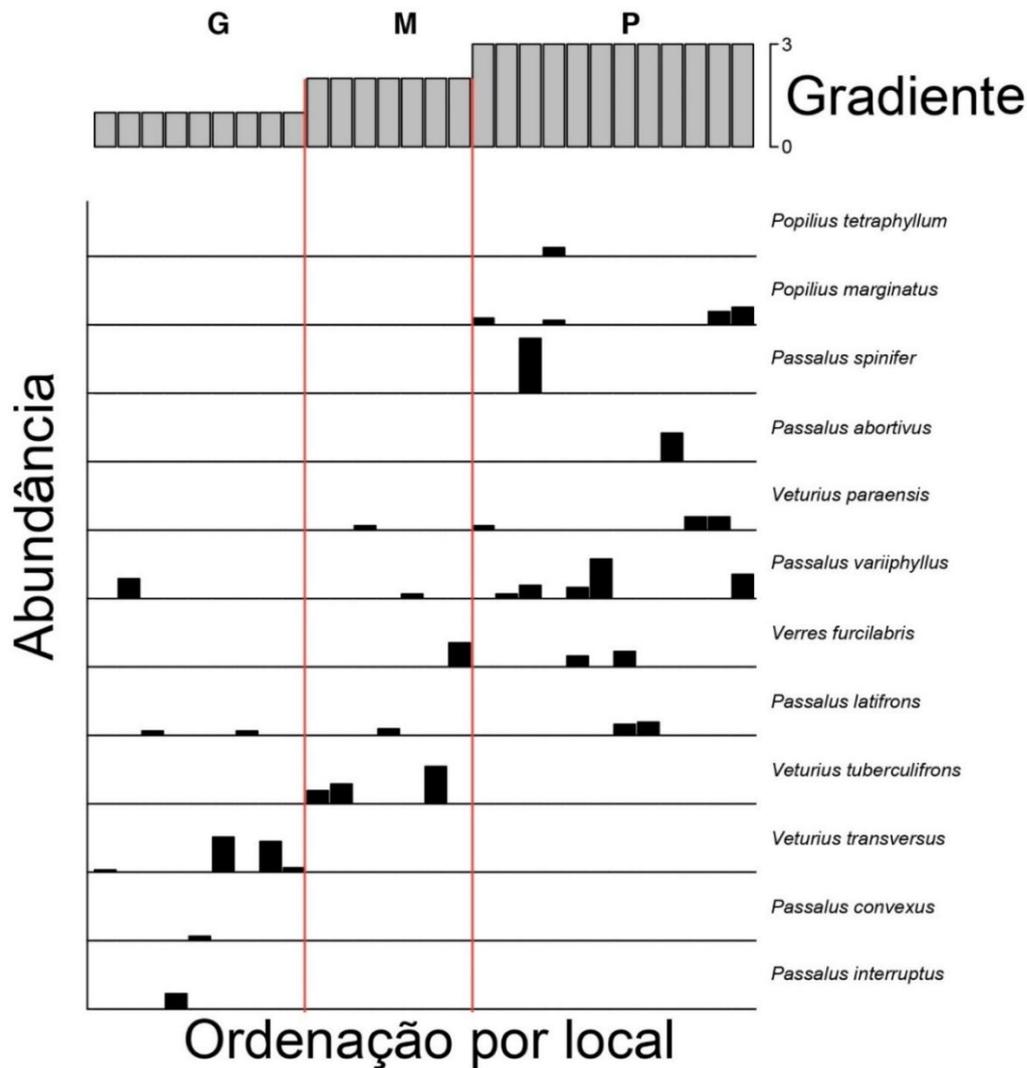


Figura 9. Ordenação das espécies de passalídeos pelas classes de tamanho (G = grande, M = média e P = pequena) das áreas perturbadas e a floresta controle.

4.4 Discussão

Os principais resultados deste estudo evidenciam a importância de tempestades de vento para diversidade de besouros saproxílicos na Amazônia. Nossos dados demonstram diferenças na abundância e riqueza de espécies de passalídeos entre as áreas de floresta perturbadas e a floresta adjacente (controle), bem como entre o tamanho das áreas perturbadas. A composição de espécies não respondeu significativamente entre os tratamentos, mas apenas entre o tamanho das áreas, com destaque para área pequena que inesperadamente apresentou um maior número de espécies.

A abundância e riqueza de espécies também responderam similarmente entre os tratamentos. Provavelmente, a maior oferta e heterogeneidade de recursos nos locais perturbados, em comparação com a floresta adjacente, explicam o maior número de espécies e

indivíduos coletados. Resultados similares foram encontrados por Wermelinger et al., (2002) para cerambicídeos e buprestídeos que tiveram maior riqueza e abundância nas áreas afetadas do que nos controles florestais. Os locais afetados pela tempestade concentram mais troncos mortos que o interior da floresta, isto parece ser um fator chave para esclarecer esses padrões de riqueza e abundância de besouros passalídeos, essa condição favorece o hábito generalista e a baixa mobilidade do grupo (Castillo e Reyes-Castillo 2003; Galindo-Cardona *et al.* 2007; Jackson 2010), visto que a maior densidade de substratos pode contribuir para aumentos nas taxas de imigração e colonização.

O tamanho da área perturbada teve um efeito inversamente proporcional na riqueza e abundância. As áreas grande e média tiveram riquezas e abundância similares, enquanto a área pequena superou ambas em número de indivíduos e espécies. O tamanho da mancha, de fato, está correlacionada a muitos parâmetros ambientais, como irradiação solar, temperaturas do solo e do ar, menor umidade, velocidade do vento e maior densidade de árvores mortas em comparação com o interior da floresta (Nelson *et al.* 1994; Carlson e Groot 1997; Denslow *et al.* 1998; Negrón-Juárez *et al.* 2017), assim o tamanho da área pode refletir mudanças nas condições microclimáticas e na disponibilidade de habitat para esses besouros. As áreas maiores, aqui estudadas, parecem possuir menor densidade de recursos distribuídos e áreas mais abertas, enquanto a área pequena, têm maior densidade de recursos (troncos) e características climáticas mais similares com o interior da floresta. Portanto acredita-se que o padrão de riqueza e abundância dos passalídeos aqui encontrado é uma resposta ao balanço entre condições microclimáticas locais e a densidade de recursos.

Tomando como base a altitude média dos locais amostrados, a área pequena se encontra em um local mais elevado que as outras áreas, essa localização pode explicar o maior densidade de árvores mortas, assim como descrito por Marra et al., (2014) estudando correlações entre distúrbios de vento e a diversidade arbórea nas mesmas áreas usadas neste trabalho, eles registraram uma variação na mortalidade de árvores de 0 a 70%, com maiores concentrações nas áreas de floresta mais altas. Outro estudo, na mesma região, em áreas afetadas por tempestades relatam padrões similares de mortalidade no gradiente topográfico (Toledo *et al.* 2012). As áreas perturbadas concentram maior quantidade de troncos mortos, condição preditora para riqueza de vários grupos de besouros saproxílicos (Økland *et al.* 1996; Martikainen *et al.* 2000; Seibold *et al.* 2015). Desse modo, diferenças na densidade de árvores mortas entre as áreas reforçam a hipótese que a distribuição dos passalídeos está correlacionada a gradientes de recursos. Em suma, os resultados estão de acordo com a Hipótese da Quantidade

de Hábitat. Ela postula que a quantidade de habitats disponíveis em uma paisagem local prevê a distribuição das espécies dentro de uma determinada área (Fahrig 2013).

Para os passalídeos a maior densidade de árvores mortas pode significar menor isolamento das populações e representar territórios potenciais para futuras estações reprodutivas. Padrões em curtas distâncias (2 a 6 m) foram encontrados por Galindo-Cardona *et al.* (2007) em estudo experimental na Costa Rica, eles descobriram que a disponibilidade e distribuição de troncos de árvores caídas afeta fortemente a colonização de *Spasalus crenatus* MacLeay, 1819 (Passalidae). Em outras palavras, troncos mortos localizados próximos do ponto de liberação no experimento tiveram maiores taxas de colonização do que troncos distantes. Além disso, ao dissecar 21 indivíduos de *S. crenatus* eles constataram que a dispersão se dá caminhando, pois 100% dos indivíduos tinham os músculos alares atrofiados. Estudos com *Odontotaenius disjunctus* Illiger, 1800 (Passalidae) também encontram baixas taxas de dispersão entre 5 a 10 m (Jackson 2010). Consequentemente os passalídeos parecem responder a menores distâncias entre os substratos com aumento nas taxas de colonização dos troncos.

Apesar da presença de espécies especialistas em ambos os tratamentos (*blowdown*-floresta), ambas as áreas compartilharam inúmeras espécies. Isto sugere que as diferenças entre as áreas perturbadas e os controles não foram suficientes para estruturar a composição da assembleia. Provavelmente devido ao aumento na homogeneidade das condições ambientais desde o distúrbio (12 anos) entre os tratamentos. As áreas afetadas servem como um filtro ambiental para espécies vegetais pioneiras exigentes a luz e de rápido crescimento (Thompson *et al.* 2002; Canham *et al.* 2010; Negrón-Juárez *et al.* 2014) o que promove o rápido fechamento do dossel e diminuição dos contrastes microclimáticos entre a área afetada e o interior da floresta (controle). No entanto, a composição de espécies respondeu ao tamanho da perturbação; áreas grandes e pequenas podem diferir substancialmente em condições ambientais (Foster *et al.* 1998; Uriarte *et al.* 2016). Assim, a correlação encontrada entre o tamanho das áreas perturbadas e composição de espécies pode ser resultado das variações nas condições ambientais e disponibilidade de recursos dos locais e é consistente com um modelo de metapopulação em que a magnitude da dispersão de curta distância influencia a frequência de ocupação do habitat.

Segundo o modelo clássico de Levins (1969) a fração de manchas de habitat ocupada aumenta com a densidade de manchas disponíveis (troncos mortos), além disso é necessário uma densidade mínima de manchas para a persistência a longo prazo de uma metapopulação, já que a baixa dispersão do grupo (Galindo-Cardona *et al.* 2007; Jackson 2010) e o pequeno número de indivíduos encontrados por colônia podem tornar estas espécies susceptíveis a

extinções locais. Assim a quantidade de troncos mortos parece ser um fator estruturante para a composição da assembleia, visto que pode torna-las sensíveis a densidade de substratos. Segundo Huxel e Hastings (1999) o sucesso na colonização de novos habitats para espécies com habilidade de colonização limitadas depende da proximidade dos substratos.

4.5 Conclusões

Os resultados deste estudo sugerem que é possível prever efeitos de tempestades de vento na diversidade de passalídeos aqui explorados. Foi constatado tendência a maior riqueza e a abundância de espécies nas áreas afetadas que na floresta adjacente, bem como diferenças na composição da assembleia entre o gradiente de perturbação. A abordagem sugere que tempestades de vento podem modificar a forma como estas espécies se distribuem em florestas tropicais. Considerando as premissas de que as tempestades na Amazônia causam maior mortalidade arbórea em áreas mais elevadas (Toledo *et al.* 2012; Marra *et al.* 2014), que a maior frequência se dá na estação chuvosa (Brokaw 1985; Brandani *et al.* 1988; Denslow e Hartshorn 1994; Negrón-Juárez *et al.* 2017) e que há previsões de aumento na frequência de chuvas extremas para Amazônia (Marengo *et al.* 2009), é possível presumir mudanças nas taxas demográficas da assembleia de besouros passalídeos.

Por fim, considerando as dificuldades de acesso a outras áreas afetadas e a falta de conhecimento sobre como os insetos saproxílicos respondem a tempestades de vento em florestas tropicais (Seibold *et al.* 2015), este estudo amplia o entendimento sobre como essas perturbações afetam a diversidade e padrões de distribuição de passalídeos na Amazônia Central. Contudo, faz-se necessário um maior esforço amostral incorporando dados de monitoramentos de outros grupos de insetos para melhorar nosso poder explicativo sobre o efeito deste distúrbio natural nas comunidades de insetos saproxílicos em florestas tropicais.

4.6 Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento desse projeto, ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) pela logística e suporte. Ao laboratório de Manejo Florestal (LMF-INPA), em especial o Dr. Niro Higuchi por todo suporte cedido. À valiosa ajuda do Jefson Morais e Matheus Bento nas coletas. À Zayra Sátyro e Kamille Vieira pela revisão do manuscrito.

4.7 Legendas de figuras

Figura 10. Áreas de estudo próximas ao Rio Solimões e Rio Negro, Amazonas, Brasil. Legenda: (a) Composição Landsat RGB das áreas estudadas (inserção vermelha); (b) áreas amostradas (inserções azuis), indicando os locais afetados pela tempestade de vento; (c) modelo de elevação *Shuttle Radar Topography Mission* (SRTM) e variação topográfica. Figura adaptada de Marra *et al.* 2014.

Figura 6. Esquema pareado representando as distâncias entre as amostras que compõe o par (≤ 50 m) e os pares (100 m).

Figura 7. Riqueza espécies de passalídeos entre os tratamentos (a esquerda) e com o tamanho das áreas (a direita).

Figura 8. Abundância de passalídeos entre os tratamentos (a esquerda) e entre o tamanho das áreas (a direita).

Figura 9. Ordenação das espécies de passalídeos pelas classes de tamanho (G = grande, M = média e P = pequena) das áreas perturbadas e a floresta controle.

4.8 Tabelas

Tabela 4. Abundância das espécies coletadas nas áreas perturbadas e não perturbadas pela tempestade de vento.

| Espécie | Blowdown* | | | Controle* | | | Abundância |
|---|-----------|----|----|-----------|----|---|------------|
| | P | M | G | P | M | G | |
| <i>Passalus (Passalus) abortivus</i> (Percheron, 1835) | 0 | 0 | 0 | 13 | 0 | 0 | 13 |
| <i>Passalus (Passalus) interruptus</i> (Linnaeus, 1758) | 0 | 0 | 7 | 0 | 0 | 0 | 7 |
| <i>Passalus (Passalus) variiphyllus</i> (Kuwert, 1891) | 40 | 0 | 9 | 2 | 2 | 0 | 53 |
| <i>Passalus latifrons</i> (Percheron, 1841) | 6 | 3 | 4 | 5 | 0 | 0 | 18 |
| <i>Passalus spinifer</i> (Percheron, 1841) | 25 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 25 |
| <i>Passalus convexus</i> (Dalman, 1817) | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| <i>Popilius tetrphyllus</i> (Eschscholtz, 1829) | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 4 |
| <i>Popilius marginatus</i> (Percheron, 1835) | 11 | 0 | 0 | 8 | 0 | 0 | 19 |
| <i>Verres furcibris</i> (Eschscholtz, 1829) | 5 | 0 | 0 | 7 | 11 | 0 | 23 |
| <i>Veturius transversus</i> (Dalman, 1817) | 0 | 0 | 33 | 0 | 0 | 0 | 33 |
| <i>Veturius tuberculifrons</i> (Kuwert, 1891) | 0 | 23 | 0 | 0 | 9 | 0 | 32 |
| <i>Veturius paraensis</i> (Luederwaldt, 1927) | 8 | 0 | 0 | 6 | 2 | 0 | 16 |

Categorias de tamanho das áreas: P = pequena, M = média e G = grande.

5. SÍNTESE

Importantes mudanças foram observadas na assembleia de passalídeos com variações estruturais dos troncos mortos e em trechos de floresta perturbados por tempestades de vento aqui analisados. O hábito generalista dos passalídeos em explorar troncos mortos (variações no diâmetro, no estágio de decomposição e locais de construção das galerias) pode significar forte seleção evolutiva, provavelmente para compensar a baixa dispersão (Galindo-Cardona *et al.* 2007; Jackson 2010) e o isolamento em áreas com pouca oferta de recurso na Amazônia (Anderson 1981; Aragão *et al.* 2009; Fine *et al.* 2010). Da mesma forma, a maior riqueza e abundância de espécies entre as áreas perturbadas por tempestades de vento, bem como diferenças na composição de espécies entre o gradiente de perturbação, sugerem que essas tempestades podem modificar a forma como estas espécies se distribuem em florestas tropicais. Visto que, a maior disponibilidade de recursos (troncos mortos) parece assegurar maior diversidade de besouros saproxílicos localmente, mediante a maior oferta de alimento e locais para nidificação. Estes resultados confirmam a importância de estruturantes da madeira morta e *blowdowns* na diversidade de insetos para Amazônia. Por fim, combinar esses resultados fornece valiosas pistas para amostragem de besouros passalídeos e amplia o entendimento da ecologia de organismos saproxílicos para Amazônia. Contudo, a falta de conhecimento ecológico sobre insetos dependentes de madeira morta em florestas tropicais cria a necessidade de maior esforço amostral, incorporando monitoramentos de outros grupos para melhorar a compreensão da biodiversidade associada a madeira morta.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alvarez, J.; Willig, M.R. 1993. Effects of Treefall Gaps on the Density of Land Snails in the Luquillo Experimentl Forest of Puerto Rico. *Biotropica*, 25 (1): 100–110.
- Amat-García, G.; Reyes-Castillo, P. 2007. Los Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea: Passalidae) del departamento del Amazonas, Colombia. *Caldasia*, 29 (2): 329–354.
- Anderson, A.B. 1981. White-Sand Vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica*, 13 (3): 199–210.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26 (1): 32–46. Doi: 10.1111/j.1442-9993.2001.tb00081.x.
- Aragão, L.E.O.C.; Malhi, Y.; Metcalfe, D.B.; Silva-Espejo, J.E.; Jiménez, E.; Navarrete, D.; Almeida, S.; Costa, A.C.L.; Salinas, N.; Phillips, O.L.; Anderson, L.O.; Baker, T.R.; Goncalvez, P.H.; Huamán-Ovalle, J.; Mamani-Solórzano, M.; Meir, P.; Monteagudo, A.; Peñuela, M.C.; Prieto, A.; Quesada, C.A.; Rozas-Dávila, A.; Rudas, A.; Silva Junior, J.A.; Vásquez, R. 2009. Above- and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. *Biogeosciences Discussions*, 6 (1): 2441–2488. Doi: 10.5194/bgd-6-2441-2009.
- Arpin, P.; Ponge, J.-F.; Faille, A.; Blandin, P. 1998. Diversity and dynamics of eco-units in the biological reserves of the Fontainebleau Forest (France): Contribution of soil biology to a functional approach. *European Journal of Soil Biology*, 34 (4): 167–177. Doi: 10.1016/S1164-5563(00)86659-5.
- Blake, J.G.; Hoppes, W.G. 1986. Influence of Resource Abundance on Use of Tree-Fall Gaps by Birds in an Isolated Woodlot Author. *The Auk*, 103: 328–340.
- Boucher, S. 1986. Contribution à l'étude des Passalidae Guyano-Amazoniens (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Annales de la Société Entomologique de France*, 22 (4): 491–533.
- Boucher, S. 2005. Évolution et phylogénie des Coléoptères Passalidae (Scarabaeoidea). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 41 (3–4): 239–604. Doi: 10.1080/00379271.2005.10697444.
- Bouget, C. 2005a. Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests: Part II. Effects of gap size and gap isolation. *Forest Ecology and Management*, 216 (1–3): 15–27. Doi: 10.1016/j.foreco.2005.05.036.
- Bouget, C. 2005b. Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests: Part I: Do environmental changes induce a gap effect?

- Forest Ecology and Management*, 216 (1–3): 1–14. Doi: 10.1016/j.foreco.2005.05.037.
- Bouget, C.; Duelli, P. 2004. The effects of windthrow on forest insect communities: A literature review. *Biological Conservation*, 118 (3): 281–299. Doi: 10.1016/j.biocon.2003.09.009.
- Brandani, A.; Hartshorn, G.S.; Orians, G.H.; Journal, S.; May, N. 1988. Internal Heterogeneity of Gaps and Species Richness in Costa Rican Tropical Wet Forest Published by: Cambridge University Press Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/2559652>. *Journal of Tropical Ecology*, 4 (2): 99–119.
- Breheny, P.; Burchett, W. 2017. Visualizing regression models using visreg. <Http://cran.r-project.org/package=visreg>: 1–15.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, p. 53–68.
- Canham, C.D.; Thompson, J.; Zimmerman, J.K.; Uriarte, M. 2010. Variation in Susceptibility to Hurricane Damage as a Function of Storm Intensity in Puerto Rican Tree Species. *Biotropica*, 42 (1): 87–94. Doi: 10.1111/j.1744-7429.2009.00545.x.
- Carlson, D.W.; Groot, A. 1997. Microclimate of clear-cut, forest interior, and small openings in trembling aspen forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 87 (4): 313–329. Doi: 10.1016/S0168-1923(95)02305-4.
- Castillo, M.L. 1987. *Descripcion de la comunidad de Coleoptera Passalidae en el bosque tropical perennifolio de lá Region de “Los Tuxtlas” Veracruz*. Universidad Nacional Autonoma de Mexico, Mexico, 83 p.
- Castillo, M.L.; Reyes-Castillo, P. 2003. Los Passalidae: coleopteros tropicales degradadores de troncos de árboles muertos. In: Álvarez-Sánchez, J.; Naranjo-García, E. (eds.), *Ecología Del Suelo En La Selva Tropical Húmeda de México*, 1ª ed.UNAM, Veracruz, p. 237–262.
- Chambers, J.Q.; Higuchi, N.; Schimel, J.P.; Ferreira, L. V.; Melack, J.M. 2000. Decomposition and carbon cycling of dead trees in tropical forests of the central Amazon. *Oecologia*, 122 (3): 380–388. Doi: 10.1007/s004420050044.
- Christensen, M.; Hahn, K.; Mountford, E.P.; Ódor, P.; Standovár, T.; Rozenbergar, D.; Diaci, J.; Wijdeven, S.; Meyer, P.; Winter, S.; Vrska, T. 2005. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *Forest Ecology and Management*, 210 (1–3): 267–282. Doi: 10.1016/j.foreco.2005.02.032.
- Cline, A.R.; Leschen, R. a. B. 2005. Coleoptera Associated with the Oyster Mushroom, *Pleurotus ostreatus* Fries, in North America. *Southeastern Naturalist*, 4 (3): 409–420. Doi: 10.1656/1528-7092(2005)004[0409:CAWTOM]2.0.CO;2.
- Denslow, J.S.; Ellison, A.M.; Sanford, R.E. 1998. Treefall gap size effects on above- and

- below-ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology*, 86 (4): 597–609. Doi: 10.1046/j.1365-2745.1998.00295.x.
- Denslow, J.S.S.; Hartshorn, G.S.S. 1994. Tree-fall gap environments and forest dynamic processes. *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, {USA} (June): 120–127.
- Doswell III, C. 1993. Extreme Convective Windstorms : Current Understanding and Research. *Spain-U.S. Joint Workshop on Natural Hazards* (June): 11 pp.
- Duelli, P.; Obrist, M.K.; Wermelinger, B. 2002. Windthrow-induced changes in faunistic biodiversity in alpine spruce forests. *Forest Snow and Landscape Research*, 131 (January): 117–131.
- Edmonds, R.L.; Marra, J.L. 1999. Decomposition of woody material: nutrient dynamics, invertebrate/fungi relationships and management in Northwest forests. *Organism functions and processes, management effects on organisms and processes, and role of soil organisms in restoration*. *Proceedings of the Pacific Northwest Forest and Rangeland Soil Organism Symposium*: 68–79. Doi: 10.1029/2010WR009341.Citation.
- Espírito-Santo, F.D.B.; Gloor, M.; Keller, M.; Malhi, Y.; Saatchi, S.; Nelson, B.; Junior, R.C.O.; Pereira, C.; Lloyd, J.; Frohking, S.; Palace, M.; Shimabukuro, Y.E.; Duarte, V.; Mendoza, A.M.; López-González, G.; Baker, T.R.; Feldpausch, T.R.; Brienen, R.J.W.; Asner, G.P.; Boyd, D.S.; Phillips, O.L. 2014. Size and frequency of natural forest disturbances and the Amazon forest carbon balance. *Nature Communications*, 5: 1–6. Doi: 10.1038/ncomms4434.
- Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40 (9): 1649–1663. Doi: 10.1111/jbi.12130.
- Ferry, B.; Morneau, F.; Bontemps, J.-D.; Blanc, L.; Freycon, V. 2010. Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 98 (1): 106–116. Doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01604.x.
- Fine, P.V.A.; García-Villacorta, R.; Pitman, N.C.A.; Mesones, I.; Kembel, S.W. 2010. A Floristic Study of the White-Sand Forests of Peru. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 97 (3): 283–305. Doi: 10.3417/2008068.
- Fonseca, C.R.V. da. 1988. Contribuição ao conhecimento da bionomia de *Passalus convexus* Dalman, 1817 e *Passalus latifrons* Percheron, 1841 (Coleoptera, Passalidae). *Acta Amazonica*, 18 (1–2): 197–222.
- Fonseca, C.R.V. da; Reyes-Castillo, P. 2004. Synopsis on Passalidae family (Coleoptera: Scarabaeoidea) of Brazil with description of a new species of *Veturius* Kaup, 1871.

- Zootaxa*, 789: 1–26.
- Foster, D.R.; Knight, D.H.; Franklin, J.F. 1998. Landscape Patterns and Legacies Resulting from Large, Infrequent Forest Disturbances. *Ecosystems*, 1: 497–510.
- Galindo-Cardona, A.; Giray, T.; Sabat, A.M.; Reyes-Castillo, P. 2007. Bess Beetle (Coleoptera: Passalidae): Substrate Availability, Dispersal, and Distribution in a Subtropical Wet Forest. *Annals of the Entomological Society of America*, 100 (5): 711–720. Doi: 10.1603/0013-8746(2007)100[711:BBCPSA]2.0.CO;2.
- Graham, S.A. 1925. The Felled Tree Trunk as an Ecological Unit. *Ecology*, 6 (4): 397–411. Doi: 10.2307/1929106.
- Greenberg, C.H. 2001. Response of reptile and amphibian communities to canopy gaps created by wind disturbance in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management*, 148 (1–3): 135–144. Doi: 10.1016/S0378-1127(00)00486-2.
- Greenberg, C.H. 2002. Response of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) to coarse woody debris and microsite use in southern Appalachian treefall gaps. *Forest Ecology and Management*, 164 (1–3): 57–66. Doi: 10.1016/S0378-1127(01)00588-6.
- Grove, S.; Meggs, J. 2003. Coarse woody debris, biodiversity and management: a review with particular reference to Tasmanian wet eucalypt forests. *Australian Forestry*, 66 (4): 258–272. Doi: 10.1080/00049158.2003.10674920.
- Grove, S.J. 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33 (May): 1–23. Doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150507.
- Guillaumet, J.L. 1987. Some structural and floristic aspects of the forest. *Experientia*, 43 (3): 241–251. Doi: 10.1007/BF01945547.
- Guimarães, F.S.; Bueno, G.T. 2015. As campinas e campinaranas amazônicas / The amazonian campinas and campinaranas. *Caderno de Geografia*, 26 (45): 113. Doi: 10.5752/P.2318-2962.2016v26n45p113.
- Haack, R.A.; Slansky, F. 1987. Nutritional ecology of wood-feeding Coleoptera, Lepidoptera and Hymenoptera. In: *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders, and Related Invertebrates*, p. 449–486.
- Hammond, H.J.; Langor, D.W.; Spence, J.R. 2004. Saproxylic beetles (Coleoptera) using *Populus* in boreal aspen stands of western Canada: spatiotemporal variation and conservation of assemblages. *Canadian Journal of Forest Research*, 34 (1): 1–19. Doi: 10.1139/x03-192.
- Higuchi, N.; Santos, J.; Lima, A.J.N.; Higuchi, F.G.; Chambers, J.Q. 2011. A floresta

- Amazônica e a água da chuva. *Floresta*, 41 (3): 427–434.
- Hubbell, S.P.; Foster, R.B.; O'Brien, S.T.; Harms, K.E.; Condit, R.; Wechsler, B.; Wright, S.J.; Lao, S.L. de. 1999. Light-Gap Disturbances, Recruitment Limitation, and Tree Diversity in a Neotropical Forest. *Science*, 283 (5401): 554–557.
- Huxel, G.R.; Hastings, A. 1999. Habitat Loss, Fragmentation, and Restoration. *Restoration Ecology*, 7 (3): 309–315. Doi: 10.1046/j.1526-100X.1999.72024.x.
- IDESAM. 2009. - *Planos de Manejo - Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã*. (<http://www.terra-brasilis.org.br/ecotecadigital/index.php/estantes/planos-manejo/1211-reserva-de-desenvolvimento-sustentavel-do-uatuma>). Accessed on 21/11/2017.
- Jackson, H.B. 2010. From Individual Dispersal Behavior To the Multi-Scale Distribution of a Saproxyllic Beetle. *LSU Graduate Faculty* (December): 172.
- Jia, L.; Buendia-Kandia, F.; Dumarcay, S.; Poirot, H.; Mauviel, G.; Gérardin, P.; Dufour, A. 2017. Fast Pyrolysis of Heartwood, Sapwood, and Bark: A Complementary Application of Online Photoionization Mass Spectrometry and Conventional Pyrolysis Gas Chromatography/Mass Spectrometry. *Energy & Fuels*, 31 (4): 4078–4089. Doi: 10.1021/acs.energyfuels.7b00110.
- Jiménez-Ferbans, L.; Reyes-Castillo, P.; Schuster, J.C. 2015. Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) of the Greater and Lesser Antilles. *Zootaxa*, 3956 (4): 491–512. Doi: 10.11646/zootaxa.3956.4.3.
- Kaila, L.; Martikainen, P.; Punttila, P. 1997. Dead trees left in clear-cuts benefit saproxyllic Coleoptera adapted to natural disturbances in boreal forest. *Biodiversity and Conservation*, 6 (1): 1–18. Doi: 10.1023/A:1018399401248.
- Kon, M.; Johki, Y. 1987. A new type of microhabitat, the interface between the log and the ground, observed in the passalid beetle of borneo *Taeniocerus bicanthatus* (Coleoptera: Passalidae). *Journal of Ethology*, 5 (2): 197–198. Doi: 10.1007/BF02349952.
- Lawrence, J.F. 1989. Mycophagy in Coleoptera: Feeding strategies and morphological adaptations. In: *Insect-Fungus Interactions*, The Royal Entomological Society of London, p. 2–23.
- Levins, R. 1969. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control'. *Bull. Entomol. Soc. Am.*, 15: 237–240. Doi: 10.1093/besa/15.3.237.
- Lindbladh, M.; Abrahamsson, M.; Seedre, M.; Jonsell, M. 2007. Saproxyllic beetles in artificially created high-stumps of spruce and birch within and outside hotspot areas. *Biodiversity and Conservation*, 16 (11): 3213–3226. Doi: 10.1007/s10531-007-9173-7.

- Loetsch, F.; Zöhner, F.; Haller, K.. 1973. *Forest Inventory*. BLV Verlagsgesellschaft, Munich, Germany, 469 p.
- Long, J.S. 1997. *Regression Models for Categorical and Limited Dependent Variables*. Vol. 7. Thousand Oaks, California, 104-106 p.
- Luederwaldt, H. 1931. Monografia dos passalídeos do Brasil (Col.). *Revista do Museu Paulista*, 17: 1–262.
- Mackensen, J.; Bauhus, J.; Webber, E. 2003. Decomposition rates of coarse woody debris—A review with particular emphasis on Australian tree species. *Australian Journal of Botany*, 51 (1): 27. Doi: 10.1071/BT02014.
- Magoulick, D.D. 1998. Effect of Wood Hardness, Condition, Texture and Substrate Type on Community Structure of Stream Invertebrates. *The American Midland Naturalist*, 139 (2): 187–200. Doi: 10.1674/0003-0031(1998)139[0187:EOWHCT]2.0.CO;2.
- Manly, B.F.J.; Alberto, J.A.N. 2016. *Multivariate Statistical Methods: A Primer*. .
- Mardegan, S.F.; Nardoto, G.B.; Higuchi, N.; Moreira, M.Z.; Martinelli, L.A. 2009. Nitrogen availability patterns in white-sand vegetations of central brazilian amazon. *Trees - Structure and Function*, 23 (3): 479–488. Doi: 10.1007/s00468-008-0293-9.
- Marengo, J.A.; Jones, R.; Alves, L.M.; Valverde, M.C. 2009. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system. *International Journal of Climatology*, 29 (15): 2241–2255. Doi: 10.1002/joc.1863.
- Marra, D.M.; Chambers, J.Q.; Higuchi, N.; Trumbore, S.E.; Ribeiro, G.H.P.M.; Dos Santos, J.; Negrón-Juárez, R.I.; Reu, B.; Wirth, C. 2014. Large-scale wind disturbances promote tree diversity in a Central Amazon forest. *PLoS ONE*, 9 (8). Doi: 10.1371/journal.pone.0103711.
- Martikainen, P.; Siitonen, J.; Punttila, P.; Kaila, L.; Rauh, J. 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation*, 94 (2): 199–209. Doi: 10.1016/S0006-3207(99)00175-5.
- Maser, C.; Trappe, J. 1984. The Seen and Unseen World of the Fallen Tree. *USDA Forest Service, Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, General Technical Report PNW-164*: 56.
- Maser, C.; Anderson, R.G.; Kermit Cromack, J.; Williams, J.T.; Martin, R.E. 1979. Dead and down woody material. In: Thomas, J.W. (ed.), *Wildlife Habitats in Managed Forests of the Blue Mountains of Oregon and Washington*, DC, USDA Forest Service, Agriculture Handbook, Washington, p. 553.

- Mattos, I.; Mermudes, J.R.M. 2014. List Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) from Ilha Grande (Angra dos Reis, RJ) with new diagnosis and distributional records in Brazil. *Check List*, 10 (2): 260–268.
- Meggs, J.; Taylor, R.J. 1999. Distribution and conservation status of the Mt Mangana stag beetle, *Lissotes menalcas*(Coleoptera: Lucanidae). *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania*, 133 (1): 23–28.
- Michaels, K.; Bornemissza, G. 1999. Effects of clearfell harvesting on lucanid beetles (Coleoptera: Lucanidae) in wet and dry sclerophyll forests in Tasmania. *Journal of Insect Conservation*, 3: 85–95. Doi: 10.1023/A:1009696130694.
- Moreno-Fonseca, C.J.; Amat-García, G.D. 2016. Morfoecología de gremios en escarabajos (Coleoptera: Passalidae) en un gradiente altitudinal en robledales de la Cordillera Oriental, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 64 (1): 289–303. Doi: 10.15517/rbt.v64i1.18561.
- Mouzinho, J.R.C.; Fonseca, C.R.V. da. 1998. Contribuição do estudo da passalidofauna (Coleoptera, Scarabaeoidea, Passalidae) em uma área de terra firme na Amazônia Central. *Acta Zoologica Mexicana*, 73 (1): 19–44.
- Müller-Using, S.; Bartsch, N. 2009. Decay dynamic of coarse and fine woody debris of a beech (*Fagus sylvatica* L.) forest in Central Germany. *European Journal of Forest Research*, 128 (3): 287–296. Doi: 10.1007/s10342-009-0264-8.
- Müller, J.; Strätz, C.; Hothorn, T. 2005. Habitat factors for land snails in European beech forests with a special focus on coarse woody debris. *European Journal of Forest Research*, 124 (3): 233–242. Doi: 10.1007/s10342-005-0071-9.
- Nachtergale, L.; Ghekiere, K.; De Schrijver, A.; Muys, B.; Luyssaert, S.; Lust, N. 2002. Earthworm biomass and species diversity in windthrow sites of a temperate lowland forest. *Pedobiologia*, 46 (5): 440–451. Doi: 10.1078/0031-4056-00151.
- Nakagawa, S.; Schielzeth, H. 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4 (2): 133–142. Doi: 10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x.
- Negrón-Juárez, R.; Jenkins, H.; Raupp, C.; Riley, W.; Kueppers, L.; Magnabosco Marra, D.; Ribeiro, G.; Monteiro, M.; Candido, L.; Chambers, J.; Higuchi, N. 2017. Windthrow Variability in Central Amazonia. *Atmosphere*, 8 (2): 28. Doi: 10.3390/atmos8020028.
- Negrón-Juárez, R.; Baker, D.B.; Chambers, J.Q.; Hurtt, G.C.; Goosem, S. 2014. Multi-scale sensitivity of Landsat and MODIS to forest disturbance associated with tropical cyclones. *Remote Sensing of Environment*, 140: 679–689. Doi: 10.1016/j.rse.2013.09.028.
- Nelson, B.W.; Kapos, V.; Adams, J.B.; Oliveira, W.J.; Oscar, P.G. 1994. Forest Disturbance

- by Large Blowdowns in the Brazilian Amazon. *Ecological Society of America*, 75 (3): 853–858.
- Ohaus, F. 1909. Bericht über eine entomologische Studienreise in Südamerika. *Entomologische Zeitung*, 70: 3–139.
- Økland, B.; Bakke, A.; Hagvar, S.; Kvamme, T. 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiversity and Conservation*, 5 (1): 75–100. Doi: 10.1007/BF00056293.
- Palisaar, J.; Poschlod. 2000. Bryophyte diversity in cleared and uncleared windthrow gaps and the adjacent forest stands in the Bavarian Forest National Park, SE Germany. *Lindbergia*, 26 (1): 46–47.
- Patrick, M.; Fowler, D.; Dunn, R.R.; Sanders, N.J. 2012. Effects of Treefall Gap Disturbances on Ant Assemblages in a Tropical Montane Cloud Forest. *Biotropica*, 44 (4): 472–478. Doi: 10.1111/j.1744-7429.2012.00855.x.
- Peterken, G.F. 1996. *Natural woodland: ecology and conservation in northern temperate regions*. 522 p.
- Petratis, P.S.; Latham, R.E.; Niesenbaum, R.A. 1989. The maintenance of species diversity by disturbance. *The Quarterly Review of Biology*, 64 (4): 393–418.
- Pickett, S.T.A.; White, P.S. 1985. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. 1. In: *The Journal of Applied Ecology*, Vol. 23, New York, USA, p. 235–252.
- R core team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*.. Doi: ISBN 3-900051-07-0.
- RADAM. 1978. Programa de integração Nacional, levantamentos de recursos naturais. Geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra. : 747.
- Ranius, T. 2006. Measuring the dispersal of saproxylic insects: A key characteristic for their conservation. *Population Ecology*, 48 (3): 177–188. Doi: 10.1007/s10144-006-0262-3.
- Rankin-de-Mérona, J.M.; Prance, G.T.; Hutchings, R.W.; Freitas da Silva, M.; Rodrigues, W.A.; Uehling, M.E. 1992. Preliminary results of a large-scale tree inventory of upland rain forest in the central Amazon. *Acta Amazonica*, 22 (4): 493–534.
- Ranzani, G. 1980. Identificação e caracterização de alguns solos da Estação Experimental de Silvicultura Tropical. *Acta Amazonica*, 10: 7–41.
- Reyes-Castillo, P. 2000. Coleoptera Passalidae De México. *Monografías Tercer Milenio*, 1 (1871): 171–182.
- Reyes-Castillo, P.; Halffter, G. 1984. La estructura social de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomologica Mexicana*, 61: 49–72.

- Rodrigues, J.V.F.C.; Gonçalves, J.F.D.C. 2014. Leaf Gas Exchange, Photon Capture and Light Harvest in *Aldina heterophylla* along a Vegetation Gradient in the Amazon Rainforest. *American Journal of Plant Sciences*, 5 (10): 1477–1488. Doi: 10.4236/ajps.2014.510163.
- Rodríguez, M.E. 1985. *Passalus interstitialis* Pascoe (Coleoptera: Passalidae) y su papel en el inicio de la descomposición de la madera en el bosque de la Estación Ecológica Sierra del Rosario, Cuba. I. Actividad en condiciones naturales. *Ciencia. Biologica*, 13: 29-37.
- Rodrigues, M.E.; Zorrilla, M.A. 1986. *Passalus interstitialis* Pascoe (Coleoptera: Passalidae) y su papel en el inicio de la descomposición de la madera en el bosque de la estación ecológica Sierra del Rosario, Cuba. II. Actividad en condiciones de laboratorio. *Ciencia. Biologica*, 16: 69-75.
- Schigel, D.S. 2012. Fungivory and host associations of Coleoptera: a bibliography and review of research approaches. *Mycology An International Journal on Fungal Biology*, 3 (4): 258–272. Doi: 10.1080/21501203.2012.741078.
- Schnitzer, S.A.; Carson, W.P. 2001. Treefall Gaps and the Maintenance of Species Diversity in a Tropical Forest. *Ecology*, 82 (4): 913. Doi: 10.2307/2679891.
- Schuster, J.C. 1978. Biogeographical and ecological limits of New World Passalidae (Coleoptera). *Coleop. Bull.*, 32 (1): 21–28. Doi: 10.2307/3999920.
- Seibold, S.; Bäessler, C.; Brandl, R.; Gossner, M.M.; Thorn, S.; Ulyshen, M.D.; Müller, J. 2015. Experimental studies of dead-wood biodiversity — A review identifying global gaps in knowledge. *Biological Conservation*, 191: 139–149. Doi: 10.1016/j.biocon.2015.06.006.
- Seibold, S.; Bäessler, C.; Brandl, R.; Büche, B.; Szallies, A.; Thorn, S.; Ulyshen, M.D.; Müller, J. 2016. Microclimate and habitat heterogeneity as the major drivers of beetle diversity in dead wood. *Journal of Applied Ecology*, 53 (3): 934–943. Doi: 10.1111/1365-2664.12607.
- Siitonen, J. 2001. Forest Management, Coarse Woody Debris and Saproxyllic Organisms: Fennoscandian Boreal Forests as an Example. *Ecological Bulletins*, 49: 10–41.
- Silva, R.P.; dos Santos, J.; Tribuzy, E.S.; Chambers, J.Q.; Nakamura, S.; Higuchi, N. 2002. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. *Forest Ecology and Management*, 166 (1–3): 295–301. Doi: 10.1016/S0378-1127(01)00678-8.
- Sombroek, W. 2001. Spatial and Temporal Patterns of Amazon Rainfall. *Journal of the Human Environment*, 30 (7): 388–396. Doi: 10.1579/0044-7447-30.7.388.
- Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the Templet for Ecological Strategies? *The Journal of Animal Ecology*, 46 (2): 336. Doi: 10.2307/3817.
- Speight, M.C.D. 1989. *Saproxyllic invertebrates and their conservation*. Vol. 42. Council of

- Europe, Strasbourg, 1-79 p.
- Steege, H. Ter; Sabatier, D.; Castellanos, H.; Van Andel, T.; Duivenvoorden, J.; Adalardo de Oliveira, A.; Ek, R.; Lilwah, R.; Maas, P.; Mori, S. 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology*, 16 (6): S0266467400001735. Doi: 10.1017/S0266467400001735.
- Stone, J.N.; MacKinnon, A.; Parminter, J. V; Lertzman, K.P. 1998. Coarse woody debris decomposition documented over 65 years on southern Vancouver Island. *Canadian Journal of Forest Research*, 28 (5): 788–793. Doi: 10.1139/x98-047.
- Strong, D.R. 1977. Epiphyte Loads, Tree Falls, and Perennial Forest Disruption: A Mechanism for Maintaining Higher Tree Species Richness in the Tropics Without Animals. *Journal of Biogeography*, 4 (3): 215. Doi: 10.2307/3038057.
- Targhetta, N.; Kesselmeier, J.; Wittmann, F. 2015. Effects of the hydroedaphic gradient on tree species composition and aboveground wood biomass of oligotrophic forest ecosystems in the central Amazon basin. *Folia Geobotanica*, 50 (3): 185–205. Doi: 10.1007/s12224-015-9225-9.
- Taylor, A.M.; Garner, B.L.; Morrell, J.J. 2002. Heartwood formation and natural durability - a review. *Wood and Fiber Science*, 34 (4): 587–611.
- Thompson, J.; Brokaw, N.; Zimmerman, J.K.; Waide, R.B.; Edwin, M.; Iii, E.; Lodge, D.J.; Taylor, C.M.; García-montiel, D.; Fluet, M.; Thompson, J.; Brokaw, N.; Zimmerman, J.K.; Waide, R.B.; Iii, E.M.E.; Lodge, D.J.; Taylor, C.M.; Garcfa-montiel, S.D.; Fluet, M. 2002. Land Use History , Environment , and Tree Composition in a Tropical Forest. *Ecological Society of America*, 12 (5): 1344–1363.
- Toledo, J.J. de; Magnusson, W.E.; Castilho, C. V.; Nascimento, H.E.M.M. 2011. How much variation in tree mortality is predicted by soil and topography in Central Amazonia? *Forest Ecology and Management*, 262 (3): 331–338. Doi: 10.1016/j.foreco.2011.03.039.
- Toledo, J.J. de; Magnusson, W.E.; Castilho, C. V.; Nascimento, H.E.M.M.; de Toledo, J.J.; Magnusson, W.E.; Castilho, C. V.; Nascimento, H.E.M.M. 2012. Tree mode of death in Central Amazonia: Effects of soil and topography on tree mortality associated with storm disturbances. *Forest Ecology and Management*, 263: 253–261. Doi: 10.1016/j.foreco.2011.09.017.
- Uriarte, M.; Canham, C.D.; Thompson, J.; Zimmerman, J.K.; Brokaw, N.; Uriarte, M.; Ham, C.D.C.A.N.; Thompson, J.; Zimmerman, J.K.; Brokaw, N. 2016. Seedling Recruitment in a Hurricane-Driven Tropical Forest: Light Limitation, Density-Dependence and the

- Spatial Distribution of Parent Trees. *Journal of Ecology*, 93 (2): 291–304. Doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.00984.x.
- USDA-FS Forest Products Laboratory. 1999. Wood handbook-wood as an engineering material. : 463.
- Vicentini, A. 2004. A vegetação ao longo de um gradiente edáfico no Parque Nacional do Jaú. September. In: BORGES, S.H.; IWANAGA, S.; DURIGAN, C.C.; PINHEIRO, M.R. (eds.), *Janelas Para a Biodiversidade No Parque Nacional Do Jaú: Uma Estratégia Para O Estudo Da Biodiversidade Na Amazônia*, Manaus, p. 105–131.
- Vulcano, M.A.; Pereira, F.S. 1967. Sinópse dos Passalidae e Scarabaeidae s. str. da regio Amazônica (Insecta, Coleoptera). *Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica*, 5: 533–603.
- Wermelinger, B.; Duelli, P.; Obrist, M.K. 2002. Dynamics of saproxylic beetles (Coleoptera) in windthrow areas in alpine spruce forests. *Forest Snow and Landscape Research*, 77 (1/2): 133–148.
- Wirth, C.; Messier, C.; Bergeron, Y.; Frank, D.; Fankhänel, A. 2009. Old-Growth Forest Definitions: a Pragmatic View. *Ecological Studies*, 209: 11–33. Doi: DOI: 10.1007/978-3-540-92706-8_2.
- Yee, M. 2005. *The ecology and habitat requirements of saproxylic beetles native to Tasmanian wet eucalypt forests: potential impacts of commercial forestry practices*. School of Agricultural Science, University of Tasmania CRC for Sustainable Production Forestry, 178 p.
- Yee, M.; Grove, S.J.; Richardson, A.M.M.; Mohammed, C.L. 2006. Brown rot in inner heartwood: why large logs support characteristic saproxylic beetle assemblages of conservation concern. *Insect biodiversity and dead wood: proceedings of a symposium for the 22nd International Congress of Entomology*: 42–56.
- Zuur, A.F.; Ieno, E.N.; Walker, N.J.; Saveliev, A. a.; Smith, G.M. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. 1 ed. Springer, New York, USA, 574 p.