

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ACRE
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E MANEJO DE RECURSOS
NATURAIS

EFEITO DA SUCESSÃO FLORESTAL E DA ESTRUTURA DA
VEGETAÇÃO SOBRE ASSEMBLEIAS DE SCARABAEINAE (INSECTA:
COLEOPTERA) EM UMA FLORESTA TROPICAL

BRUNA SANTOS BITENCOURT

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

RIO BRANCO-AC, BRASIL

JUNHO DE 2018

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ACRE
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E MANEJO DE RECURSOS
NATURAIS

EFEITO DA SUCESSÃO FLORESTAL E DA ESTRUTURA DA
VEGETAÇÃO SOBRE ASSEMBLEIAS DE SCARABAEINAE (INSECTA:
COLEOPTERA) EM UMA FLORESTA TROPICAL

BRUNA SANTOS BITENCOURT

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-
Graduação em Ecologia e Manejo de Recursos
Naturais da Universidade Federal do Acre como
requisito parcial à obtenção do título de Mestre.
Orientador: Prof. Dr. Elder Ferreira Morato

RIO BRANCO-AC, BRASIL

JUNHO DE 2018

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ACRE
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E MANEJO DE RECURSOS

EFEITO DA SUCESSÃO FLORESTAL E ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO EM UMA
FLORESTA TROPICAL SOBRE AS ASSEMBLEIAS DE SCARABAEINAE (INSECTA:
COLEOPTERA)

BRUNA SANTOS BITENCOURT

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais da Universidade Federal do Acre como requisito parcial à obtenção do título de Mestre.

Aprovada em 20 de junho de 2018 pela banca examinadora:



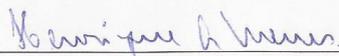
Dr. Elder Ferreira Morato
Universidade Federal do Acre, Professor, Centro de Ciências Biológicas e da Natureza
Orientador



Dr. Fernando Augusto Schmidt
Universidade Federal do Acre, Professor, Centro de Ciências Biológicas e da Natureza
Examinador interno



Dr. Fernando Zagury Vaz de Mello
Universidade Federal do Mato Grosso, Professor, Departamento de Biologia e Zoologia
Examinador externo



Dr. Henrique Augusto Mews
Universidade Federal do Acre, Professor, Centro de Ciências Biológicas e da Natureza
Examinador suplente

RIO BRANCO-AC, BRASIL

JUNHO DE 2018

- B624e Bitencourt, Bruna Santos, 1990 -
Efeito da sucessão florestal e da estrutura da vegetação sobre assembleias de Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) em uma floresta tropical / Bruna Santos Bitencourt; orientador: Dr. Elder Ferreira Morato. – 2018.
52 f. : il. ; 30 cm.
- Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Acre, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais. Rio Branco, 2018.
Inclui referências bibliográficas e apêndice.
1. Ecologia e Manejo de Recursos Naturais – Dissertação. 2. Besouro (Rola-bosta). 3. Biodiversidade. I. Morato, Elder Ferreira (orientador). II. Título.

CDD: 574.501

Bibliotecária: Alanna Santos Figueiredo CRB-11º/ 1003.

REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

BITENCOURT, B. S. (2018). Efeito da sucessão florestal e da estrutura da vegetação sobre assembleias de scarabaeinae (insecta: coleoptera) em uma floresta tropical. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais. Programa de Pós-graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais, Universidade Federal do Acre, Rio Branco-AC, 52 p.

CESSÃO DE DIREITOS

AUTOR: Bruna Santos Bitencourt

GRAU: Mestre

Concedo à Universidade Federal do Acre-UFAC permissão para reproduzir cópias desta dissertação de mestrado e para emprestá-las somente para propósitos acadêmicos e científicos. Reservo outros direitos de publicação, de forma que nenhuma parte desta dissertação de mestrado pode ser reproduzida sem minha autorização por escrito.

Bruna Santos Bitencourt

Endereço eletrônico: bruhbioac@gmail.com

*À minha família e a minha companheira
Ana Claudia, por todo apoio e
confiança, **dedico.***

AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer aos meus pais (Agenor e Lourdes), aos meus irmãos (Paulo Roberto, Marcelo e Marcos) e às minhas cunhadas (Elisa, Marília e Débora) pelo apoio, incentivo e ajuda; a distância machucou muito, mas vocês se mantiveram sempre presentes em minha vida.

À minha companheira (Ana Claudia), por todo apoio e dedicação exclusiva, seja em casa ou em campo. Obrigada pelo cuidado, amor, respeito e compreensão em cada etapa que eu estava passando.

Ao meu orientador Professor Dr. Elder Ferreira Morato pela oportunidade, por investir em algo novo, pelo apoio, incentivo, confiança e luta para que eu realmente pudesse concluir esta importante fase. Obrigada pela paciência, pela ajuda em campo e por me atender sempre que eu “gritava”.

Ao meu grande amigo, professor, coorientador Dr. Pedro Giovâni da Silva, pelo apoio de longo tempo, seja em me apresentar os scarabs, me ensinar tudo sobre identificação dos besouros, conversas, paciência em ensinar estatística no R, pelo incentivo e por nunca desistir de mim.

Ao Sr. Robson e ao Sr. Francisco, auxiliares de campo como poucos. Obrigada por todo cuidado, paciência, por cada conversa e ensinamento.

Aos meus amigos Marília, Luan, Matheus Gabriel e Adriano pelo auxílio em campo. Vocês foram fundamentais para a realização deste trabalho.

Aos meus grandes amigos que conquistei nesses dois anos de mestrado. Luane, Marília, Natália, Ketlen, Yara, Elieudo, Keila, Henrique, Mariana, Diego, Rair, Guilherme, David. Cada conversa, cada café no laboratório de comunidades, cada festa, cada resenha ao lado de vocês foi fundamental para amenizar a pressão da pós, dos prazos. Todos vocês estiveram presentes em cada etapa dessa jornada e sem vocês ao meu lado tudo seria mais difícil.

Ao programa de Pós-Graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais da Universidade Federal do Acre, por todo apoio concedido durante o mestrado.

Aos financiadores deste projeto: ao PPG-EMRN por meio do PROAP e à CAPES pela bolsa de mestrado concedida, pois viabilizaram a realização deste trabalho.

Aos membros da banca, muito obrigada!

SUMÁRIO

Resumo	1
Abstract.....	3
1 Introdução.....	4
2 Material e Métodos.....	8
2.1 Área de estudo	8
2.2 Avaliação da estrutura da vegetação	9
2.3 Amostragem e identificação dos escarabeíneos	10
2.4 Análise de dados	12
3 Resultados.....	15
3.1 Variação ambiental ao longo do gradiente de sucessão florestal	15
3.2 Escarabeíneos ao longo do gradiente de sucessão florestal.....	18
4 Discussão	28
5 Conclusão	32
6 Referências Bibliográficas.....	33
APÊNDICE.....	43

Efeito da sucessão florestal e da estrutura da vegetação sobre assembleias de scarabaeinae (insecta: coleoptera) em uma floresta tropical*

Bruna Santos Bitencourt^{1,3}; Pedro Giovâni da Silva²; Elder Ferreira Morato¹ & Ysadhora Gomes de Lima¹

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais, Universidade Federal do Acre (UFAC), Caixa postal 500, 69920-900, Rio Branco, AC, Brasil

² Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, Universidade Federal de Minas Gerais, CEP 31270-901, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil.

³Autor para correspondência: bruhbioac@gmail.com

*Conforme normas do periódico Biological Conservation (Apêndice 1)

Resumo

A Floresta Amazônica possui a maior biodiversidade tropical do planeta, mas nas últimas décadas tem passado por um processo acelerado de desmatamento. A regeneração de uma floresta depende de diversos fatores, desde como foi desmatada, emprego do fogo e uso do solo após o desmatamento. Essas condições influenciarão a regeneração da floresta, afetando a diversidade, composição e, conseqüentemente, a estrutura física da vegetação. Os insetos pertencentes à subfamília Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) realizam funções ecológicas importantes. Algumas espécies possuem alta especificidade de habitat e são fortemente influenciadas por alterações no ambiente. A alta sensibilidade desse grupo faz dele um importante grupo bioindicador e, por esse motivo, vem sendo utilizado em estudos que investigam o impacto das mudanças do ambiente sobre a biodiversidade. O presente trabalho visa investigar o efeito da sucessão e da estrutura da vegetação sobre as assembleias de escarabeíneos. Realizamos a amostragem em um remanescente florestal, no município de Senador Guimard, Acre, Brasil, em abril de 2017, quando foram estabelecidas nove parcelas em três estágios sucessionais (3 áreas de floresta primária, 3 áreas de floresta secundária tardia e 3 áreas de floresta secundária jovem). Em cada uma das parcelas a amostragem dos besouros escarabeíneos foi realizada com 12 armadilhas de queda, dos quais metade foi iscada com fezes humanas e metade com fígado bovino apodrecido. Foram realizadas medidas da vegetação em uma parcela de 10 × 100 m, na qual as variáveis de diâmetro à altura do peito (DAP), densidade e altura de árvores, cobertura do dossel, densidade de colmos de bambus, densidade de palmeiras e área basal foram medidas para caracterizar os estágios sucessionais. Foi coletado um total de 21.737 indivíduos de escarabeíneos pertencentes a 58 espécies e 16 gêneros. Riqueza e abundância de escarabeíneos foram maiores na floresta primária em relação às florestas secundárias. A

estrutura da vegetação influenciou tanto a riqueza quanto a abundância de escarabeíneos. A composição de escarabeíneos foi diferente entre a floresta primária e os demais estágios sucessionais. Finalmente, houve maior substituição de espécies entre as florestas primárias e um maior padrão de aninhamento nas florestas secundárias iniciais, indicando maior homogeneização biótica. Os resultados sugerem que florestas primárias são fontes de diversidade de Scarabaeinae e que a perda e modificação da estrutura das florestas primárias pode causar perda irreversível de espécies de importância funcional.

Palavras-chave: Rola-bostas, sucessão florestal, bioindicadores, diversidade.

Abstract**Effect of forest succession and vegetation structure on assemblages of Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) in a tropical forest***

The Amazon Rainforest has the greatest tropical biodiversity on the planet, but in the last decades it has undergone an accelerated process of deforestation. The regeneration of a forest depends on several factors, from how it was deforested, fire use and land use after deforestation. These conditions will influence the regeneration of the forest, affecting the diversity, composition and, consequently, the physical structure of the vegetation. Insects belonging to the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) perform important ecological functions. Some species have high habitat specificity and are strongly influenced by changes in the environment. The high sensitivity of this group makes it an important bioindicator group and, for this reason, it has been used in studies that investigate the impact of environmental changes on biodiversity. The present work aims to investigate the effect of succession and vegetation structure on the assemblages of dung beetles. We sampled a forest remnant in the municipality of Senador Guiomard, Acre, Brazil, in April 2017, when nine plots were established in three successional stages (3 primary forest areas, 3 late secondary forest areas and 3 forest areas secondary). In each of the plots the sampling of the dung beetle was performed with 12 fall traps, of which half was baited with human faeces and half with rotten bovine liver. Vegetation measurements were performed in a 10 × 100 m plot, in which the variables of diameter at breast height (DAP), tree density and height, canopy cover, density of bamboo shoots, palm density and basal area were measured to characterize the successional stages. A total of 21,737 specimens were collected from 58 species and 16 genera. Were richness and abundance of dung beetles were higher in primary forest than secondary forests. The structure of the vegetation influenced both the richness and the abundance of dung beetles. The composition of dung beetles was different between the primary forest and the other successional stages. Finally, there was a greater substitution of species between the primary forests and a higher nesting pattern in the initial secondary forests, indicating greater biotic homogenization. The results suggest that primary forests are sources of diversity of Scarabaeinae and that the loss and modification of the structure of primary forests can cause irreversible loss of species of functional importance.

Key words: dung beetles, forest succession, bioindicators, diversity.

1 Introdução

A Floresta Amazônica abriga a maior biodiversidade tropical do planeta (Malhi *et al.*, 2008), mas também possui a maior taxa de desmatamento entre as florestas tropicais (Harder, 2006; Aldrich *et al.*, 2012; Sonter *et al.*, 2017; Roque *et al.*, 2018). Em um contexto mais histórico, os danos causados na Floresta Amazônica têm aumentado drasticamente desde a década de 1970 (Skole & Tucker, 1993). Um dos principais motivos para a destruição das florestas é a expansão de estradas e rodovias, além da conversão de áreas naturais em pastagens (Laurance, 2005) e cultivos (Alves *et al.*, 2009). A derrubada de florestas tropicais e processos relacionados como a extração madeireira, a utilização do fogo para a limpeza da terra e manejo, o abandono e intensificação no uso da terra são elementos chave para a dinâmica de cobertura e mudança no uso da terra (Alves *et al.*, 2009). Como consequência do acelerado desmatamento nas últimas décadas, muitas mudanças vêm acontecendo nos seus ecossistemas, como a degradação do solo (Merten & Minella, 2013), alterações climáticas e no ciclo da água (Lu *et al.*, 2003; Duffy *et al.*, 2015), além da diminuição da biodiversidade (Barlow *et al.*, 2016), que juntos levaram a uma homogeneização biótica em áreas perturbadas (Rodrigues *et al.*, 2013; Solar *et al.*, 2015).

O desmatamento das florestas primárias e secundárias seguido de incêndios para expandir áreas para agricultura e pecuária é uma prática comum na Amazônia ocidental (Smith & Nelson, 2011). Devido à erosão do solo após o uso (Merten & Minella, 2013), essas áreas agrícolas são abandonadas e entram em um processo de sucessão secundária. A sucessão secundária é definida como o fenômeno pelo qual a estrutura e composição da vegetação local sofrem alterações ao longo do tempo (Pianka, 1983). No entanto, o desmatamento e o incêndio provocam perturbações que desencadeiam a sucessão local na vegetação de florestas secundárias, conduzindo a processos sucessivos diferenciados dos processos naturais de abertura de clareiras na floresta (Costa *et al.*, 2012). A variação introduzida por diferentes caminhos sucessionais pode ser importante na manutenção da diversidade β em florestas tardias e pouco perturbadas (Norden *et al.*, 2015).

No sudoeste da Amazônia o fogo tem se tornado um evento cada vez mais importante de perturbação e, além disso, algumas áreas do sudoeste da Amazônia possuem uma associação com distúrbios de incêndio (Barlow *et al.*, 2012). Os incêndios florestais favorecem a propagação e o domínio de bambu no sudoeste da Amazônia (Smith & Nelson, 2011). Há uma grande predominância das populações de bambu na Amazônia ocidental, que cobrem uma área estimada de 165.000 km² de florestas compartilhadas pelo Brasil, Peru e

Bolívia (Smith & Nelson, 2011). Existem algumas razões pelas quais as florestas que são dominadas pelo bambu respondem de maneira diferente ao distúrbio do fogo (Smith & Nelson, 2011). Em primeiro lugar a presença do bambu nas florestas sugere que os incêndios podem ter desempenhado um papel importante na sua formação (Smith & Nelson, 2011). Em segundo lugar os bambus possuem uma capacidade para suportar a seca e podem aumentar o potencial inflamável da floresta à medida que suas folhas caem no solo (Smith & Nelson, 2011). O bambu reduz a riqueza de espécies arbóreas e há uma diminuição na biomassa, densidade e área basal da floresta (Tabarelli & Mantovani, 1999). A taxa de mortalidade das árvores nas florestas dominadas pelo bambu também é alta (Griscom & Ashton, 2006; Barlow *et al.*, 2012). No entanto, a mortalidade do bambu provoca a abertura de clareiras na floresta, beneficiando o crescimento de árvores comuns de sucessão inicial (Silveira, 2005) e o surgimento de espécies tolerantes a matriz.

A regeneração de uma floresta ocorre em função de fatores importantes, tais como a forma como ela foi desmatada, uso após o desmatamento e a intensidade do uso do fogo (Zarin *et al.*, 2005). Essas condições influenciam a composição e estrutura da vegetação de uma floresta (Costa *et al.*, 2012). Mudanças na comunidade de dispersores, polinizadores e predadores de sementes também afetam a regeneração da floresta (Wright & Duber, 2001; Tabarelli & Peres, 2002). Essas mudanças na composição e estrutura da vegetação que acontecem após o uso e abandono da terra têm consequências para a fauna local (De Walt *et al.*, 2003).

Diversos grupos de artrópodes têm sido utilizados como indicadores da qualidade do habitat devido à sua grande sensibilidade às mudanças ambientais (Gardner *et al.*, 2008). Um exemplo desses grupos são os coleópteros da subfamília Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae), que são detritívoros e utilizam principalmente fezes, carcaças e frutos em decomposição como recurso alimentar (Halffter & Matthews, 1966; Halffter & Edmonds, 1982; Hanski & Cambefort, 1991; Simmons & Ridsdill-Smith, 2011). No Brasil, estes insetos são conhecidos como “rola-bostas” e apresentam grande diversidade de espécies (Vaz-de-Mello, 2000). Os escarabeíneos formam assembleias bem definidas em termos taxonômicos e funcionais (Hanski & Cambefort, 1991), e sua eficiência na remoção de material orgânico em decomposição coloca este grupo de insetos como componentes fundamentais na manutenção do ecossistema (Halffter & Matthews, 1966).

Várias espécies de escarabeíneos apresentam fortes associações a determinados tipos de habitat (Halffter, 1991). Assim, algumas espécies não conseguem estender suas populações para áreas abertas (Klein, 1989; Spector & Ayzama, 2003; Almeida & Louzada,

2009). Por possuírem grande especificidade de habitat, essas espécies são negativamente afetadas por alterações no habitat, o que pode causar restrição da distribuição geográfica ou extinção local (Didham *et al.*, 1998; Davis & Philips, 2005; Hernández & Vaz-de-Mello, 2009). Essas alterações no habitat podem causar mudanças na abundância, riqueza, diversidade e composição de espécies, e na biomassa dos escarabeíneos (Klein 1989; Halfpter & Arellano, 2002; Escobar *et al.*, 2007) e, conseqüentemente, alterar suas funções ecossistêmicas (Slade *et al.*, 2007, 2011; Braga *et al.*, 2012, 2013). Eles são, sobretudo, adequados para investigar as conseqüências da recuperação do habitat, uma vez que são sensíveis às alterações nas condições do ambiente (Nichols *et al.*, 2007). Como o excremento de mamíferos é a principal fonte de alimento para os escarabeíneos (Halfpter & Matthews, 1966; Halfpter & Edmonds, 1982), tanto a perda como a diminuição do tamanho populacional de espécies de mamíferos resultam em efeito cascata, causando a diminuição da riqueza, abundância e biomassa das espécies de escarabeíneos quando o ecossistema é alterado pela atividade humana (Gardner *et al.*, 2008; Nichols *et al.*, 2009; Barlow *et al.*, 2010; Culot *et al.*, 2013). Essas alterações na estrutura das assembleias têm conseqüências também nas funções ecossistêmicas desempenhadas por eles, com diminuição na dispersão secundária de sementes, remoção de matéria orgânica e controle de parasitos coprobiontes (Beynon *et al.*, 2014; Gray *et al.*, 2014; Tixier *et al.*, 2015). Algumas das vantagens do uso desse grupo em avaliações dos efeitos das mudanças ambientais são a facilidade e o baixo custo de amostragem, combinado com a bem conhecida taxonomia do grupo (Halfpter & Favila, 1993).

As assembleias de escarabeíneos respondem positivamente ao tempo de restauração de florestas (Audino *et al.*, 2014; Hernández *et al.*, 2014; Bitencourt & da Silva, 2016) e dentre outras características são utilizados como bioindicadores, pois são sensíveis a alterações do ecossistema, naturais ou antrópicas (Filgueiras *et al.*, 2011; da Silva *et al.*, 2013; Audino *et al.*, 2014). Vários estudos na região neotropical mostraram diminuições significativas na diversidade de escarabeíneos, quando a floresta tropical é substituída por culturas ou pastagens (Estrada *et al.*, 1998; Vulinec, 2000). Não só a extinção dessa fauna de besouros afeta diretamente a biodiversidade, mas o impacto de sua perda na estrutura do solo, na ciclagem de nutrientes, na dinâmica da população de organismos parasitas e regeneração da floresta também podem ser significativos (Vulinec, 2000).

A regeneração e a restauração de florestas podem atenuar parte do efeito negativo causado pelos elevados índices de desmatamento atual. Em contraste, a manutenção da biodiversidade e os processos ecossistêmicos associados a ele dependem de iniciativas

efetivas de conservação, que são desafios importantes para os conservacionistas (Gardner *et al.*, 2009; Tabarelli *et al.*, 2010). Há muitas barreiras para a tomada de decisões acerca da conservação da biodiversidade, incluindo falta de informações sobre abundância de espécies, distribuição e estado de conservação, um grande número de espécies ainda desconhecidas e práticas adaptadas a diferentes condições locais (Pimm *et al.* 2014).

O estudo sobre os efeitos da sucessão florestal sobre os escarabeíneos e diversos grupos se torna ainda mais complexo ao se considerar que nem sempre áreas de regeneração natural mais antigas abrigam a mesma riqueza que áreas de floresta primária (Gardner *et al.*, 2008; Barlow *et al.*, 2016). Uma meta-análise das consequências da mudança da paisagem para os escarabeíneos de floresta tropical mostrou que áreas altamente degradadas e com agricultura intensiva promoveram reduções drásticas na diversidade (Nichols *et al.*, 2007). Porém, em áreas onde foi mantido um alto grau de cobertura florestal e uma alta complexidade de vegetação (florestas secundárias), as comunidades de escarabeíneos foram ricas em espécies e semelhantes às encontradas em florestas primárias intactas (Vulinec, 2002; Nichols *et al.*, 2007). Em contraste, Gardner *et al.* (2008) concluíram que florestas secundárias podem ajudar a mitigar a perda da biodiversidade, porém não abrigam a mesma abundância e riqueza de espécies de escarabeíneos encontradas em florestas primárias. Os efeitos da degradação são visíveis na composição de escarabeíneos nessas áreas, pois florestas secundárias não abrigam a mesma composição de espécies do que as áreas intactas, mostrando uma homogeneização biótica (Gardner *et al.*, 2008; Solar *et al.*, 2015). O objetivo deste trabalho é investigar o efeito da estrutura da vegetação ao longo de diferentes estágios sucessionais de uma floresta tropical sobre a estrutura das assembleias de escarabeíneos, contribuindo assim para o melhor conhecimento acerca da importância da conservação das florestas primárias e suas áreas remanescentes. A hipótese deste trabalho é que os estágios sucessionais da Floresta Amazônica afetam a distribuição de espécies de escarabeíneos. Esperamos (i) diferenças na composição de espécies entre estágios sucessionais, onde os estágios de sucessão inicial e tardia terão alta rotatividade de espécies, pois espécies dependentes da floresta desaparecerão em estágios sucessionais iniciais, que por sua vez serão dominados por espécies tolerantes à matriz. Também esperamos (ii) encontrar maior riqueza e abundância de espécies em florestas primárias, porque elas representam o estágio sucessional mais avançado e têm uma estrutura de vegetação mais complexa. Finalmente, esperamos (iii) forte associação entre espécies de besouros coprófagos e floresta primária devido às condições ambientais e recursos fornecidos por este tipo de habitat.

2 Material e Métodos

2.1 Área de estudo

O estudo foi desenvolvido na Fazenda Experimental Catuaba (FEC) localizada no município de Senador Guiomard (10°04'S e 67°37'O; figura 1). A FEC pertence à Universidade Federal do Acre (UFAC) e está localizada próxima à confluência das BR 364 e 317. A FEC é constituída por Floresta Ombrófila Aberta, onde predominam a palmeira e o bambu, com uma área de 1.200 ha (Medeiros *et al.*, 2013). A vegetação da FEC é de floresta tropical de terra firme, floresta aberta com bambu e palmeiras, floresta densa, e florestas secundárias (capoeira) em diferentes estágios sucessionais. Nós utilizamos três tratamentos representando diferentes estágios sucessionais, consistindo em: floresta primária, floresta secundária tardia e floresta secundária jovem (Figura 1).

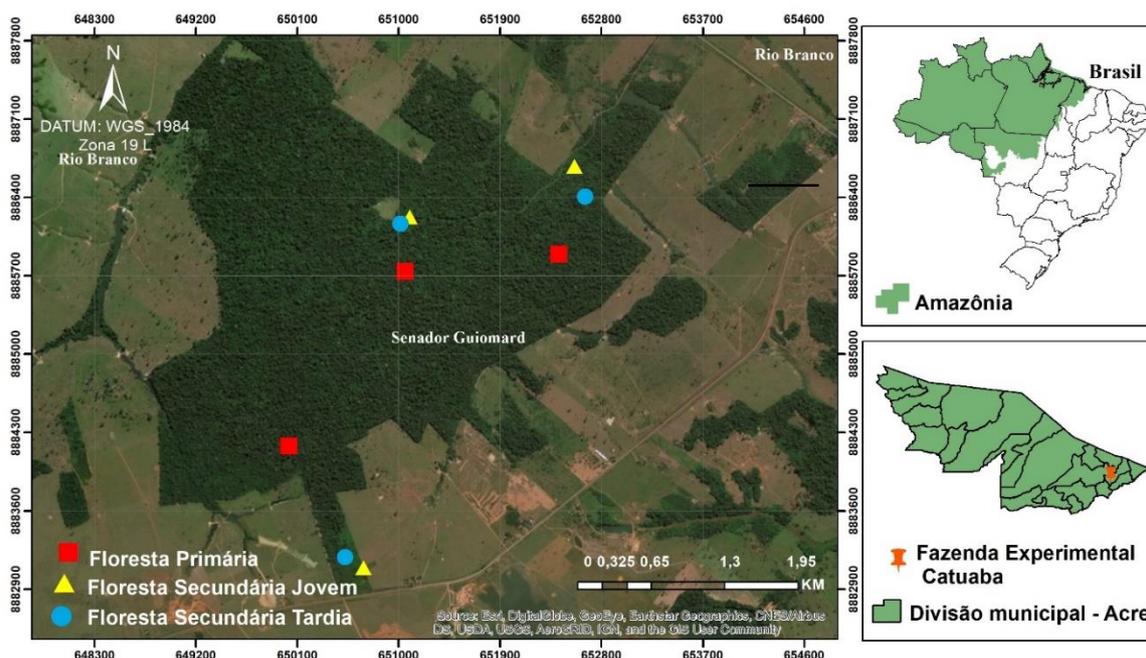


Figura 1. Localização da Fazenda Experimental Catuaba (e as parcelas) – em relação ao estado do Acre, à Amazônia e ao Brasil.

O estágio sucessionais de floresta primária não tem registro de desmatamento ou corte raso, a floresta secundária tardia tem 25 e 26 anos após uso na agricultura e abandono da área e a floresta secundária jovem foi desmatada e queimada em maio e junho de 2001 e

desde então entrou processo de recuperação. Cada tratamento possuiu três réplicas, totalizando nove parcelas de 90×80 m (7.200 m²). Os conjuntos de três parcelas estavam distribuídos em locais diferentes da FEC (Figura 2), e cada conjunto possuiu os três tipos de tratamento. A distância entre as parcelas variou de 107 a 4.000 m.

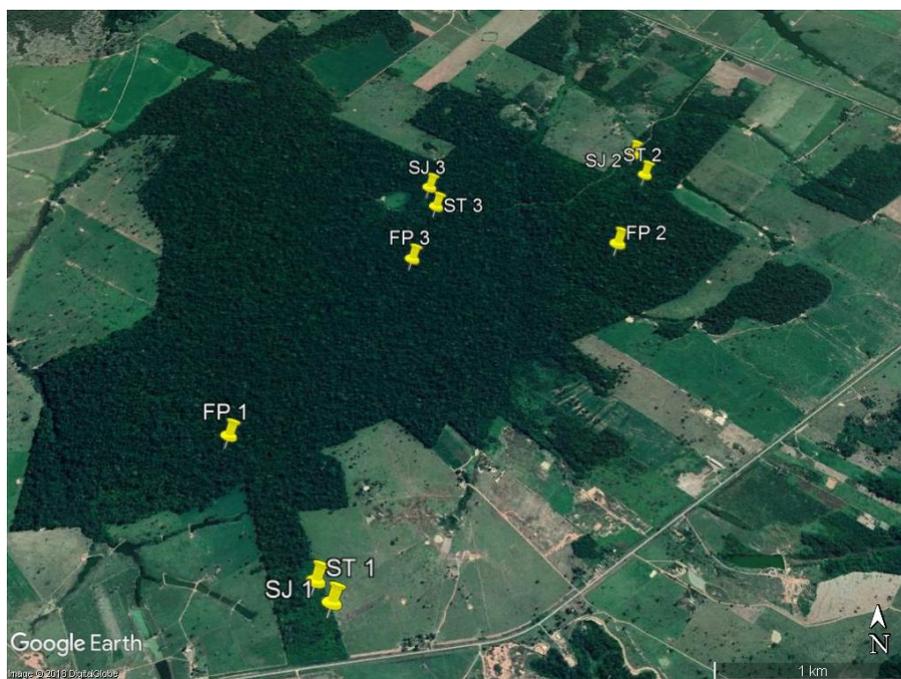


Figura 2. Localização das parcelas dos estágios sucessionais. Réplicas dos tratamentos com diferentes estágios sucessionais: FP: Floresta primária, ST: Floresta secundaria tardia, SJ: Floresta secundária jovem. Fonte: Google Earth 2018.

2.2 Avaliação da estrutura da vegetação

Em cada uma das nove áreas amostrais foi estabelecido um transecto de 1000 m², dividido em quatro sub-parcelas de 250 m² (25×10 m), onde foi medida a circunferência à altura do peito das árvores ($CAP > 16$ cm) e estimadas a densidade arbórea e a densidade de palmeiras com altura mínima de 1 m. Os valores de CAP foram usados para o cálculo da área basal (m^2ha^{-1}). Em amostras de 100 m² (25×4 m), dentro das sub-parcelas maiores, foi contado o número de colmos de bambu. Para medir a porcentagem da cobertura do dossel foi usado um densiômetro de copa convexo. A cada cinco metros do transecto de 100 m foram realizadas quatro medidas de cobertura do dossel, nas direções norte, sul, leste e oeste. A média dessas quatro medidas definiu a porcentagem de cobertura do dossel em cada um dos pontos. Para medir a variável altura das árvores foi utilizado o método de ponto-quadrantes (Krebs, 1999). No transecto de 100 m de cada uma das áreas foi estabelecido um

ponto-quadrantes a cada 10 m. Em cada quadrante foram escolhidas as duas árvores mais próximas, a primeira com diâmetro a altura do peito (DAP \geq 10 cm e $<$ 30 cm), e a segunda com DAP \geq 30 cm, totalizando oito árvores por ponto quadrante e 80 árvores por transecto.

A partir dos valores de todas essas variáveis foi gerado um índice operacional de complexidade estrutural da vegetação de cada parcela a partir de August (1983) e Souza *et al.* (2008). Cada parcela foi ranqueada em relação aos valores médios para cada variável estrutural. As parcelas com os valores mais baixos receberam escores menores. Após o ranqueamento, os escores de cada variável foram somados para cada parcela. O valor final da soma de todas as variáveis para cada parcela foi denominado “índice de complexidade estrutural” da vegetação. Portanto, a parcela com o maior valor desse índice foi aquela com valores elevados para a maior parte das variáveis consideradas (August, 1983). Assim, parcelas com valores elevados das variáveis foram consideradas estruturalmente mais complexas.

2.3 Amostragem e identificação dos escarabeíneos

A amostragem dos besouros escarabeíneos foi realizada com o uso de armadilhas de queda com atrativos (da Silva, 2011), pois constitui o método mais eficiente para a captura deste grupo de insetos (Lobo *et al.*, 1988). As armadilhas foram confeccionadas com recipientes plásticos (18 cm de diâmetro e 15 cm de altura) que foram enterrados com a borda ao nível do solo. Uma solução de água e detergente neutro (300 ml) foi adicionada em cada armadilha para capturar os espécimes. Sobre a armadilha foi colocada uma proteção (tampa plástica) contra a chuva, amparada por três palitos de madeira, deixando uma altura de aproximadamente 10 cm entre a borda do recipiente e a proteção. A isca foi enrolada em tecido fino e suspensa sobre a armadilha ao ser amarrada na parte central da proteção contra chuva (Figura 3).



Figura 3. Armadilha de queda utilizada para a captura dos escarabeíneos. Foto: Pedro Giovâni da Silva.

Para a atração dos besouros foram utilizadas iscas de fezes humanas e carne apodrecida (fígado de boi deixado em temperatura ambiente por três dias antes das coletas), ambas contemplam os dois principais hábitos alimentares dos escarabeíneos – a coprofagia e a necrofagia, respectivamente (Halffter & Matthews, 1966; Halffter & Edmonds, 1982; Hanski & Cambefort, 1991; Simmons & Ridsdill-Smith, 2011). Em cada parcela de estudo foram montadas 12 armadilhas de queda, instaladas aos pares, ao longo de dois transectos lineares. As armadilhas de cada par ficaram distanciadas 2 m entre si e continham um tipo de isca cada uma (cerca de 20 g de fezes ou carne). Os pares de armadilhas ficaram distantes 30 m entre si e 50 m entre os dois transectos (Figura 4). As armadilhas permaneceram em campo por 48 h em cada parcela. Quando se utiliza o método de amostragem com armadilhas de queda iscadas, os besouros são coletados em dois períodos de 48 h. Esse período de amostragem é suficiente, pois a curva de acumulação de espécies gerada é suficiente para amostrar a maioria das espécies da comunidade (Spector & Forsyth, 1998). As amostragens foram realizadas durante a estação chuvosa, entre os dias 10 e 20 de abril de 2017, onde foram realizadas duas amostragens nesse período.

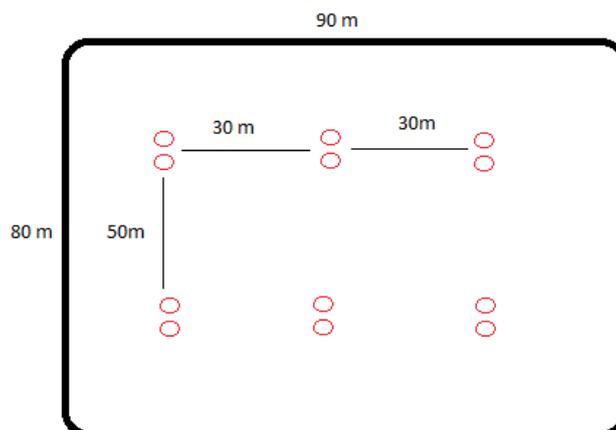


Figura 4. Desenho amostral dos transectos usados para a coleta do escarabéneos e a distância entre os pares de armadilhas.

Os insetos coletados foram triados, contados, pré-identificados e acomodados em caixas entomológicas e recipientes com etanol. A pré-identificação foi realizada através de chave dicotômica para gêneros de Scarabaeinae (Vaz-de-Mello *et al.*, 2011). Representantes de todas as espécies e morfoespécies tiveram suas identificações confirmadas por especialista do grupo, Dr. Fernando Z. Vaz-de-Mello (Universidade Federal de Mato Grosso, Brasil). O material-testemunho encontra-se depositado no setor de entomologia da Coleção Zoológica da UFMT e na coleção do Laboratório de Ecologia de Insetos da UFAC.

2.4 Análise de dados

Para verificar as possíveis diferenças da estrutura da vegetação entre as áreas de floresta primária, secundária tardia e secundária jovem, foi realizada uma análise de componentes principais (PCA) por meio de uma matriz de correlação das variáveis de DAP, densidade arbórea, área basal, altura de árvores, densidade de palmeiras, densidade de bambu, e abertura de dossel. Também testamos as diferenças nas variáveis da vegetação entre os estágios sucessionais usando uma análise de variância (ANOVA) de um critério para dados contínuos e Kruskal-Wallis para dados de proporção. O teste de Shapiro-Wilk foi realizado para investigar a normalidade dos dados.

A complexidade estrutural entre os estágios sucessionais foi comparada através de uma análise de variância (ANOVA) de um critério, onde foram utilizados os valores do índice de complexidade obtidos em cada parcela. Foi ajustado dois modelos de regressão

linear simples para testar possíveis associações entre riqueza de Scarabaeinae e complexidade estrutural e abundância de Scarabaeinae e a complexidade estrutural. Essas análises estatísticas foram realizadas através do programa BioEstat 5.0.

Os dados de riqueza e abundância das espécies foram reunidos por parcelas de cada conjunto do gradiente sucessional e a amostragem foi avaliada por meio de curvas de acumulação de espécies (Colwell *et al.*, 2012). Os dados das amostragens foram randomizados 100 vezes e os valores estimados calculados no programa EstimateS 9.1 (Colwell, 2013). Utilizamos o estimador Jackknife 1 para estimar a riqueza potencial de espécies para cada estágio sucessional. O gráfico foi realizado no programa R (R Core Team, 2017).

Os valores acumulados de riqueza e abundância por armadilha nos diferentes estágios sucessionais foram comparados e para testar a relação da riqueza e abundância de espécies com a estrutura da vegetação e os estágios sucessionais, foram realizados modelos lineares generalizados (GLMs) e uma análise de contraste usando a função “coms” do pacote RT4Bio (Reis Jr. *et al.*, 2015). Os dados foram analisados levando em conta a distribuição de erros adequada para a natureza dos dados (quasi-Poisson para dados de riqueza de espécies e binomial negativa para abundância). Todos os modelos foram avaliados via análise de resíduos, para adequação do modelo e da distribuição de erros (Crawley, 2013). O programa R foi utilizado para a realização desta análise usando os seguintes pacotes RT4Bio (Reis Jr. *et al.*, 2015), MASS (Venables & Ripley, 2002) e car (Fox & Weisberg 2011).

O Valor Indicador Individual – IndVal (Dufrene & Legendre, 1997) foi utilizado para avaliar possíveis associações de espécies de escarabeíneos com as áreas de sucessão. Este método combina o grau de especificidade de um status ecológico, apresentando a percentagem de ocorrência e a significância para cada espécie, independentemente (McGeoch *et al.*, 2002). O IndVal foi realizado a partir de uma matriz de abundância das espécies no programa R a partir do pacote Labdsv (Roberts, 2016), com 999 permutações.

Para verificar se a dissimilaridade (diversidade beta) entre os estágios sucessionais foi guiada por troca espacial de espécies (*turnover* ou substituição) ou perda não-aleatória de espécies (*nestedness* ou aninhamento), a diversidade beta foi particionada nos componentes de substituição e aninhamento de espécies conforme Baselga (2010). Os cálculos de diversidade para diversos locais baseados no coeficiente de Jaccard são sensíveis

ao tamanho da amostra, assim, calculamos os valores de diversidade β para todos os estágios sucessionais usando um procedimento de amostragem aleatória. Tomamos 5.000 amostras aleatórias do número total de unidades amostrais de cada estágio sucessional para medidas de componentes de substituição e aninhamento (Solar *et al.*, 2015). Essa análise foi realizada no programa R usando o pacote “betapart” (Baselga & Orme, 2012) e as funções “beta.multi” (para cálculo da dissimilaridade total e seus componentes) e “beta.pair” (para cálculo da dissimilaridade total e seus componentes para cada par de estágio sucessional). Ambos os componentes foram transformados em porcentagem em relação à dissimilaridade total. Agrupamentos de médias foram construídos para a visualização dos resultados par-a-par.

Para verificar diferenças na composição de escarabeíneos entre os diferentes estágios sucessionais foi realizada uma análise de variância multivariada permutacional não paramétrica (PERMANOVA) (Anderson, 2001) empregando 999 permutações, levando em consideração as abundâncias das espécies, entre os diferentes estágios sucessionais. A função “adonis” do pacote vegan (Oksanen *et al.*, 2016) foi utilizado para esta finalidade. Para a visualização dos agrupamentos foi realizada uma análise de coordenadas principais (PCoA), empregando o coeficiente de similaridade de Bray-Curtis para ambas. A relação entre espécies de besouros e variáveis ambientais explicativas foi verificada por meio de uma análise de redundância (RDA). Os dados de abundância foram transformados por Hellinger antes da análise (Legendre & Gallagher, 2001). O programa R foi utilizado para a realização destas análises.

3 Resultados

3.1 Variação ambiental ao longo do gradiente de sucessão florestal

As médias de DAP, área basal, densidade arbórea, densidade de palmeiras, cobertura de dossel e altura de árvores foram maiores nas áreas de floresta primária em relação as florestas secundárias. A densidade de colmos de bambu foi maior nas áreas de floresta secundária jovem (Tabela 1).

Tabela 1. Valor médio (\pm desvio padrão) das variáveis da estrutura da vegetação das áreas de floresta primária (FP), floresta secundária tardia (ST) e floresta secundária jovem (SJ). DAP = diâmetro à altura do peito.

VARIÁVEIS	FP1	FP2	FP3	ST1	ST2	ST3	SJ1	SJ2	SJ3
DAP (cm)	13,8 \pm	16,6 \pm	14,6 \pm	12,4 \pm	14,7 \pm	11,3 \pm	12,77 \pm	16,14 \pm	11 \pm
	9,6	19,7	12,5	12,2	13,8	7,5	7,78	11,05	5,86
Densidade arbórea (ind.ha ⁻¹)	1520,0 \pm	1500,0 \pm	1600,0 \pm	630,0 \pm	1020,0 \pm	1170,0 \pm	180 \pm	1020 \pm	520 \pm
	509,1	454,3	190,4	143,8	317,5	1072,5	236,64	387,13	293,94
Área basal (m ² .ha ⁻¹)	33,5 \pm	77,0 \pm	46,0 \pm	15,0 \pm	32,0 \pm	25,0 \pm	7,78 \pm	76,34 \pm	15,78 \pm
	8,8	57	31,4	11,5	21,9	15,1	13,78	36,63	8,12
Densidade de palmeiras (ind.ha ⁻¹)	220,0 \pm	250,0 \pm	210,0 \pm	60,0 \pm	500,0 \pm	140,0 \pm	10 \pm	90 \pm	100 \pm
	100,7	185,8	88,7	76,6	614,1	124,4	20	82,46	200
Densidade de bambus (colmos.ha ⁻¹)	760,0 \pm	40,0 \pm	40,0 \pm	6640,0 \pm	5820,0 \pm	5080,0 \pm	7440 \pm	3020 \pm	6700 \pm
	811,9	80	80	1745,4	2261,2	1632,3	2330,55	2398,56	7209,29
Cobertura de dossel (%)	92,7 \pm	93,1 \pm	91,2 \pm	76,5 \pm	90,8 \pm	82,5 \pm	66,67 \pm	80,94 \pm	72,92 \pm
	1,7	1,5	7,1	18,6	4,8	9,9	28,23	10,57	29,54
Altura de árvores (m)	18,0 \pm	19,5 \pm	21,1 \pm	13,8 \pm	17,8 \pm	13,7 \pm	11,89 \pm	13,67 \pm	12,61 \pm
	6,24	5,8	9	5,3	5,4	5,9	4,19	4,12	5,08

Quando comparamos as variáveis da vegetação entre os estágios sucessionais visualizamos um conjunto de variáveis que determinam o estágio sucessional. As variáveis da vegetação que não diferiram entre os estágios foram as variáveis densidade de palmeiras ($F = 3,156$; g.l. = 2; $p = 0,051$) e DAP ($F = 2,582$; g.l. = 2; $p = 0,08$). As variáveis que diferiram apenas quando os estágios sucessionais de floresta secundária foram comparadas com a floresta primária foram as variáveis densidade de bambu ($F = 23,10$; g.l. = 2; $p < 0,001$), área basal ($F = 12,74$; g.l. = 2; $p < 0,001$) e cobertura de dossel ($H = 29,1915$; g.l. = 2; $p < 0,001$). Em contrapartida, observamos as variáveis da vegetação que diferiram entre todos os estágios sucessionais, caracterizando cada um deles: altura de árvores ($F = 53,17$; g.l. = 2; $p < 0,001$) e densidade arbórea ($F = 25,02$; g.l. = 2; $p < 0,001$) (Figura 5).

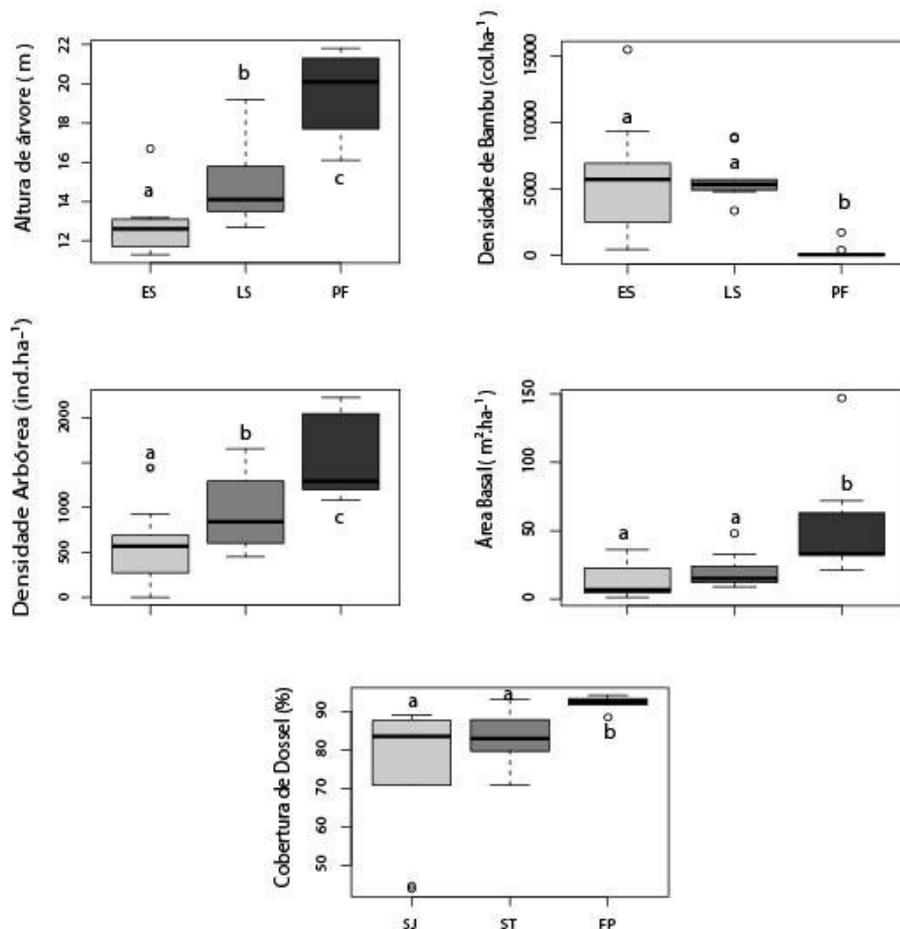


Figura 5. Valores médios das variáveis da vegetação que diferiram entre os estágios sucessionais no município de Senador Guiomard - Acre, Amazônia Sul - Ocidental, Brasil. A linha baixa representa o valor mínimo, a linha acima representa o valor máximo, a caixa representa dados entre 25% e 75% e a linha no centro da caixa representa a mediana. Letras diferentes indicam diferença estatística entre as médias. Floresta primária (FP), floresta secundária tardia (ST) e floresta secundária jovem (SJ).

Altura de árvores (-0,452), área basal (-0,419), densidade arbórea (-0,418) e densidade de bambus (0,398) foram as variáveis que mais influenciaram a estrutura da vegetação no componente 1 da PCA. Em contrapartida, DAP (0,569) e densidade de palmeiras (-0,587) influenciaram mais no componente 2 da PCA. Os dois primeiros eixos tiveram um valor explicativo de 68,5% (Figura 6).

3.2 Escarabeíneos ao longo do gradiente de sucessão florestal

Ao total foram coletados 21.737 indivíduos de escarabeíneos, pertencentes a 58 espécies e 16 gêneros (Tabela 2). As espécies mais abundantes foram *Onthophagus* sp.1 (20,1%), *Onthophagus* sp.2 (21,6%), *Canthidium* sp.12 (11,6%) e *Onthophagus xanthomerus* (Bates, 1887) (8,1%), as quais representaram 61,4% do total. As espécies mais abundantes variaram entre os estágios sucessionais (Figura 8). Encontramos 50 espécies (86,2%) na floresta primária (N = 10.306), 46 espécies (79,3%) na floresta secundária tardia (N = 6.424) e 48 espécies (82,8%) na floresta secundária jovem (N = 5.007).

Tabela 2. Abundância e riqueza de espécies de escarabeíneos amostrados em diferentes estágios sucessionais no município de Senador Guiomard - Acre, Amazônia Sul-Occidental, Brasil, em abril de 2017. Floresta primária (FP), floresta secundária tardia (ST) e floresta secundária jovem (SJ).

Espécies	Estágios sucessionais			Total
	SJ	ST	FP	
<i>Anomiopus</i> sp.1	1			1
<i>Ateuchus</i> sp.1	144	152	420	716
<i>Ateuchus</i> sp.2	73	160	1.470	1.703
<i>Ateuchus</i> sp.3			1	1
<i>Ateuchus</i> sp.4			5	5
<i>Canthidium</i> aff. <i>dohrni</i>	77	118	116	311
<i>Canthidium</i> aff. <i>gerstackeri</i>	14	14	10	38
<i>Canthidium</i> sp.1	58	78	182	318
<i>Canthidium</i> sp.2	6	1	7	14
<i>Canthidium</i> sp.3	181	294	261	736
<i>Canthidium</i> sp.4		3		3
<i>Canthidium</i> sp.5			1	1
<i>Canthidium</i> sp.6	3	13	8	24
<i>Canthidium</i> sp.7	35	48	10	93
<i>Canthidium</i> sp.8	1	1	1	3
<i>Canthidium</i> sp.9			1	1
<i>Canthidium</i> sp.10	26	11	4	41
<i>Canthidium</i> sp.11	6	14	10	30
<i>Canthidium</i> sp.12	1.014	1.060	449	2.523
<i>Canthon</i> aff. <i>angustatus</i>	24	27	30	81
<i>Canthon</i> aff. <i>sericatus</i>	11	28	8	47
<i>Canthon histrio</i> (Serville, 1828)	35	7		42

Continua...

Tabela 2. Continuação

Espécies	Estágios sucessionais			Total
	SJ	ST	FP	
<i>Canthon nitidicollis</i> Lucas, 1859	239	279	163	681
<i>Canthon pauper</i> Schmidt, 1920	1		2	3
<i>Canthon proseni</i> (Martínez 1949)	93	115	190	398
<i>Canthon quadriguttatus</i> (Olivier, 1789)	1		1	2
<i>Canthon semiopacus</i> Harold, 1868	15	9	10	34
<i>Canthon</i> sp.1	7	8	3	18
<i>Coprophanaeus lancifer</i> (Linné, 1767)	10	10	23	43
<i>Coprophanaeus telamon</i> (Erichson, 1847)	6	10	66	82
<i>Deltochilum carinatum</i> (Westwood, 1837)			1	1
<i>Deltochilum orbiculare</i> Lansberge, 1874	1	1	1	3
<i>Deltochilum</i> sp.1	7	21	63	91
<i>Deltochilum</i> sp.2			2	2
<i>Deltochilum</i> sp.3		1		1
<i>Diabroctis mimas</i> (Linnaeus, 1758)		1		1
<i>Dichotomius mamillatus</i> (Felsche, 1901)	12	7	3	22
<i>Dichotomius melzeri</i> (Luederwaldt, 1922)	20	18	8	46
<i>Dichotomius ohausi</i> (Luederwaldt, 1923)	171	140	169	480
<i>Dichotomius</i> sp.1	67	115	254	436
<i>Dichotomius</i> sp.2	305	408	188	901
<i>Dichotomius worontzowi</i> (Pereira, 1942)	3	1	3	7
<i>Eurysternus arnaudi</i> Génier, 2009	1	4	56	61
<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst, 1789)	131	107	187	425
<i>Eurysternus foedus</i> Guérin-Méneville, 1830	7	10	22	39
<i>Hansreia peugeoti</i> Valois, Vaz-de-Mello & Silva, 2015			2	2
<i>Onthophagus</i> sp.1	483	714	3.180	4.377
<i>Onthophagus</i> sp.2	1.378	1.724	1.585	4.687
<i>Onthophagus xanthomerus</i> Bates, 1887	212	538	1.003	1.753
<i>Oxysternon conspicillatum</i> (Weber, 1801)	27	28	22	77
<i>Oxysternon silenus</i> Castelnau, 1840	7	8		15
<i>Phanaeus bispinus</i> Bates, 1868	1		1	2
<i>Phanaeus chalcomelas</i> (Perty, 1830)	57	55	43	155
<i>Scybalocanthon</i> sp.1	16	41	37	94
<i>Scybalocanthon</i> sp.2	2	3	23	28
<i>Scybalocanthon</i> sp.3	7			7
<i>Sylvicanthon bridarollii</i> (Martínez, 1949)	10	18	1	29
<i>Uroxys</i> sp.1	1	1		2
Abundância	5.007	6.424	10.306	21.737
Riqueza	48	46	50	58

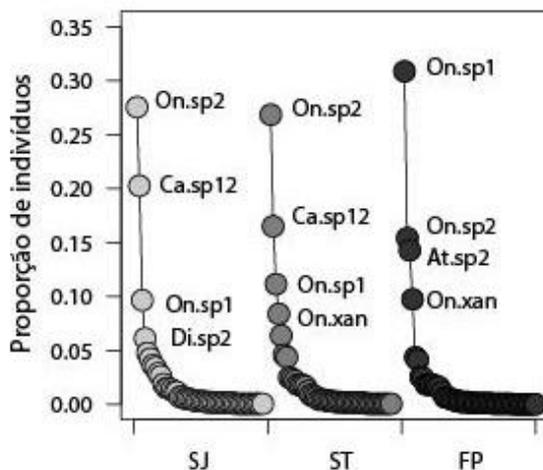


Figura 8. Distribuição das espécies de escarabeíneos de acordo com a maior abundância pelos estágios sucessionais no município de Senador Guiomard - Acre, Amazônia Sul-Occidental, Brasil. As iniciais dos nomes das espécies seguem a Tabela 2. Floresta primária (FP), floresta secundária tardia (ST) e floresta secundária jovem (SJ).

As curvas de acumulação de espécies para as áreas de floresta primária, secundária tardia e secundária jovem tenderam à estabilização (Figura 9). Um total de 84,1%, 85,9% e 85,0% das espécies estimadas para os estágios sucessionais de floresta primária, secundária tardia e secundária jovem foram amostrados, respectivamente.

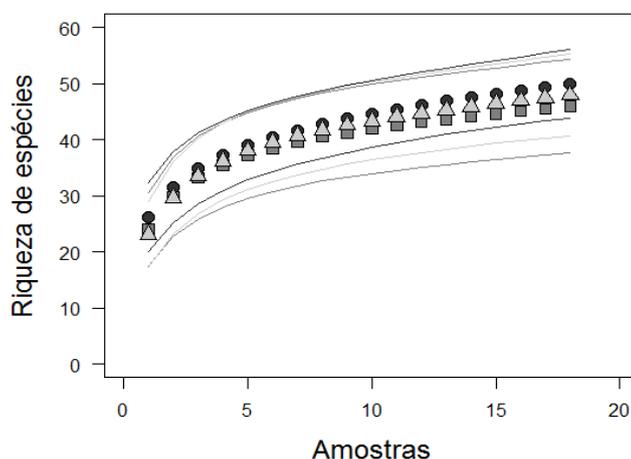


Figura 9. Curvas de acumulação de espécies de escarabeíneos na Amazônia Sul - Occidental com dados reunidos por idade sucessional. FP = Floresta primária (círculos); ST = floresta secundária tardia (quadrados); SJ = floresta secundária jovem (triângulos).

A riqueza de espécies e a abundância de indivíduos foram maiores nas áreas de floresta primária em relação aos estágios sucessionais de florestas secundárias, jovens e

tardias. A riqueza média de espécies foi maior no estágio sucessional de floresta primária e houve diferença estatística apenas entre floresta primária e as demais florestas secundárias ($F = 3,77$; g.l. = 2; $p = 0,002$). A abundância média foi maior nas florestas primárias e variou entre a floresta primária e as florestas secundárias ($\chi^2 = 33,9$; g.l. = 2; $p = 0,000$). Porém, não houve diferença entre as médias de floresta secundária jovem e secundária tardia (Figura 10).

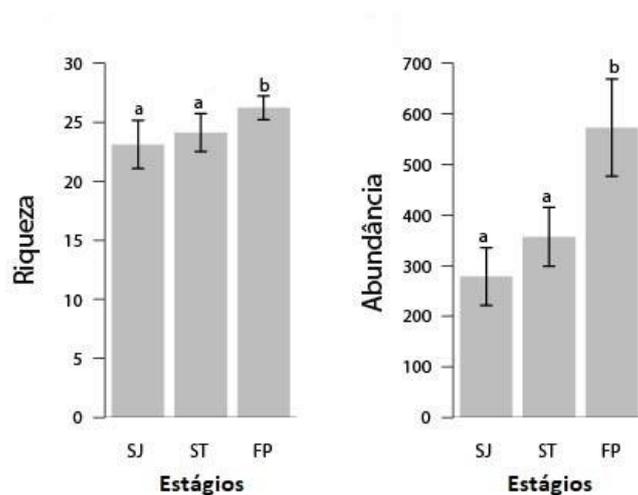


Figura 10. Riqueza e abundância média por estágio sucessional das assembleias de escarabeíneos amostradas no município de Senador Guimard, Acre, Amazônia Sul - Ocidental, Brasil. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas entre as médias. Floresta primária (FP), floresta secundária tardia (ST) e floresta secundária jovem (SJ).

A PERMANOVA revelou diferenças na composição de escarabeíneos entre os três tratamentos ($R^2 = 0,303$; $F = 11,11$; g.l. = 2; $p = 0,003$). As diferenças foram observadas entre floresta primária e floresta secundária jovem ($R^2 = 0,357$; $F = 18,891$; $p = 0,003$), e floresta primária e floresta secundária tardia ($R^2 = 0,311$; $F = 15,401$; $p = 0,003$). Entre floresta secundária tardia e floresta secundária jovem não houve diferença na composição de escarabeíneos ($R^2 = 0,045$; $F = 1,633$; $p = 0,378$), como mostrou também a análise de coordenadas principais (Figura 11).

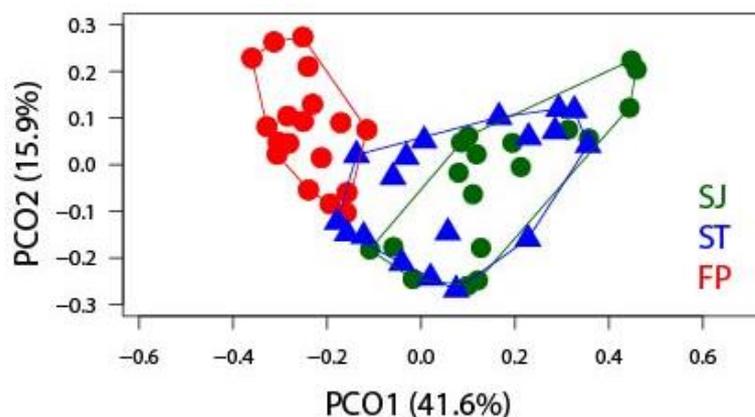


Figura 11. Análise de coordenadas principais para os dados de abundância de escarabeíneos pelos estágios sucessionais. FP = Floresta primária, ST = Secundária tardia, SJ = Secundária Jovem.

De acordo com os resultados do IndVal, apenas *Dichotomius* sp.2 e *Canthon* aff. *sericatus* estiveram associadas ao estágio sucessional secundária tardia, enquanto que 12 espécies estiveram associadas ao estágio de floresta primária (Tabela 3). Nenhuma das espécies de escarabeíneos esteve associada ao estágio de secundária jovem.

A estrutura da vegetação influenciou a distribuição da riqueza e abundância das espécies de escarabeíneos (Tabela 4). Em locais onde houve maior densidade e diâmetro à altura do peito das árvores encontramos uma maior riqueza de escarabeíneos. Por outro lado, em locais onde tivemos uma cobertura de copa alta, diâmetro a altura do peito e área basal maiores, encontramos uma abundância de escarabeíneos maior. O inverso ocorreu com a abundância em áreas onde predominam o bambu (Figura 12).

Tabela 3. Valor individual de indicação (IndVal) das espécies de escarabeíneos coletadas em diferentes estágios sucessionais no município de Senador Guimard, Acre, Amazônia Sul - Ocidental, Brasil.

Espécies	IndVal	P	Estágio
<i>Ateuchus</i> sp.2	86,32	0,001	Floresta primária
<i>Coprophanaeus telamon</i>	80,49	0,001	Floresta primária
<i>Eurysternus arnaudi</i>	76,50	0,001	Floresta primária
<i>Onthophagus</i> sp.1	72,65	0,001	Floresta primária

Continua...

Tabela 3. Continuação

Espécies	IndVal	P	Estágio
<i>Deltochilum</i> sp.1	65,38	0,001	Floresta primária
<i>Ateuchus</i> sp.1	58,66	0,001	Floresta primária
<i>Dichotomius</i> sp.1	58,26	0,001	Floresta primária
<i>Canthidium</i> sp.1	57,23	0,031	Floresta primária
<i>Onthophagus xanthomerus</i>	57,22	0,001	Floresta primária
<i>Scybalocanthon</i> sp.2	45,63	0,001	Floresta primária
<i>Eurysternus caribaeus</i>	44,00	0,012	Floresta primária
<i>Coprophanæus lancifer</i>	35,66	0,034	Floresta primária
<i>Dichotomius</i> sp.2	45,28	0,005	Secundária tardia
<i>Canthon</i> aff. <i>sericatus</i>	33,10	0,040	Secundária tardia

Tabela 4. Modelo linear generalizado das variáveis da estrutura da vegetação, riqueza e abundância de escarabeíneos. P-valor < 0,05 está em negrito.

	Teste	gl	P-valor
Riqueza			
Densidade de Bambu	0,279	1	0,597
Cobertura de Dossel	1,104	1	0,293
DAP	6,507	1	0,011
Densidade de Palmeira	0,018	1	0,892
Área Basal	0,918	1	0,338
Densidade Arbórea	25,957	1	0,000
Altura de Árvores	0,141	1	0,707
Abundância			
Densidade de Bambu	8,602	1	0,003
Cobertura de Dossel	6,496	1	0,011
DAP	9,645	1	0,002
Densidade de Palmeira	0,980	1	0,322
Área Basal	10,317	1	0,001
Densidade Arbórea	0,094	1	0,759
Altura de Árvores	0,354	1	0,552

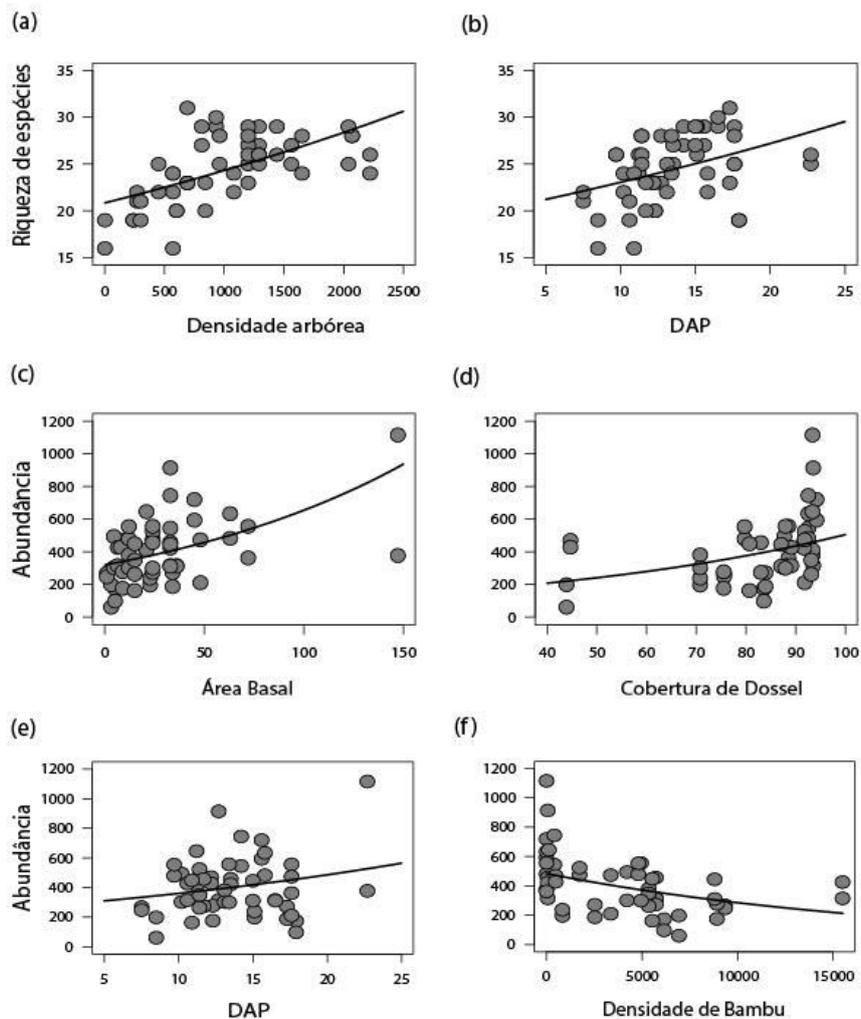


Figura 12. Riqueza de espécies e abundância de escarabeíneos de acordo com variáveis da estrutura da vegetação dos três estágios sucessionais na Amazônia Sul-Occidental, Acre, Brasil.

A variação na complexidade estrutural ao longo do gradiente sucessional afetou apenas a abundância de Scarabaeinae ($y = 55,71x - 465,32$; $F = 8,09$; $p = 0,02$; $r^2 = 0,53$), mas não a riqueza de espécies ($y = 0,18x - 31,27$; $F = 4,46$; $p = 0,07$; $r^2 = 0,38$) (Figura 13).

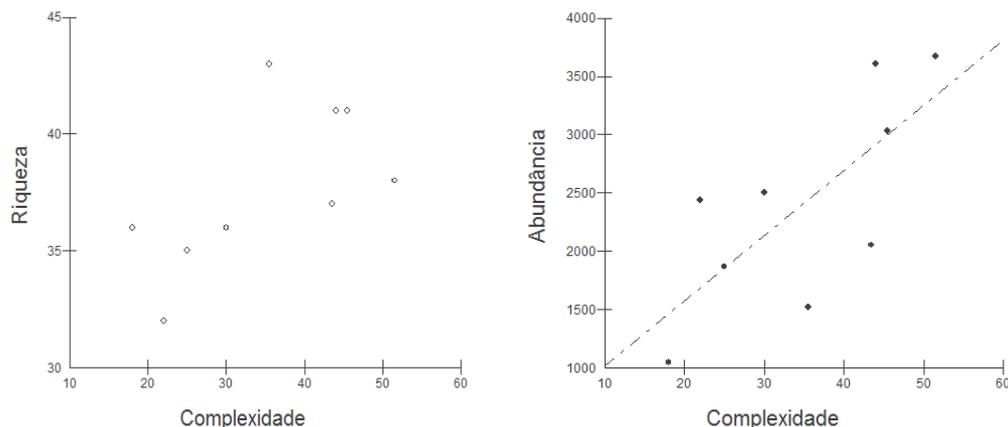


Figura 13. Relação entre riqueza e abundância de escarabeíneos em função da complexidade estrutural da vegetação.

A dissimilaridade total de Jaccard foi de 29,2% entre os estágios sucessionais, sendo que 87,6% foi devido à substituição de espécies (turnover) e apenas 12,4% foi devido ao aninhamento (nestedness). A avaliação par-a-par revelou que ambas as florestas secundárias (tardia e jovem) possuem maior similaridade entre si comparadas à floresta primária. Porém, a proporção de substituição média de espécies entre todos os estágios sucessionais é similar, embora maior entre a floresta primária e a floresta secundária jovem (87,4%), como esperado (Figura 14). Os valores proporcionais de aninhamento foram também similares, embora maiores para os pares onde a floresta primária esteve presente, especialmente entre floresta primária e floresta secundária jovem (13,5%). Quando avaliamos a substituição e aninhamento médio dentro de cada estágio sucessional, encontramos diferenças estatísticas entre os todos os pares de estágios sucessionais ($F = 150,83$; g.l. = 2; $p < 0,001$), com aumento de substituição de espécies da floresta secundária jovem para a floresta primária e um padrão oposto para aninhamento (Figura 15).

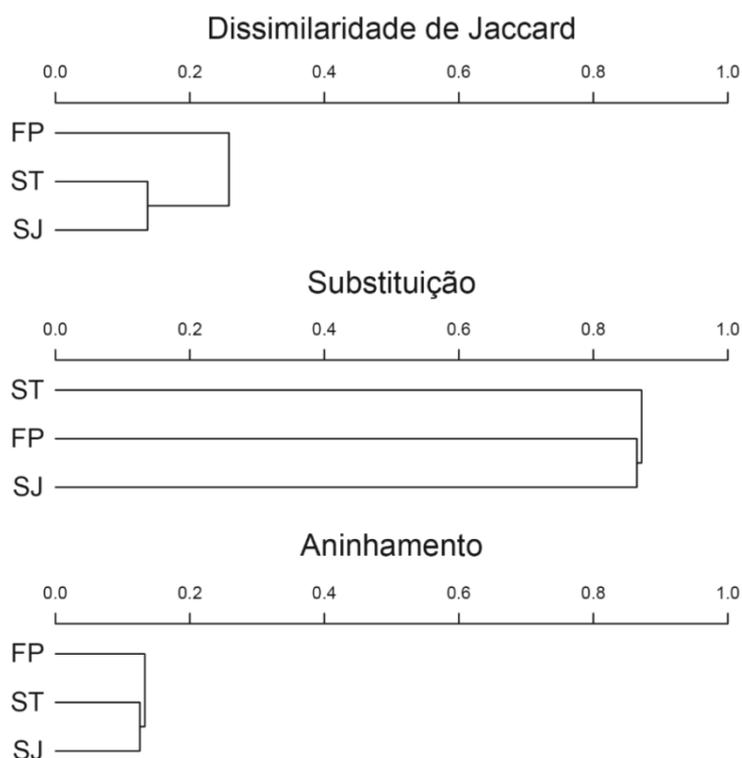


Figura 14. Dissimilaridade média de Jaccard, substituição (turnover) e aninhamento (nestedness) de espécies (agrupamento UPGMA). Os valores de substituição e aninhamento estão representados em porcentagens da dissimilaridade total.

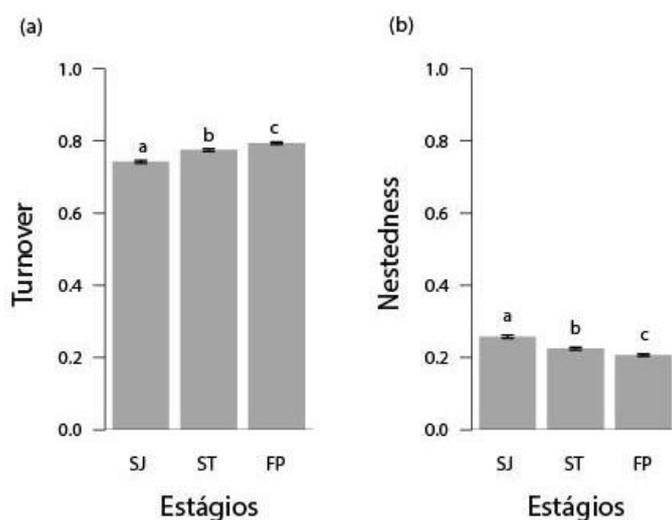


Figura 15. Substituição (turnover) e aninhamento (nestedness) entre os tratamentos. SJ: floresta secundária jovem; ST: floresta secundária tardia e FP: floresta primária. Letras diferentes indicam diferença estatística entre as médias.

A RDA baseada na relação da abundância de escarabeíneos e as variáveis da vegetação mostrou que a variável densidade de bambu foi a mais importante para *Canthidium* sp. 12. Por outro lado, as variáveis de área basal, altura de árvores e densidade

arbórea foram mais importantes para as espécies *Onthophagus xanthomerus*, *Onthophagus* sp.1 e *Ateuchus* sp.2 ($F = 4,196$; $p = 0,001$) (Figura 16).

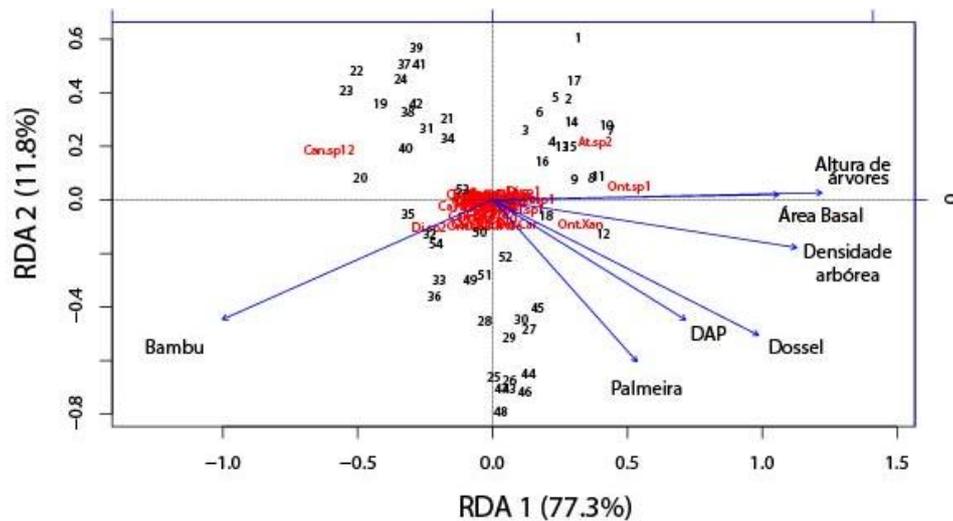


Figura 16. Análise de redundância mostrando a relação entre a abundância das espécies de escarabeíneos e as variáveis da vegetação. Variáveis da vegetação: densidade do bambu, altura de árvores, área basal, dossel, densidade arbórea, densidade de palmeiras e DAP (diâmetro à altura do peito). Os sítios representam as unidades amostrais e estão enumerados do número 1 a 54 em ordem de estágio sucessional (FP = 1-18; ST = 19-36; SJ = 37-54).

4 Discussão

Quatro principais resultados emergiram da nossa análise. Em primeiro lugar, (a) as florestas primárias apresentaram uma composição de espécies bastante distinta das florestas secundárias, tardias e jovens, com riqueza e abundância de escarabeíneos maiores em florestas primárias quando comparadas com as florestas secundárias. A riqueza de Scarabaeinae (58) não diferiu muito da riqueza encontrada em outros estudos em fragmentos florestais no estado do Acre. Vaz-de-Mello (1999) coletou 36 espécies de escarabeíneos em seu estudo em um fragmento florestal urbano de mata secundária e Barlow *et al.* (2012) coletaram 53 espécies de escarabeíneos em fragmentos que não sofreram ação do fogo e 50 espécies de escarabeíneos em fragmentos que sofreram incêndios. Outro fator importante observado foi (b) um número expressivo de espécies associadas à floresta primária, o que corrobora a hipótese de que florestas primárias abrigam maior quantia de indivíduos, maior riqueza de espécies e composição diferenciada de áreas perturbadas, mesmo que em regeneração. As (c) características da floresta que descreveram os estágios sucessionais influenciaram tanto a abundância quanto a riqueza de espécies. Finalmente, (d) houve clara substituição de espécies entre florestas primárias e padrão fortemente aninhado nas florestas secundárias iniciais, indicando uma homogeneização biótica em estágios secundários iniciais.

A homogeneização biótica é um reflexo de ações antropogênicas, e nada mais é do que a simplificação dos aspectos taxonômicos e funcionais da comunidade, levando a uma maior similaridade e uma diminuição da diversidade β entre as comunidades (Olden & Rooney, 2006). A homogeneização biótica pode ser impulsionada pela perda de espécies presentes antes da perturbação, seguida da colonização de espécies tolerantes à matriz (Bengtsson, 2010), e à maior similaridade de condições e recursos ambientais, o que favorece conjuntos semelhantes de espécies (Olden *et al.*, 2004). Esta evidência é apoiada nos nossos resultados pelo aumento do aninhamento para a diversidade β em florestas secundárias jovens, o que indica que as espécies são caracterizadas por um subconjunto de espécies mais generalistas e tolerantes às perturbações (Solar *et al.*, 2015). Muitas espécies podem coexistir em condições mais amenas dentro de um gradiente de condições ambientais, porém, apenas espécies resistentes são capazes de se manter sob condições extremas (Townsend *et al.*, 2003). Dessa forma, espera-se que a fauna no extremo do gradiente (i.e., Floresta secundária jovem) seja constituída por um subconjunto daquelas espécies presentes na porção mais amena do gradiente. Esse padrão decorre de uma perda não aleatória de

espécies (Baselga, 2010) e é denominado aninhamento (Wang *et al.*, 2010), podendo levar a uma homogeneização da biodiversidade (Olden *et al.*, 2004). Muitas espécies de escarabeíneos são restritas a determinados tipos de habitat e qualquer alteração na paisagem é sentida por esse grupo de insetos e como consequência altera a sua composição (Almeida & Louzada, 2009; Silva *et al.* 2010). Nosso trabalho mostrou que variações na estrutura da vegetação influenciam sua distribuição, composição, riqueza e abundância.

Nesse sentido, observamos que variáveis da vegetação, como altura de árvores e densidade arbórea diferiram entre os três estágios sucessionais. Por outro lado, a densidade do bambu, área basal e cobertura de dossel diferiram entre floresta primária e as florestas secundárias jovens e tardias. Porém, é importante ressaltar que todas as parcelas de florestas secundárias estavam próximas à borda e, provavelmente, estavam mais expostas à ação de fatores abióticos mais severos como ventos, insolação, temperaturas maiores e menor umidade relativa do ar. Estes fatores exercem efeito na distribuição espacial de escarabeíneos e influenciam a escolha e a preferência do habitat pelas espécies (Silva *et al.*, 2010). Essas características internas e do entorno dos estágios sucessionais podem ter contribuído para os resultados obtidos, uma vez que se esperava que estágios sucessionais secundários jovens apresentassem um número bem reduzido de espécies em comparação com os demais estágios sucessionais, o que não ocorreu. Esse fato pode ter sido influenciado pelo entorno da parcela, que era composto por pasto, onde havia a presença de gado, o que altera o fornecimento de recursos nas imediações da parcela, e também por características internas que propiciam tanto a ocorrência de algumas espécies de floresta como de áreas abertas, aumentando a riqueza total de escarabeíneos nesse tipo de floresta.

A densidade de bambu, a cobertura do dossel, a área basal, a densidade arbórea e a altura das árvores são as principais variáveis da vegetação que produziram diferenças nas condições ambientais entre os estágios sucessionais. As variáveis da vegetação que descrevem os estágios sucessionais influenciaram tanto a riqueza quanto a abundância das espécies de Scarabaeinae. Florestas que apresentaram uma maior cobertura do dossel e árvores de maior porte, conseqüentemente, tiveram maior riqueza e abundância de escarabeíneos, o inverso ocorreu em parcelas onde havia a presença dominante de bambus. Halffter & Arellano (2002) destacam que diferenças nas assembleias de Scarabaeinae entre habitats ocorrem devido à cobertura vegetal e à heterogeneidade da paisagem, e não unicamente pela disponibilidade de alimento.

As florestas dominadas por bambus são amplamente distribuídas no oeste da Amazônia, sugerindo que esta região tem associação histórica com distúrbios de incêndio

(Smith & Nelson, 2011). O fogo deve afetar direta e negativamente a biodiversidade na Floresta Amazônica. No entanto, Barlow *et al.* (2012) verificaram que a riqueza de espécies (ou gêneros) de formigas de solo, aves, escarabeíneos e árvores foram similares entre parcelas queimadas e não queimadas na Amazônia ocidental. Além disso, não houve diferenças nas composições de espécies de árvores com DAP ≥ 10 cm, de aves e de escarabeíneos, sugerindo que vários táxons são capazes de colonizar rapidamente os locais queimados (Barlow *et al.*, 2012). O fogo, de fato, é uma ameaça à biodiversidade e à integridade do habitat (Andrade *et al.*, 2014) e a Amazônia sul-ocidental dominada pelo bambu responde de forma diferente ao distúrbio do fogo do que outras regiões da Amazônia (Barlow *et al.*, 2012) devido à sua longa associação histórica com incêndios (Bush *et al.*, 2008; Smith & Nelson 2011) e às diferenças nas condições ecológicas e na história biogeográfica entre diferentes regiões da Amazônia (Malhado *et al.*, 2013).

Os resultados obtidos sugerem que a densidade de bambu é alta nas florestas secundárias iniciais e diminui quando as características da floresta relacionadas às florestas primárias ocorrem (por exemplo, cobertura maior do dossel, área basal, densidade de árvores e altura de árvores). Portanto, com padrões atuais de intensidade de seca aumentada na Amazônia (Jiménez-Muñoz *et al.*, 2016), o fogo pode se tornar uma grande ameaça à biodiversidade e à estrutura do ecossistema. A influência do DAP (diâmetro à altura do peito) das árvores, tanto na abundância como na riqueza de espécies de besouros, foi independente dos estágios sucessionais. Essa característica da floresta não variou ao longo do gradiente de sucessão. No entanto, foi uma importante variável da vegetação que direcionou a distribuição de escarabeíneos na floresta amazônica. Várias espécies de escarabeíneos são dependentes da floresta (Klein, 1989) porque têm tolerâncias térmicas específicas (Gaston & Chown, 1999; Verdú *et al.*, 2006; Sheldon & Tewksbury, 2014) e às variações microclimáticas devido ao fato de que pequenas mudanças na estrutura florestal podem afetar a distribuição de espécies (Feer, 2008; Davis *et al.*, 2013). Embora se possa esperar um aumento de DAP em Florestas primárias, houve uma grande variabilidade em tal medida dentro de cada estágio de sucessão.

Os resultados mostram que os estágios sucessionais jovens dominados pelo bambu (15-16 anos após o desmatamento e queimadas) também não são capazes de abrigar muitas espécies dependentes da floresta e espécies intolerantes a distúrbios (Baiser *et al.*, 2012), mostrando homogeneização de comunidades não necessariamente pobres, mas diferentes em composição de espécies em comparação com as florestas primárias. Portanto, os resultados reforçam a necessidade de manter a cobertura florestal, especialmente das florestas primárias

(Barlow *et al.*, 2007; Gardner *et al.*, 2008; Gardner *et al.*, 2009), porque essas florestas são ricas em espécies dependentes de floresta e biologicamente distintas das florestas secundárias iniciais. Esse fato é visível quando os resultados de abundância de Scarabaeinae são apreciados de forma conjunta nos três estágios sucessionais. A floresta primária apresenta mais indivíduos do que as outras duas florestas secundárias juntas. As florestas intactas têm um valor particular para a conservação da biodiversidade (Morales-Hidalgo *et al.*, 2015). A degradação florestal para exploração madeireira é a ameaça mais generalizada que enfrentam as espécies que habitam florestas intactas (Potapov *et al.*, 2017). As florestas degradadas também aumentam o risco e a fragilidade a distúrbios naturais, como o fogo, pois as florestas são mais secas ao longo de suas bordas (Barlow & Peres, 2008).

A biodiversidade tem valor particular e há também evidências crescentes de que diversos grupos de espécies de áreas intactas sustentam as funções do ecossistema, como a produtividade das árvores, ciclagem de nutrientes, dispersão de sementes, polinização, fornecimento de água e resistência a pragas que são críticas para o bem-estar humano (Cardinale *et al.*, 2012). Manter e restabelecer a integridade de florestas intactas é prioridade para os atuais esforços globais para mitigar a atual crise da biodiversidade e funções ecossistêmicas, reduzir a rápida mudança climática e atingir objetivos de sustentabilidade (Watson *et al.*, 2018). Os resultados deste trabalho mostram as florestas primárias como fontes básicas de diversidade de escarabéneos e diferentes caminhos seguidos por florestas secundárias ao longo da sucessão florestal podem promover uma diminuição da substituição de espécies semelhante ao encontrado nas florestas primárias. A perda de florestas primárias pode levar a uma perda irreversível de espécies de importância funcional na floresta amazônica.

5 Conclusão

Os estágios sucessionais bem como a estrutura da vegetação e a complexidade do habitat determinam a distribuição das assembleias de escarabeíneos. O padrão de distribuição dos escarabeíneos demonstra a importância de florestas primárias, pois além de serem ambientes mais complexos, também dispõem de condições microclimáticas mais estáveis justamente devido a sua estrutura da vegetação que é composta por uma maior densidade arbórea e uma cobertura de dossel mais estruturada. Florestas primárias abrigam mais mamíferos e animais dependentes de florestas e com isso há uma maior disponibilidade de alimento o que influenciou de certa forma a associação de determinadas espécies de escarabeíneos, mantendo assim um ecossistema mais equilibrado, uma vez que os escarabeíneos desempenham funções ecossistêmicas importantes para a manutenção do ecossistema.

Os estágios sucessionais de florestas secundárias tiveram um padrão estrutural e distribuição das espécies de escarabeíneos muito semelhantes. Isso se deve ao entorno da floresta que era composto por pasto com presença de gado, a proximidade com a borda e todas as influências que as perturbações de ordem física acarretavam nesses tipos de floresta. A alta densidade de bambu também foi um fator importante no processo de perturbação nessas florestas, pois torna o ambiente mais homogêneo e propício a incêndios florestais em épocas de seca. Todos esses fatores implicam em uma maior homogeneização biótica devido à similaridade de espécies em florestas secundárias jovens. O fogo muda completamente a dinâmica de uma floresta e pode levar a um caminho sucessional totalmente distinto dos demais. As florestas secundárias jovens aqui estudadas tiveram interferência de fogo há cerca de 16 anos atrás, e mesmo sendo uma única vez até o presente momento, esse processo pode ter interferido de forma importante no seu processo sucessional.

A biodiversidade tem um valor imensurável, principalmente quando mencionamos sobre espécies que desempenham um papel tão importante na manutenção do ecossistema. Diante de todos os resultados obtidos é possível afirmar que as florestas primárias abrigam uma maior abundância e riqueza de escarabeíneos e uma composição diferenciada de áreas de floresta secundária. Desta forma, políticas de conservação de florestas primárias e seus remanescentes são de extrema importância para a manutenção da biodiversidade de florestas tropicais.

6 Referências Bibliográficas

- Aldrich, S., R. Walker, C. Simmons, M. Caldas, and S. Perz. 2012. Contentious land change in the Amazon's Arc of Deforestation. *Annals of the Association of American Geographers* **102**:103-128.
- Almeida, S. S. P., and J. N. C. Louzada. 2009. Estrutura da comunidade de Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) em fitofisionomias do Cerrado e sua importância para a conservação. *Neotropical Entomology* **38**:32-43.
- Alves, D. S.; Morton, D. C.; Batistella, M.; Roberts, D. A. and C. Souza Jr. 2009. The Changing Rates and Patterns of Deforestation and Land Use in Brazilian Amazonia. In: Keller, M.; Bustamante, M.; Gash, J. and P. S. Dias. *Amazonia and Global Change*. Washington D. C.: American Geophysical Union. 565 p.
- Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* **26**:32-46.
- Andrade, R. B., J. Barlow, J. Louzada, F. Z. Vaz-de-Mello, J. M. Silveira, and M. A. Cochrane. 2014. Tropical forest fires and biodiversity: dung beetle community and biomass responses in a northern Brazilian Amazon forest. *Journal of Insect Conservation* **18**:1097-1104.
- Audino, L. D., J. Louzada, and L. Comita. 2014. Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: Is it possible to recover species and functional diversity? *Biological Conservation* **169**:248-257.
- August, P.V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* **64**:1495-1507.
- Baiser, B., J. D. Olden, S. Record, J. L. Lockwood, and M. L. McKinney. 2012. Pattern and process of biotic homogenization in the New Pangaea. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B* **279**:4772-4777.
- Bardales, N. G., T. E. Rodrigues, H. Oliveira, E. F. Amaral, E. A. Araújo, J. L. Lani, A. W. F. Melo, and E. F. Amaral. 2010. Formação, classificação e distribuição geográfica dos solos do Acre. Pages 64-91 in A. S. d. E. d. M. Ambiente, editor. *Recursos Naturais: geologia, geomorfologia e solos do Acre*. ZEE/AC, fase II, escala 1:250.000. Programa Estadual de Zoneamento Ecológico-Econômico do Acre. SEMA, Rio Branco.
- Barlow, J., T. A. Gardner, I. S. Araujo, T. C. Avila-Pires, A. B. Bonaldo, J. E. Costa, M. C. Esposito, L. V. Ferreira, J. Hawes, M. I. Hernández, M. S. Hoogmoed, R. N. Leite, N. F. Loman-Hung, J. R. Malcolm, M. B. Martins, L. A. Mestre, R. Miranda-Santos, A. L. Nunes-

- Gutjahr, W. L. Overal, L. Parry, S. L. Peters, M. A. Ribeiro-Junior, M. N. Silva, C. Silva Motta, and C. A. Peres. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**:18555-18560.
- Barlow, J. and C. A. Peres. 2008. Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. *Phil. Trans. R. Soc. B* **363**, 1787–1794.
- Barlow, J., G. D. Lennox, J. Ferreira, E. Berenguer, A. C. Lees, R. Mac Nally, J. R. Thomson, S. F. Ferraz, J. Louzada, V. H. Oliveira, L. Parry, R. R. Solar, I. C. Vieira, L. E. Aragao, R. A. Begotti, R. F. Braga, T. M. Cardoso, R. C. de Oliveira, Jr., C. M. Souza, Jr., N. G. Moura, S. S. Nunes, J. V. Siqueira, R. Pardini, J. M. Silveira, F. Z. Vaz-de-Mello, R. C. Veiga, A. Venturieri, and T. A. Gardner. 2016. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature* **535**:144-147.
- Barlow, J., J. Louzada, L. Parry, M. I. M. Hernández, J. Hawes, C. A. Peres, F. Z. Vaz-de-Mello, and T. A. Gardner. 2010. Improving the design and management of forest strips in human-dominated tropical landscapes: a field test on Amazonian dung beetles. *Journal of Applied Ecology* **47**:779-788.
- Barlow, J., J. M. Silveira, L. A. M. Mestre, R. B. Andrade, G. C. D’Andrea, J. Louzada, F. Z. Vaz-de-Mello, I. Numata, S. Lacau, and M. A. Cochrane. 2012. Wildfires in bamboo-dominated Amazonian Forest: Impacts on above-ground biomass and biodiversity. *PLoS ONE* **7**:e33373.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* **19**:134-143.
- Baselga, A. and Orme, C.D.L. 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol Evol* **3**:808-812. doi:10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x.
- Bengtsson, J. 2010. Applied (meta)community ecology: diversity and ecosystem services at the intersection of local and regional processes. Pages 115-130 *in* H. A. Verhoef and P. J. Morin, editors. *Community Ecology: Processes, Models and Applications*. Oxford University Press, Oxford.
- Beynon, S. A., W. A. Wainwright, and M. Christie. 2014. The application of an ecosystem services framework to estimate the economic value of dung beetles to the U.K. cattle industry. *Ecological Entomology* **40**:124-135.
- Bitencourt, B. S., and P. G. da Silva. 2016. Forest regeneration affects dung beetle assemblages (Coleoptera: Scarabaeinae) in the southern Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Insect Conservation* **20**:855-866.

- Braga, R. F., V. Korasaki, E. Andresen, and J. Louzada. 2013. Dung beetle community and functions along a habitat-disturbance gradient in the Amazon: a rapid assessment of ecological functions associated to biodiversity. *PLoS ONE* **8**:e57786.
- Braga, R. F., V. Korasaki, L. D. Audino, and J. Louzada. 2012. Are dung beetles driving dung-fly abundance in traditional agricultural areas in the Amazon? *Ecosystems* **15**:1173-1181.
- Bush, M. B., M. R. Silman, C. McMichael, and S. Saatchi. 2008. Fire, climate change and biodiversity in Amazonia: a Late-Holocene perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* **363**:1795-1802.
- Cardinale, B. J., J. E. Duffy, A. Gonzalez, D. U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A. Narwani, G. M. Mace, D. Tilman, D. A. Wardle, A. P. Kinzig, G. C. Daily, M. Loreau, J. B. Grace, A. Larigauderie, D. S. Srivastava and S. Naeem. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* **486**:59-67.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.1.0. User's Guide.
- Colwell, R. K., A. Chao, N. J. Gotelli, S. Y. Lin, C. X. Mao, R. L. Chazdon, and J. T. Longino. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* **5**:3-21.
- Costa, S. G., E. F. Morato, and C. I. Salimon. 2012. Densidade do bambu e estrutura populacional de duas espécies arbóreas pioneiras em florestas secundárias de diferentes idades em um remanescente florestal, Acre. *Scientia Forestalis* **40**:363-374.
- Crawley M.J. 2013. *The R Book*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Culot, L., E. Bovy, F. Z. Vaz-de-Mello, R. Guevara, and M. Galetti. 2013. Selective defaunation affects dung beetle communities in continuous Atlantic rainforest. *Biological Conservation* **163**:79-89.
- da Silva, P. G. 2011. Métodos para a coleta de besouros escarabeíneos nos campos nativos do extremo sul do Brasil (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Revista Científica Rural* **13**:429-446.
- da Silva, P. G., F. Z. Vaz-de-Mello, and R. A. Di Mare. 2013. Diversity and seasonality of Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) in forest fragments in Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **85**:679-697.
- Davis, A. L. V., and T. K. Philips. 2005. Effect of deforestation on a Southwest Ghana dung beetle assemblage (Coleoptera: Scarabaeidae) at the periphery of Ankasa Conservation Area. *Environmental Entomology* **34**:1081-1088.

- Davis, A. L. V., R. J. van Aarde, C. H. Scholtz, R. A. R. Guldmond, J. Fourie, and C. M. Deschodt. 2013. Is microclimate-driven turnover of dung beetle assemblage structure in regenerating coastal vegetation a precursor to re-establishment of a forest fauna? *Journal of Insect Conservation* **17**:565-576.
- De Walt, S. J., S. K. Maliakal, and J. S. Denslow. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management* **182**:139-151.
- Didham, R. K., P. M. Hammond, J. H. Lawton, P. Eggleton, and N. E. Stork. 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs* **68**:295-323.
- Duffy, P. B., P. Brando, G. P. Asner, and C. B. Field. 2015. Projections of future meteorological drought and wet periods in the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **112**:13172-13177.
- Dufrêne, M., and P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* **67**:345-366.
- Escobar, F., G. Halffter, and L. Arellano. 2007. From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography* **30**:193-208.
- Estrada, A., D. A. Anzures, and R. Coates-Estrada. 1998. Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*), and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* **48**:253-262.
- Feer, F. 2008. Responses of dung beetle assemblages to characteristics of rain forest edges. *Ecotropica* **14**:49-62.
- Filgueiras, B. K. C., L. Iannuzzi, and I. R. Leal. 2011. Habitat fragmentation alters the structure of dung beetle communities in the Atlantic Forest. *Biological Conservation* **144**:362-369.
- Fox J., Weisberg, S. 2011. *An {R} Companion to Applied Regression*. Sage, Thousand Oaks CA.
- Gardner, T. A., J. Barlow, R. Chazdon, R. M. Ewers, C. A. Harvey, C. A. Peres, and N. S. Sodhi. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters* **12**:561-582.
- Gardner, T. A., M. I. M. Hernández, J. Barlow, and C. A. Peres. 2008. Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles. *Journal of Applied Ecology* **45**:883-893.

- Gaston, K. J., and S. L. Chown. 1999. Elevation and climatic tolerance: a test using dung beetles. *Oikos* **86**:584-590.
- Gray, C. L., E. M. Slade, D. J. Mann, and O. T. Lewis. 2014. Do riparian reserves support dung beetle biodiversity and ecosystem services in oil palm-dominated tropical landscapes? *Ecology and Evolution* **4**:1049-1060.
- Griscom, B. W., and M. S. Ashton. 2006. A self-perpetuating bamboo disturbance cycle in a Neotropical Forest. *Journal of Tropical Ecology* **22**:587-597.
- Halffter, G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomologica Mexicana* **82**:195-238.
- Halffter, G., and L. Arellano. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica* **34**:144-154.
- Halffter, G., and W. D. Edmonds. 1982. Nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). *Man and Biosphere Program - UNESCO, Mexico, D. F.*
- Halffter, G., and M. E. Favila. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in Tropical Rainforest and modified landscapes. *Biology International* **27**:15-21.
- Halffter, G., and E. G. Matthews. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomologica Mexicana* **12-14**:1-312.
- Hanski, I., and Y. Cambefort. 1991. Competition in dung beetles, p. 305-329. In: Hanski, I., and Y. Cambefort. (Eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton: Princeton University Press. 481p.
- Harder, B. 2006. Plowing down the Amazon. *Science News* **170**:166.
- Hernández, M. I. M. and F. Z. Vaz-de- Mello. 2009. Seasonal and spatial species richness variation of dung beetle (Coleoptera, Scarabaeidae s. str.) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* **53**:607-613.
- Hernández, M. I. M., P. S. C. S. Barreto, V. H. Costa, A. J. Creão-Duarte, and M. E. Favila. 2014. Response of a dung beetle assemblage along a reforestation gradient in Restinga forest. *Journal of Insect Conservation* **18**:539-546.
- Jiménez-Muñoz, J. C., C. Mattar, J. Barichivich, A. Santamaría-Artigas, K. Takahashi, Y. Malhi, J. A. Sobrino, and G. van der Schrier. 2016. Record-breaking warming and extreme drought in the Amazon rainforest during the course of El Niño 2015–2016. *Sci Rep* **6**:33130.
- Klein, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology* **70**:1715-1725.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological methodology*. Benjamin Cummings, California **620**: 375-387.

- Laurance, W. F. 2005. When Bigger is better: the need for Amazonian megareserves. *Trends in Ecology and Evolution* **20**:645-648.
- Legendre, P., and E. D. Gallagher. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* **129**:271-280.
- Lobo, J. M.; Martín-Piera, F. and C. M, Veiga. 1988. Las trampas pitfall con sebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* **25**:77-100.
- Lu, D.; Mausel, P.; Brondízio, E. and E. Moran. 2003. Classification of successional forest stages in the Brazilian Amazon basin. *Forest Ecology and Management* **181**:301-312.
- Malhado, A. C. M., R. Ladle, R. Whittaker, A. Neto, Y. Malhi, and H. Steege. 2013. The ecological biogeography of Amazonia. *Frontiers of Biogeography* **5**:103-112.
- Malhi, Y., T. Roberts, R. A. Betts, T.j. Killeen, W. Li and C. A. Nobre. 2008. Climate Change, Deforestation and the Fate of the Amazon. *Science* **319**:169-172.
- McGeoch, M. A., B. J. van Rensburg, and A. Botes. 2002. The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology* **39**:661-672.
- Medeiros, H., W. Castro, C. I. Salimon, I. B. Silva, and M. Silveira. 2013. Tree mortality, recruitment and growth in a bamboo dominated forest fragment in southwestern Amazonia, Brazil. *Biota Neotropica* **13**:29-34.
- Merten, G. H., and J. P. G. Minella. 2013. The expansion of Brazilian agriculture: Soil erosion scenarios. *International Soil and Water Conservation Research* **1**:37-48.
- Morales-Hidalgo, D., S. N. Oswalt, and E. Somanathan. 2015. Status and trends in global primary forest, protected areas, and areas designated for conservation of biodiversity from the Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management* **352**:68-77.
- Nichols, E., T. Larsen, S. Spector, A. L. Davis, F. Escobar, M. Favila, K. Vulinec, and The Scarabaeinae Research Network. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation* **137**:1-19.
- Nichols, E.; Gardner, T. A.; Peres, C. A. and S. Spector. 2009. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos* **118**:481-487.
- Norden, N., H. A. Angarita, F. Bongers, M. Martínez-Ramos, I. Granzow-de la Cerda, M. van Breugel, E. Lebrija-Trejos, J. A. Meave, J. Vandermeer, G. B. Williamson, B. Finegan, R. Mesquita, and R. L. Chazdon. 2015. Successional dynamics in Neotropical forests are as

uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **112**:8013-8018.

Oksanen, J., F. G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymus, M. H. H. Stevens, E. Szoecs, and H. Wagner. 2016. *Vegan: community ecology package*. R package version 2.4-1.

Olden, J. D., N. L. Poff, M. R. Douglas, M. E. Douglas, and K. D. Fausch. 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution* **19**:18-24.

Olden, J. D., and T. P. Rooney. 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* **15**:113-120.

Pianka, E. R. 1983. *Evolutionary Ecology*. Harper & Row Publishers, New York.

R Core Team. 2017. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Pimm, S. L., C. N. Jenkins, R. Abell, T. M. Brooks, J. L. Gittleman, L.N. Joppa, P. H. Raven, C. M. Roberts and J. O. Sexton. 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* **344**:1246752.

Potapov, P., C. Thies, W. Smith, I. Zhuravleva, A. Komarova, S. Minnemeyer and E. Esipova. 2017. The last frontiers of wilderness: tracking loss of intact forest landscapes from 2000 to 2013. *Science Advances* **3**:e1600821.

Reis Jr. R, Oliveira M.L and Borges G.R.A. 2015. *RT4Bio: R Tools for Biologists*. R package version 1.0

Roberts, D. W. 2016. *labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology*. R package version 1.8-0.

Rodrigues, J. L. M., V. H. Pellizari, R. Mueller, K. Baek, E. C. Jesus, F. S. Paula, B. Mirza, G. S. Hamaoui Jr., S. M. Tsai, B. Feigl, J. M. Tiedje, B. J. M. Bohannan, and K. Nüssleind. 2013. Conversion of the Amazon rainforest to agriculture results in biotic homogenization of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **110**:988-993.

Roque, F. O., J. F. S. Menezes, T. Northfield, J. M. Ochoa-Quintero, M. J. Campbell, and W. F. Laurance. 2018. Warning signals of biodiversity collapse across gradients of tropical forest loss. *Scientific Reports* **8**:1622.

Sheldon, K. S., and J. J. Tewksbury. 2014. The impact of seasonality in temperature on thermal tolerance and elevational range size. *Ecology* **95**:2134-2143.

- Silva, R.J.; S. Diniz and F. Z. Vaz-de-Mello. 2010. Heterogeneidade do habitat, riqueza e estrutura da assembléia de besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) em áreas de cerrado na Chapada dos Parecis, MT. *Neotropical Entomology* **39**:934-940.
- Silveira, M. 2005. A floresta Aberta com Bambu no Sudoeste da Amazônia. Padrões e Processos em múltiplas escalas. EDUFAC, Rio Branco.
- Simmons, L. W., and T. J. Ridsdill-Smith. 2011. Reproductive competition and its impact on the evolution and ecology of dung beetles. Pages 1-20 *in* L. W. Simmons and T. J. Ridsdill-Smith, editors. *Ecology and evolution of dung beetles*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Skole, D., and C. Tucker. 1993. Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: Satellite data from 1978 to 1988. *Science* **260**:1905-1910.
- Slade, E. M., D. J. Mann, and O. T. Lewis. 2011. Biodiversity and ecosystem function of tropical forest dung beetles under contrasting logging regimes. *Biological Conservation* **144**:166-174.
- Slade, E. M., D. J. Mann, J. F. Villanueva, and O. T. Lewis. 2007. Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. *Journal of Animal Ecology* **76**:1094-1104.
- Smith, M., and B. W. Nelson. 2011. Fire favours expansion of bamboo-dominated forests in the south-west Amazon. *Journal of Tropical Ecology* **27**:59-64.
- Solar, R. R., J. Barlow, J. Ferreira, E. Berenguer, A. C. Lees, J. R. Thomson, J. Louzada, M. Maues, N. G. Moura, V. H. Oliveira, J. C. Chaul, J. H. Schoereder, I. C. Vieira, R. Mac Nally, and T. A. Gardner. 2015. How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? *Ecology Letters* **18**:1108-1118.
- Sonter, L. J., D. Herrera, D. J. Barrett, G. L. Galford, C. J. Moran, and B. S. Soares-Filho. 2017. Mining drives extensive deforestation in the Brazilian Amazon. *Nature Communications* **8**:1013.
- Souza, V. M.; Souza, M. B and E. F. Morato. 2008. Efeitos da sucessão florestal sobre a anurofauna (Amphibia: Anura) da Reserva Catuaba e seu entorno, Acre, Amazônia sul-ocidental. *Revista Brasileira de zoologia* **25**:49-57.
- Spector, S., and A. B. Forsyth. 1998. Indicator taxa for biodiversity assessment in the vanishing tropics. Pages 181-209 *in* G. M. Mace, A. Balmford, and J. R. Ginsberg, editors. *Conservation in a changing world*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Spector, S., and S. Ayzama. 2003. Rapid turnover and edge effects in dung beetle assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian Neotropical forest-savanna ecotone. *Biotropica* **35**:394-404.
- Tabarelli, M., and W. Mantovani. 1999. Clareiras naturais e a riqueza de espécies pioneiras em uma floresta Atlântica Montana. *Revista Brasileira de Biologia* **59**:251-261.
- Tabarelli, M., and C. A. Peres. 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. *Biological Conservation* **106**:165-176.
- Tabarelli, M.; A. V. Aguiar, M. C. Ribeiro, J. P. Metzger, and C. A. Peres. 2010. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation* **143**:2328-2340.
- Tixier, T., J. M. G. Bloor, and J. P. Lumaret. 2015. Species-specific effects of dung beetle abundance on dung removal and leaf litter decomposition. *Acta Oecologica* **69**:31-34.
- Townsend, C.R.; Begon, M. and Harper, J.L. 2003. *Fundamentos em ecologia*. Artmed, Porto Alegre.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Kalliola, R.; Linna, A.; Danjoy, W. and Z. Rodriguez. 1995. Dissecting Amazonian Biodiversity. *Science* **269**:63-66.
- Vaz-de-Mello, F. Z. 1999. Sistemática, Morfologia e Fisiologia: Scarabaeidae s.str. (Coleoptera: Scarabaeoidea) de um fragmento de floresta amazônica no Estado do Acre, Brasil. 1. Taxocenose. *Anais da Sociedade Entomológica Brasileira* **28**:447-453.
- Vaz-de-Mello, F. Z. 2000. Estado de conhecimento dos Scarabaeidae s. str. (Coleoptera: Scarabaeoidea) do Brasil, p. 181-195. In: Martín-Piera, F.; Morrone, J. J. and Melic, A. (eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica*. Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa. 326 p.
- Vaz-de-Mello, F. Z., W. D. Edmonds, F. C. Ocampo, and P. Schoolmeesters. 2011. A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa* **2854**:1-73.
- Venables, W.N. and Ripley, B.D. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Springer, New York.
- Verdú, J. R., L. Arellano, and C. Numa. 2006. Thermoregulation in endothermic dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): effect of body size and ecophysiological constraints in flight. *Journal of Insect Physiology* **52**:854-860.
- Vulinec, K. 2000. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), monkeys, and conservation in Amazonia. *Florida Entomologist* **83**:229-241.

- Vulinec, K. 2002. Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. *Biotropica* **34**:297-309.
- Wang, Y., Bao, Y.; Yu, M.; Xu, G. and Ding, P.. 2010. Nestedness for different reasons: the distributions of birds, lizards and small mammals on islands of an inundated lake. *Diversity and Distributions*, **16**:862-873.
- Watson, J. E. M., T. Evans, O. Venter, B. Williams, T. Ayesha, S. Claire, I. Thompson, J. C. Ray, K. Murray, A. Salazar, C. McAlpine, P. Potapov, J. Walston, J. G. Robinson, M. Painter, D. Wilkie, C. Filardi, W. F. Laurance, R. A. Houghton, S. Maxwell, H. Grantham, C. Samper, S. Wang, L. Laestadius, R. K. Runting, G. A. Silva-Chávez, J. Evin and D. Lindenmayer. 2018. The exceptional value of intact forest ecosystems. *Nature ecology & evolution*. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0490-x>.
- Wright, S. J., and H. C. Duber. 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae*, with implications for tropical tree diversity. *Biotropica* **33**:583-595.
- Zarin, D. J., E. A. Davidson, E. Brondizio, I. C. G. Vieira, T. Sá, T. Feldpausch, A. G. Shuur, R. Mesquita, E. Moran, P. Delamonica, M. J. Ducey, G. C. Hurtt, C. Salimon, and M. Denich. 2005. Legacy of fire slows carbon accumulation in Amazonian Forest regrowth. *Frontiers in Ecology and the Environment* **7**:365-369.

APÊNDICE

Apêndice 1. Informações e link para as normas de publicação do periódico científico escolhido para submissão do primeiro artigo proveniente desta dissertação.

Normas do periódico científico *Biological Conservation*.

- Link para normas da revista:

<https://www.elsevier.com/journals/biological-conservation/0006-3207/guide-for-authors>

- Fator de impacto da revista:
➔ 4.022
- Qualis/Capes da revista na área Biodiversidade:
➔ A1