



RODRIGO FAGUNDES BRAGA

**SCARABAEINAE COMO MODELO PARA
AVALIAÇÃO DO FUNCIONAMENTO DO
ECOSSISTEMA AMAZÔNICO**

LAVRAS – MG

2013

RODRIGO FAGUNDES BRAGA

**SCARABAEINAE COMO MODELO PARA AVALIAÇÃO DO
FUNCIONAMENTO DO ECOSISTEMA AMAZÔNICO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos em Paisagens Fragmentadas e Agrossistemas, para a obtenção do título de Doutor.

Orientador

Dr. Júlio Neil Cassa Louzada

LAVRAS – MG

2013

**Ficha Catalográfica Elaborada pela Divisão de Processos Técnicos da
Biblioteca da UFLA**

Braga, Rodrigo Fagundes.

Scarabaeinae como modelo para avaliação do funcionamento do
ecossistema amazônico / Rodrigo Fagundes Braga. – Lavras :
UFLA, 2013.

159 p. : il.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Lavras, 2013.

Orientador: Júlio Neil Cassa Louzada.

Bibliografia.

1. Rola Bosta. 2. Funções ambientais. 3. Floresta Amazônica. 4.
Diversidade funcional. 5. Ecologia de comunidade. I. Universidade
Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 574.5223

RODRIGO FAGUNDES BRAGA

**SCARABAEINAE COMO MODELO PARA AVALIAÇÃO DO
FUNCIONAMENTO DO ECOSISTEMA AMAZÔNICO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos em Paisagens Fragmentadas e Agrossistemas, para a obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 27 de Fevereiro de 2013.

Dra. Carla Rodrigues Ribas	UFLA
Dr. Eduardo van den Berg	UFLA
Dr. Alberto José Arab Olavarrita	UNIFAL
Dr. Frederico de Siqueira Neves	UFMG

Dr. Júlio Neil Cassa Louzada

Orientador

LAVRAS – MG

2013

AGRADECIMENTOS

A minha mãe que me ensinou a ser valente por justiça, por ser a mulher da minha vida, minha amiga, agradeço por todo o seu amor!

Ao meu pai, Geraldo Braga (*in memoriam*), pelos ensinamentos e por minha formação, e pelo amor de pai.

Aos meus irmãos, Josiane, Cecília, Fabrício e Alysson, que sempre me aconselharam e cuidaram de mim, estando distantes, mas sempre próximos no coração.

A minha família, por sempre me lembrar da importância que é ser “família”. Em especial a minha Tia Vilma e meu primo Alberto, que estiveram presentes nesse momento tão importante da minha vida, e pelos sábios conselhos.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia e Conservação de Invertebrados da UFLA pela ajuda, pelos momentos de felicidade e pelo aprendizado.

A minha melhor amiga e namorada Vanesca Korasaki, pela ajuda científica, e mais importante do que isso pelos conselhos e amizade, que fez com que este trabalho se tornasse mais fácil e possível. Pelo amor, paciência e companheirismo.

A Júlio Neil Cassa Louzada ou J. Neil, por proporcionar condições para que esse trabalho fosse possível, por acreditar em mim e pela amizade. Com certeza, uma das pessoas mais criativas que eu já conheci.

A Toby Gardner, pelas ideias, sugestões e conhecimento que me transmitiu.

A todos os meus amigos que fazem da minha vida uma eterna felicidade. Agradeço ao amigo Manoel Aviz do Nascimento “Nego” (*in memoriam*), pela amizade e ajuda no campo.

Agradeço aos amigos de Santarém, em especial ao “Graveto”.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes), pela concessão de bolsa e pelo papel fundamental no desenvolvimento do ensino superior do Brasil. Ao CNPq, pelo financiamento desse projeto e a todos os colaboradores do projeto “RAS” “Rede Amazônia Sustentável: uma iniciativa de pesquisa multidisciplinar” que envolve mais de 30 organizações parceiras onde o intuito é avaliar duas dimensões, sociais e ecológicas da sustentabilidade do uso da terra na Amazônia oriental brasileira.

À Universidade Federal de Lavras e ao Setor de Ecologia, por me propiciarem a participação em um curso de representatividade internacional e de grande prestígio.

Agradeço a todos que, de alguma maneira, contribuíram para a realização desta pesquisa, mas que não foram citados.

RESUMO

A Floresta Amazônica é um dos biomas mais importantes do nosso planeta, e isso se deve não só à sua mega biodiversidade, mas também à sua capacidade em prover bens e serviços ecossistêmicos importantes, com grande valor econômico e social. Apesar da sua importância, a Amazônia vem sofrendo com o avanço das atividades humanas, entre elas podemos destacar a produção de grãos e a criação de gado. Com isso, várias funções ambientais executadas pelos diversos organismos são perdidas ou alteradas substancialmente. Muito pouco se sabe sobre as características das espécies e do ambiente que podem influenciar a execução de determinadas funções ecológicas. O objetivo desse trabalho foi tentar entender o que ocorre com as funções ambientais executadas pelos escarabeíneos em quatro diferentes sistemas de uso do solo na Amazônia (floresta primária, floresta secundária, pastagem e agricultura mecanizada) e tentar explicar quais fatores da comunidade de escarabeíneos e do ambiente são responsáveis pela realização dessas funções. As funções ambientais avaliadas (remoção de fezes, dispersão de sementes e revolvimento de solo), no geral se correlacionam em áreas de floresta primária, mas com a transformação do habitat em sistemas mais simples essa correlação é perdida. Nossos resultados permitem afirmar que os índices de diversidade funcional comumente citados na literatura (FDc, FRic, FEve, FDiv, FDis) não são muito eficientes em prever a magnitude das funções ambientais. Outro parâmetro da comunidade como o grupo funcional (GF) é mais eficiente para explicar a realização das funções. Os GFs superam também o poder de explicação da riqueza, biomassa e abundância, que se mostraram relevantes apenas quando consideramos essas características dentro do grupo funcional. Acreditamos que o desenvolvimento e aprimoramento de técnicas, que sejam capazes de mensurar de maneira mais precisa as funções ambientais, são de extrema importância para contrapor seus resultados com os índices de diversidade funcional e assim criar uma forma mais precisa de avaliar a funcionalidade dos sistemas. Mostramos também, que o resultado das funções, além de ser influenciada pelas ações dos besouros, sofre também interferência direta e indireta de algumas variáveis ambientais. Dessa forma, essas variáveis não podem deixar de ser consideradas quando o foco do trabalho é a avaliação das funções ambientais executadas por um grupo de organismos. Entender a interação entre uma gama de variáveis em sistemas naturais é um trabalho complexo e deve ser avaliado com cautela. Nem todas as variáveis que poderiam influenciar o nosso modelo foram mensuradas, mesmo assim, obtivemos valiosos resultados que nos indicam como pode se comportar a realização de algumas funções ambientais sob a influência do meio ambiente e suas interações com as comunidades naturais.

Palavras-chave: Besouros coprófagos. Floresta Amazônica. Funções ambientais. Grupos funcionais. Índices de diversidade funcional. Rola-bosta.

ABSTRACT

The Amazon rainforest is one of the most important biomes of our planet, and this is due not only to its mega biodiversity, but also to its ability to participate and maintain important ecosystemic goods and services, with great economic and social values. Despite its importance, the Amazon has been suffering with the increasing of human activities in this region; among them, we can highlight the production of grains and cattle livestock. Following the forest replacement by agricultural activities many environmental functions carried out by organisms are lost. The characteristics of the species and the environment that can influence the fulfilment of certain functions are little known. The goal of this work was to try to understand what happens with the environmental functions carried out by scarabaeidae in four different land use systems in the Amazon rainforest (primary forest, secondary forest, pasture and mechanized agriculture), and try to explain which factors of the Scarabaeidae community and of the environment are responsible for the fulfilment of these functions. The environmental functions evaluated (feces removal, seed dispersal and soil tillage), are, in general, correlated in areas of primary forest, but with the transformation of the habitat in more simple systems, this correlation is lost. Our results suggests that the indexes of functional diversity commonly cited in the literature (FDc, FRic, FEve, FDiv, FDis) are not very efficient in predicting the magnitude of environment functions. Another parameter of the community such as the functional groups (FG) was the most efficient to explain the fulfilment of the functions. The FGs also overcome the explanatory power of richness, biomass and abundance, which demonstrated to be relevants only when considered inside the functional groups. We believe that the development and improvement of some techniquess able to measure accurately the environmental functions, are extremely important to compare the results of the functional diversity indexes in order to create a more accurate way to assess the functionality of the systems. We also show that the result of the functions, besides being influenced by beetles activity, endures direct and indirect interference of some environmental variables. Though, these variables should always be considered when the focus of the work is the evaluation of environmental functions carried out by a group of organisms. Understanding the interaction between a range of variables in natural systems is a complex trade and should be evaluated with caution since not all variables that could influence our model were measured. Even so, we could obtain valuable results that indicate us how some functions can be carried out under the environmental influence and their interactions with natural communities.

Keywords: Coprophagous beetles. Amazon Rainforest. Environmental Functions. Functional groups. Indexes of functional diversity. Dung beetle.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 3

- Figura 1 Modelo teórico mostrando a possível influência entre as variáveis ambientais, os parâmetros da comunidade de besouros escarabeíneos e as funções ecológicas. Flechas indicam o sentido da influência..... 116
- Figura 2 Análise de trilha para a dispersão de sementes pequenas, modelo baseado na riqueza, biomassa e abundância de besouros escarabeíneos. O modelo é o resultado de uma pesquisa baseada em um modelo teórico (contendo todas as relações hipotéticas). A Figura mostra um modelo mínimo adequado somente com interações significativas ($p < 0.05$, $N = 40$). Linha contínua representa o efeito positivo e linha pontilhada o efeito negativo. Valores ao lado das setas representam os coeficientes de caminho com valores standardizados. Erros de estimação são apresentados em setas pequenas ao lado das variáveis. As variáveis consideradas exógenas (densidade de árvores, serrapilheira, densidade do solo e raízes finas), não apresentaram erro de estimação..... 122
- Figura 3 Resultado da análise de trilha para a dispersão de sementes médias, modelo baseado na riqueza, biomassa e abundância de besouros escarabeíneos. O modelo é o resultado de uma pesquisa baseada em um modelo teórico (contendo todas as relações hipotéticas). A Figura mostra um modelo mínimo adequado somente com interações significativas ($p < 0.05$, $N = 40$). Linha contínua representa o efeito positivo e linha pontilhada o efeito negativo. Valores ao lado das setas representam os coeficientes de caminho com valores standardizados. Erros de estimação são apresentados em setas pequenas ao lado das variáveis. As variáveis consideradas exógenas (densidade de árvores, serrapilheira, densidade do solo e raízes finas), não apresentaram erro de estimação..... 123

- Figura 4 Resultado da análise de trilha para a dispersão de sementes grandes, modelo baseado na riqueza, biomassa e abundância de besouros escarabeíneos. O modelo é o resultado de uma pesquisa baseada em um modelo teórico (contendo todas as relações hipotéticas). A Figura mostra um modelo mínimo adequado somente com interações significativas ($p < 0.05$, $N = 40$). Linha contínua representa o efeito positivo e linha pontilhada o efeito negativo. Valores ao lado das setas representam os coeficientes de caminho com valores estandardizados. Erros de estimação são apresentados em setas pequenas ao lado das variáveis. As variáveis consideradas exógenas (densidade de árvores, serrapilheira, densidade do solo e raízes finas), não apresentaram erro de estimação..... 124
- Figura 5 Resultado da análise de trilha para o solo revolvido, modelo baseado na riqueza, biomassa e abundância de besouros escarabeíneos. O modelo é o resultado de uma pesquisa baseada em um modelo teórico (contendo todas as relações hipotéticas). A Figura mostra um modelo mínimo adequado somente com interações significativas ($p < 0.05$, $N = 40$). Linha contínua representa o efeito positivo e linha pontilhada o efeito negativo. Valores ao lado das setas representam os coeficientes de caminho com valores estandardizados. Erros de estimação são apresentados em setas pequenas ao lado das variáveis. As variáveis consideradas exógenas (densidade de árvores, serrapilheira, densidade do solo e raízes finas), não apresentaram erro de estimação..... 125
- Figura 6 Resultado da análise de trilha para a dispersão de sementes pequenas, modelo baseado nos grupos funcionais. PT = pequeno telecoprídeo, PP = pequeno paracoprídeo, PE = pequeno endocoprídeo, GP = grande paracoprídeo. O modelo é o resultado de uma pesquisa baseada em um modelo teórico (contendo todas as relações hipotéticas). A Figura mostra um modelo mínimo adequado somente com interações significativas ($p < 0.05$, $N = 40$). Linha contínua representa o efeito positivo e linha pontilhada o efeito negativo. Valores ao lado das setas representam os coeficientes de caminho com valores estandardizados. Erros de estimação são apresentados em setas pequenas ao lado das variáveis. As variáveis consideradas exógenas (densidade de árvores, serrapilheira, densidade do solo e raízes finas), não apresentaram erro de estimação..... 127

Figura 7 Resultado da análise de trilha para a dispersão de sementes médias, modelo baseado nos grupos funcionais. PT = pequeno telecoprídeo, PP = pequeno paracoprídeo, PE = pequeno endocoprídeo, GP = grande paracoprídeo. O modelo é o resultado de uma pesquisa baseada em um modelo teórico (contendo todas as relações hipotéticas). A Figura mostra um modelo mínimo adequado somente com interações significativas ($p < 0.05$, $N = 40$). Linha contínua representa o efeito positivo e linha pontilhada o efeito negativo. Valores ao lado das setas representam os coeficientes de caminho com valores standardizados. Erros de estimação são apresentados em setas pequenas ao lado das variáveis. As variáveis consideradas exógenas (densidade de árvores, serrapilheira, densidade do solo e raízes finas), não apresentaram erro de estimação..... 128

Figura 8 Resultado da análise de trilha para a dispersão de sementes grandes, modelo baseado nos grupos funcionais. PT = pequeno telecoprídeo, PP = pequeno paracoprídeo, PE = pequeno endocoprídeo, GP = grande paracoprídeo. O modelo é o resultado de uma pesquisa baseada em um modelo teórico (contendo todas as relações hipotéticas). A Figura mostra um modelo mínimo adequado somente com interações significativas ($p < 0.05$, $N = 40$). Linha contínua representa o efeito positivo e linha pontilhada o efeito negativo. Valores ao lado das setas representam os coeficientes de caminho com valores standardizados. Erros de estimação são apresentados em setas pequenas ao lado das variáveis. As variáveis consideradas exógenas (densidade de árvores, serrapilheira, densidade do solo e raízes finas), não apresentaram erro de estimação..... 129

Figura 9 Resultado da análise de trilha para o solo revolvido, modelo baseado nos grupos funcionais. PT = pequeno telecoprídeo, PP = pequeno paracoprídeo, PE = pequeno endocoprídeo, GP = grande paracoprídeo. O modelo é o resultado de uma pesquisa baseada em um modelo teórico (contendo todas as relações hipotéticas). A Figura mostra um modelo mínimo adequado somente com interações significativas ($p < 0.05$, $N = 40$). Linha contínua representa o efeito positivo e linha pontilhada o efeito negativo. Valores ao lado das setas representam os coeficientes de caminho com valores estandardizados. Erros de estimação são apresentados em setas pequenas ao lado das variáveis. As variáveis consideradas exógenas (densidade de árvores, serrapilheira, densidade do solo e raízes finas), não apresentaram erro de estimação.....

LISTA DE GRÁFICOS

CAPÍTULO 1

- Gráfico 1 Correlações de Spearman a 5% de significância entre as funções ambientais (dispersão de sementes pequenas, médias e grandes (%), solo revolvido (g.) e fezes removidas (g)) realizada pelos besouros escarabeíneos na paisagem avaliada que abordou os seguintes sistemas de uso do solo, floresta primária, floresta secundária, pastagem e agricultura mecanizada, Santarém, Pará, Brasil..... 46
- Gráfico 2 Correlações de Spearman a 5% de significância entre as funções ambientais (dispersão de sementes pequenas, médias e grandes (%), solo revolvido (g.) e fezes removidas (g)) realizada pelos besouros escarabeíneos em áreas de floresta primária, Santarém, Pará, Brasil..... 47
- Gráfico 3 Correlações de Spearman a 5% de significância entre as funções ambientais (dispersão de sementes pequenas, médias e grandes (%), solo revolvido (g.) e fezes removidas (g)) realizada pelos besouros escarabeíneos em áreas de floresta secundária, Santarém, Pará, Brasil..... 48
- Gráfico 4 Correlações de Spearman a 5% de significância entre as funções ambientais (dispersão de sementes pequenas, médias e grandes (%), solo revolvido (g.) e fezes removidas (g)) realizada pelos besouros escarabeíneos em áreas de pastagem, Santarém, Pará, Brasil..... 49
- Gráfico 5 Correlações de Spearman a 5% de significância entre as funções ambientais (dispersão de sementes pequenas, médias e grandes (%), solo revolvido (g.) e fezes removidas (g)) realizada pelos besouros escarabeíneos em áreas de Agricultura Mecanizada, Santarém, Pará, Brasil..... 50

CAPÍTULO 2

- Gráfico 1 Número de indivíduos e biomassa (g) de sete guildas de besouros escarabeíneos, coletados em quatro sistemas de uso do solo em Santarém, Pará, Brasil. PT = pequeno telecoprídeo, PP = pequeno paracoprídeo, PE = pequeno endocoprídeo, MT = médio telecoprídeo, MP = médio paracoprídeo, GT = grande telecoprídeo, GP = grande paracoprídeo, FP = floresta primária, FS = floresta secundária, PA = pastagem, AM = agricultura mecanizada..... 78

Gráfico 2	<p>A. Média da abundância, riqueza e biomassa (\pmSE) e B. Valores médios dos cinco índices de diversidade funcional (\pmSE) dos besouros escarabeíneos, coletados em quatro sistemas de uso da terra, Santarém, Pará, Brasil. FP = floresta primária, FS = floresta secundária, PA = pastagem, AM = agricultura mecanizada. Letras diferentes em barras de mesma cor apresentam diferença significativa pela análise de contraste de médias $p < 0.05$.....</p>	79
Gráfico 3	<p>Distribuição da porcentagem do efeito independente da abundância de sete guildas funcionais de besouros escarabeíneos (PT, PP, PE, MT, MP, GT e GP), em cinco funções ambientais realizadas pelos escarabeíneos. Barras pretas representam efeito significativo ($p < 0.05$), segundo o teste de randomização. Relações positivas são representadas pelo sinal +. R2dev representa o total da variância explicada pelo modelo linear incluindo as sete variáveis. PT = pequeno telecoprídeo, PP = pequeno paracoprídeo, PE = pequeno endocoprídeo, MT = médio telecoprídeo, MP = médio paracoprídeo, GT = grande telecoprídeo, GP = grande paracoprídeo.....</p>	87
Gráfico 4	<p>Distribuição da porcentagem do efeito independente da biomassa de sete guildas funcionais de besouros escarabeíneos (PT, PP, PE, MT, MP, GT e GP), em cinco funções ambientais realizadas pelos escarabeíneos. Barras pretas representam efeito significativo ($p < 0.05$), segundo o teste de randomização. Relações positivas são representadas pelo sinal +. R2dev representa o total da variância explicada pelo modelo linear incluindo as sete variáveis. PT = pequeno telecoprídeo, PP = pequeno paracoprídeo, PE = pequeno endocoprídeo, MT = médio telecoprídeo, MP = médio paracoprídeo, GT = grande telecoprídeo, GP = grande paracoprídeo.....</p>	88

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 2

- Tabela 1 Correlação (valor de R) na floresta primária entre as funções ambientais com riqueza, biomassa, abundância, índices de diversidade funcional e abundância e biomassa de grupos funcionais de escarabeíneos. FRic = Riqueza funcional, FEve = Uniformidade funcional, FDiv=Divergência funcional, FDC=Diversidade funcional baseado na comunidade, FDis=Dispersão funcional, APT= abundância pequeno telecoprídeo, APP = abundância pequeno paracoprídeo, APE = abundância pequeno endocoprídeo, AMT = abundância médio telecoprídeo, AMP = abundância médio paracoprídeo, AGT = abundância grande telecoprídeo, AGP = abundância grande paracoprídeo, BPT = biomassa pequeno telecoprídeo, BPP = biomassa pequeno paracoprídeo, BPE = biomassa pequeno endocoprídeo, BMT = biomassa médio telecoprídeo, BMP = biomassa médio paracoprídeo, BGT = biomassa grande telecoprídeo, BGP = biomassa grande paracoprídeo. * $p < 0.05$; ** $p < 0.001$; *** $p < 0.0001$ 83
- Tabela 2 Correlação (Valor de R) na Floresta secundária entre funções ambientais com riqueza, biomassa, abundância, índices de diversidade funcional e abundância e biomassa de grupos funcionais de escarabeíneos. FRic= Riqueza funcional, FEve= Uniformidade funcional, FDiv= Divergência funcional, FDC = Diversidade funcional baseado na comunidade, FDis= Dispersão funcional, APT= abundância pequeno telecoprídeo, APP = abundância pequeno paracoprídeo, APE= abundância pequeno endocoprídeo, AMT = abundância médio telecoprídeo, AMP= abundância médio paracoprídeo, AGT= abundância grande telecoprídeo, AGP = abundância grande paracoprídeo, BPT=biomassa pequenotelecoprídeo, BPP = biomassa pequeno paracoprídeo, BPE = biomassa pequeno endocoprídeo, BMT= biomassa médio telecoprídeo, BMP= biomassa médio paracoprídeo, BGT = biomassa grande telecoprídeo, BGP = biomassa grande paracoprídeo. * $p < 0.05$; ** $p < 0.001$; *** $p < 0.0001$ 84

Tabela 3 Correlação (Valor de R) na Pastagem entre funções ambientais com riqueza, biomassa, abundância, índices de diversidade funcional e abundância e biomassa de grupos funcionais de escarabeíneos. FRic = Riqueza funcional, FEve = Uniformidade funcional, FDiv = Divergência funcional, FDc = Diversidade funcional baseado na comunidade, FDis = Dispersão funcional, APT = abundância pequeno telecoprídeo, APP = abundância pequeno paracoprídeo, APE = abundância pequeno endocoprídeo, AMT = abundância médio telecoprídeo, AMP = abundância médio paracoprídeo, AGT = abundância grande telecoprídeo, AGP = abundância grande paracoprídeo, BPT = biomassa pequeno telecoprídeo, BPP = biomassa pequeno paracoprídeo, BPE = biomassa pequeno endocoprídeo, BMT = biomassa médio telecoprídeo, BMP = biomassa médio paracoprídeo, BGT = biomassa grande telecoprídeo, BGP = biomassa grande paracoprídeo. * p < 0.05; ** p < 0.001; ***p < 0.0001..... 85

Tabela 4 Correlação (Valor de R) na Agricultura Mecanizada entre funções ambientais com riqueza, biomassa, abundância, índices de diversidade funcional e abundância e biomassa de grupos funcionais de escarabeíneos. FRic = Riqueza funcional, FEve = Uniformidade funcional, FDiv = Divergência funcional, FDc = Diversidade funcional baseado na comunidade, FDis = Dispersão funcional, APT = abundância pequeno telecoprídeo, APP = abundância pequeno paracoprídeo, APE = abundância pequeno endocoprídeo, AMT = abundância médio telecoprídeo, AMP = abundância médio paracoprídeo, AGT = abundância grande telecoprídeo, AGP = abundância grande paracoprídeo, BPT = biomassa pequeno telecoprídeo, BPP = biomassa pequeno paracoprídeo, BPE = biomassa pequeno endocoprídeo, BMT = biomassa médio telecoprídeo, BMP = biomassa médio paracoprídeo, BGT = biomassa grande telecoprídeo, BGP = biomassa grande paracoprídeo. * p < 0.05; ** p < 0.001; ***p < 0.0001..... 86

CAPÍTULO 3

Tabela 1 Valores dos índices de ajuste dos modelos baseados na riqueza, abundância e biomassa de escarabafneos e nos grupos funcionais. P = nível de probabilidade, significativo quando < 0.05. χ^2 = Valor do Chi – quadrado do modelo. DF = Graus de liberdade. CMIN/DF = Razão entre χ^2 /graus de liberdade. CFI = Índice de ajuste comparativo, compara o modelo hipotético com o modelo de independência. AIC = Critério de informação Akaike's..... 120

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	20
2	OBJETIVOS.....	26
2.1	Objetivo geral.....	26
2.2	Objetivos específicos.....	26
CAPÍTULO 1 MODIFICAÇÃO DO HABITAT NA FLORESTA AMAZÔNICA E A RELAÇÃO ENTRE AS FUNÇÕES AMBIENTAIS REALIZADAS PELOS SCARABAEINAE (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE).....		
1	INTRODUÇÃO.....	38
2	MATERIAL E MÉTODOS	40
2.1	Área de estudo.....	40
2.2	Amostragem.....	41
2.3	Arena de avaliação das funções ambientais.....	41
2.4	Análises estatísticas.....	42
2.4.1	Efeito do uso do solo sobre as funções ambientais	42
2.4.2	Correlação entre as funções ambientais.....	43
3	RESULTADOS.....	44
3.1	Efeito do sistema de uso do solo sobre as funções ambientais.....	44
3.2	Correlação entre as funções ambientais.....	45
4	DISCUSSÃO.....	51
4.1	Efeito do sistema de uso do solo sobre as funções ambientais.....	51
4.2	Perda da relação entre as funções com o aumento do distúrbio	52
4.3	Impactos da perda da correlação entre as funções ambientais	54
5	CONCLUSÃO.....	56
REFERÊNCIAS.....57		
CAPÍTULO 2 SIMPLIFICAÇÃO DO HABITAT NA RELAÇÃO ENTRE FUNÇÕES AMBIENTAIS E MÉTRICAS DA COMUNIDADE DE ESCARABÉINEOS (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE)		
1	INTRODUÇÃO..	66
2	MATERIAL E MÉTODOS	69
2.1	Área de estudo.....	69
2.2	Amostragem.....	70
2.3	Arena de avaliação de funções ambientais.....	70
2.4	Amostragem dos escarabeíneos.....	71
2.5	Características funcionais dos escarabeíneos.....	72
2.6	Análises estatísticas	72

2.6.1	Efeito do sistema de uso do solo sobre as funções ambientais, riqueza, biomassa, abundância e índices de diversidade funcional de besouros escarabeíneos	72
2.6.2	Índices de diversidade funcional	73
2.6.3	Correlação entre funções ambientais e riqueza, biomassa, abundância e índices de diversidade funcional	75
2.6.4	Efeito dos grupos funcionais sobre as funções ambientais	75
3	RESULTADOS.....	77
3.1	Efeito do sistema de uso do solo sobre as funções ambientais.....	77
3.2	Efeito do sistema de uso do solo sobre a riqueza, biomassa e abundância de escarabeíneos.....	80
3.3	Efeito do sistema de uso do solo sobre os índices de diversidade funcional.....	80
3.4	Correlações entre funções ambientais e as métricas da comunidade de escarabeíneos	81
3.5	Efeito da abundância e biomassa dos grupos funcionais sobre as funções ambientais.....	82
4	DISCUSSÃO.....	89
4.1	Índices de diversidade funcional e sua relação com as funções ambientais	89
4.2	Grupos funcionais e sua relação com as funções ambientais	91
4.3	Efeito do sistema de uso do solo na relação entre funções ambientais e métricas da comunidade	92
5	CONCLUSÃO.....	94
	REFERÊNCIAS.....	95
	CAPÍTULO 3 EFEITOS DIRETOS E INDIRETOS DAS CARACTERÍSTICAS DO AMBIENTE E MÉTRICAS DA COMUNIDADE DE ESCARABEÍNEOS (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE) SOBRE SUAS FUNÇÕES AMBIENTAIS	103
1	INTRODUÇÃO.....	106
2	MATERIAL E MÉTODOS	109
2.1	Caracterização e seleção de áreas.....	109
2.2	Arena de avaliação de funções ambientais.....	110
2.3	Coleta de besouros escarabeíneos	111
2.4	Características funcionais dos besouros.....	111
2.5	Variáveis Ambientais	112
2.5.1	Densidade do solo	112
2.5.2	Densidade de árvores.....	112
2.5.3	Densidade do sub-bosque	113
2.5.4	Riqueza de espécies vegetais	113
2.5.5	Peso da serrapilheira	113
2.5.6	Peso das raízes finas	114
2.5.7	Abertura de dossel	114

2.6	Análises estatísticas	115
2.6.1	Análise de trilha	115
2.6.2	Criação dos modelos.....	115
2.6.3	Classificação das variáveis e formação dos modelos	116
2.6.4	Ajuste dos modelos.....	117
3	RESULTADOS.....	119
3.1	Ajuste dos modelos.....	119
3.3	Modelos baseados em grupos funcionais.....	125
3.4	Efeito das variáveis ambientais sobre a abundância, riqueza e biomassa dos escarabeíneos	131
3.5	Interações entre as variáveis ambientais	131
4	DISCUSSÃO.....	133
4.1	Interações considerando riqueza, biomassa e abundância de escarabeíneos	133
4.2	Interações considerando grupos funcionais	135
4.3	Interações das variáveis ambientais.....	135
5	CONCLUSÃO.....	139
	REFERÊNCIAS.....	140
	CONCLUSÃO GERAL.....	150
	APÊNDICES.....	152

1 INTRODUÇÃO

A Floresta Amazônica é um dos biomas mais importantes do nosso planeta, e isso se deve não só pela sua mega biodiversidade (MALHI et al., 2008; STONE et al., 2009), mas também pela sua capacidade em prover e manter bens e serviços ecossistêmicos importantes, com grande valor econômico e social (FOLEY et al., 2007; MYERS, 1997). Alguns bens e serviços podem ser identificados em nível local, como produção de madeira, látex, essências para produção de cosméticos e minérios, já outros estão relacionados com a paisagem ou com bacias hidrográficas, como a regulação de enchentes e polinização, entre outros (FOLEY et al., 2007). Outros serviços ecossistêmicos com importância global podem também ser identificados na Floresta Amazônica, como exemplo, o sequestro de carbono da atmosfera global e a regulação, o balanço e o fluxo de água da bacia amazônica, que podem influenciar os padrões do clima e química do ar sobre grande parte do continente (COSTA; FOLEY, 2000; MALHI; GRACE, 2000; MELILLO et al., 1996; NOBRE et al., 1991).

No Brasil, a Amazônia Legal ocupa uma área que corresponde a 59% do território nacional e engloba a totalidade de oito estados (Acre, Amapá, Amazonas, Mato Grosso, Pará, Rondônia, Roraima e Tocantins) e parte do Estado do Maranhão, perfazendo 5,0 milhões de km². Nela residem 56% da população indígena brasileira (INSTITUTO DE PESQUISA ECONÔMICA APLICADA - IPEA, 2013).

Apesar da sua importância, a Amazônia vem perdendo espaço principalmente para a produção de grãos, formação de pastagem e exploração madeireira. Nos últimos cinco anos a taxa anual de desmatamento tem diminuído seus valores, mas ainda está longe do ideal. No ano de 2012 um total de 4.656 Km² da Amazônia legal foi desmatado, e o estado que obteve a maior taxa de desmatamento foi o Pará, com 1.699 Km² de área desmatada, mais que o

dobro do segundo estado com maior taxa de desmatamento, o Estado do Mato Grosso com 777 Km² de área desmatada (INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS, 2013).

A lista de transformações de sistemas naturais que estão diretamente relacionadas ao desmatamento é longa (PRIMACK; RODRIGUES, 2001), e essas atividades levam a uma grande perda da diversidade biológica. Essa perda gera um grande prejuízo para nós humanos, pois dependemos de produtos como água, matéria-prima, alimentos, medicamentos, ar e outros produtos, além das funções ecológicas associadas que se encontram em ambientes naturais. Milhares de espécies antes mesmo de serem conhecidas pela ciência são perdidas, juntamente com os produtos e as funções ambientais as quais estão ligadas.

De acordo com Myers (1996), funções ambientais realizadas pela biodiversidade são todas aquelas executadas por organismos vivos e que afetam em última análise os processos naturais, como controle biológico, ciclagem de nutrientes, polinização, dispersão de sementes, manutenção e formação de solos, fixação de carbono, produção de oxigênio, despoluição de corpos d'água e balanço climático, entre outros.

Por muito tempo as funções ambientais foram negligenciadas (COSTANZA, 1997). O preço que pagamos por essa negligência é caro, já que ao ignorar algumas funções ambientais, regiões perdem sua capacidade em conter enchentes, terras se tornam improdutivas causando sérios danos sociais e econômicos (DAILY et al., 1997). Existe uma necessidade crítica para a identificação e monitoramento das funções ecossistêmicas, tanto local como globalmente (DAILY et al., 1997). O entendimento sobre o funcionamento dos ecossistemas irá auxiliar na criação de novas políticas para a conservação, e a sua negligência pode vir a comprometer a sustentabilidade do homem na biosfera (COSTANZA et al., 1997).

Uma grande questão acerca das funções ambientais é a dificuldade da criação de metodologias capazes de quantificar e valorizar essas funções. Devemos estimar as funções ambientais de grupos com relativa representatividade no ambiente e que participem de processos naturais importantes para a manutenção dos ecossistemas.

Os insetos são os principais representantes da riqueza da comunidade das florestas tropicais (MAY, 1988; WILSON, 1992). Dentre eles, os besouros Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabeidae) formam um grupo que se destaca pela sua grande diversidade, aproximadamente 4.500 espécies (HALFFTER; EDMONDS, 1982), sendo que, só em território brasileiro são conhecidas 618 espécies (MELLO, 2000). Esses besouros são muito conhecidos pelas diversas funções ambientais que executam, como incorporação de matéria orgânica em decomposição ao solo (BANG et al., 2005; HORGAN, 2001; NICHOLS et al., 2008), incremento da permeabilidade e aeração do solo (BANG et al., 2005; NICHOLS et al., 2008), controle de moscas hematófagas e detritívoras (BRAGA et al., 2012; DOUBE et al., 1988; NICHOLS et al., 2008), controle de parasitas e moscas vetoras (FINCHER, 1975; MILLER, 1961), controle de saúvas (*Atta* sp.) (SILVEIRA et al., 2006), dispersão secundária de sementes (ANDRESEN, 2003; VULINEC, 2002; BRAGA et al., 2013) e polinização (BEATH, 1996; SAKAI; INQUE, 1999).

O enterrio de massas fecais e as galerias construídas pelos escarabeíneos para alocação das fezes alteram as características físico-químicas do solo (BRUSSAARD; RUNIA 1984, KALISZ; STONE, 1984), reciclando o nitrogênio e outros nutrientes (HAYNES; WILLIAMS, 1993), o que gera condições favoráveis para o estabelecimento de espécies vegetais nas proximidades (ALVES; NAKANO, 1977; HAYNES; WILLIAMS, 1993; MIRANDA et al., 1998).

As fezes dos mamíferos, principalmente de primatas frugívoros, contêm grande quantidade de sementes; essas sementes são dispersas involuntariamente pelos escarabeíneos quando estes utilizam as fezes (FIGUEIREDO, 1993). A dispersão secundária de sementes é uma função ambiental que pode ser perdida com a eliminação de algumas espécies de Scarabaeinae. Os principais processos que afetam o destino da semente entre a dispersão primária e a germinação são a predação, o ataque de patógenos e a ação de dispersores secundários (ANDRESEN; FEER, 2005).

As sementes quando são enterradas têm maior probabilidade de escapar da predação, quando comparadas às sementes que ficam na superfície do solo (CRAWLEY, 2000), podendo afetar o processo de regeneração de florestas tropicais (VULINEC, 2002). A capacidade de dispersão e enterrio de sementes realizada pelos escarabeíneos provoca efeitos de longo prazo sobre a manutenção e regeneração das florestas (ANDRESEN, 2003).

As fezes utilizadas como alimento pelos escarabeíneos é utilizada também como alimento e local de nidificação de diversos artrópodes. Entre estes, a mosca-dos-chifres (*Haematobia irritans* L.), uma das piores pragas de rebanhos bovinos conhecidas no mundo (FLECHTMANN; RODRIGUES, 1995) e as larvas de nematódeos parasitas gastrintestinais de bovinos, que causam consideráveis prejuízos à pecuária.

Devido a sua importância, vários trabalhos têm sido realizados com os escarabeíneos, com a intenção de responder como as mudanças no habitat podem afetar sua comunidade e as funções ambientais associadas a eles e quais características das espécies são as mais importantes na realização dessas funções ambientais (BARRAGÁN et al., 2011; BRAGA et al., 2012; BRAGA et al., 2013, DANGLES, 2012; GIRALDO et al., 2011; SANTOS-HEREDIA et al., 2011).

As características funcionais das espécies são bons preditores que nos mostram individualmente o efeito de um organismo no ambiente, e o conjunto dessas características medidas, como a diversidade funcional de uma comunidade, vem sendo utilizado para prever os impactos sobre a funcionalidade dos ecossistemas com a perda das espécies (BARRAGÁN et al., 2011; BATALHA et al., 2010; CASANOVES et al., 2011; CORNELISSEN et al., 2003; HILLEBRAND; MATTHISSEN, 2009).

A importância dos escarabeíneos na realização de diversos serviços ambientais já se mostra clara e bem documentada (BRAGA et al., 2012; GIRALDO et al., 2011; NICHOLS et al., 2008). Os fatores que interferem negativamente nos serviços ambientais, como a fragmentação florestal e a substituição de habitat (HOWDEN; NEALIS, 1975; KLEIN, 1989) e a alteração na quantidade e na qualidade dos recursos (ESTRADA et al., 1998; LUMARET et al., 1992), têm se mostrado preponderantes para a perda dos serviços realizados pelos escarabeíneos e a substituição desses serviços é uma tarefa longe de solução.

As florestas tropicais possuem uma alta diversidade de Scarabaeinae e a transformação desse habitat em sistemas mais simplificados pode levar a um impacto negativo sobre a comunidade (SILVA, 2005) e, com isso, sobre os serviços realizados por esses organismos, acarretando em um efeito cascata no equilíbrio do ambiente (VULINEC, 2002).

Um dos grandes desafios para a sustentabilidade na Floresta Amazônica é desenvolver sistemas de produção que sejam capazes de transformar áreas naturais degradadas em áreas com potencial produtivo sustentável, levando em conta uma melhor qualidade de vida para os produtores e a capacidade de suporte do ecossistema (AVILA, 1992; GOODLAND, 1995).

Não só entender os processos ecológicos, mas também criar práticas de manejo mais sustentáveis relacionadas ao uso do solo, credenciam todos os

trabalhos que possam elucidar como, em que proporção e quem estão envolvidos nessas funções. Trabalhos que visem compreender os processos naturais têm grande apelo social e econômico, uma vez que esses processos auxiliam no entendimento do funcionamento dos sistemas naturais, o que gera informações para conservação.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Essa tese teve como objetivo geral mostrar os efeitos da perda do habitat sobre as funções ambientais e determinar quais parâmetros da comunidade de escarabeíneos e do ambiente atuam de maneira direta ou indireta sobre as funções ambientais desempenhadas pelos besouros escarabeíneos em uma região Amazônica.

2.2 Objetivos específicos

- a) Mostrar o efeito do impacto no habitat sobre as funções ambientais.
- b) Demonstrar se existe correlação entre as funções ambientais desempenhadas pelos escarabeíneos.
- c) Testar se existe perda das correlações entre as funções ambientais com o aumento do impacto no habitat.
- d) Verificar como a simplificação do habitat afeta os grupos funcionais e os índices de diversidade funcional dos escarabeíneos.
- e) Demonstrar a importância da riqueza, biomassa, abundância, grupos funcionais, e dos índices de diversidade funcional para explicar a realização das funções ambientais executadas pelos escarabeíneos.
- f) Verificar quais variáveis do ambiente e da comunidade estão ligados direta e indiretamente na execução das funções ambientais realizadas pelos escarabeíneos.

REFERÊNCIAS

- ALVES, S.B.; NAKANO, O. Influência do *Dichotomius anaglypticus* (Mannerheim, 1829) (Coleoptera; Scarabaeidae) no crescimento de plantas de napier. **Ecossistema**, Espírito Santo do Pinhal, v. 2, n. 2, p. 31-37, 1977.
- ANDRESEN, E. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. **Ecography**, Copenhagen, v. 26, n. 1, p. 87-97, Feb. 2003.
- ANDRESEN, E.; FEER, F. The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. In: FORGET, P. M.; LAMBERT, J.; HULME, P.; VANDER, W. S. (Ed.). **Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment**. Wallingford: CABI International, 2005. p. 331-349.
- AVILA, M. Economics of agroforestry systems. In: SULLIVAN, G. M.; HUKU, S. M.; FOX, J. M. **Financial and economic analysis of agroforestry systems**. Paia, Hawaii: Nitrogen Fixing Tree Association, 1992. p. 77-94.
- BANG, H. S.; LEE, J. H.; KWON, O. S.; NA, Y. E.; JANG, Y. S.; KIM, W. H. Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 29, n. 2, p. 165-171, June 2005.
- BARRAGÁN, F.; MORENO, C. E.; ESCOBAR, F.; HALFFTER, G.; NAVARRETE. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. **Plos One**, San Francisco, v. 6, n. 3, p. e17976. Mar. 2011. doi:10.1371/journal.pone.0017976.
- BATALHA, M. A.; CIANCIARUSO, M. V.; MOTTA JUNIOR, J. C. Consequences of simulated loss of open Cerrado areas to bird functional Diversity. **Natureza & Conservação**, Rio de Janeiro, v. 8, n.1, p. 34-40, 2010.

BEATH, D. D. N. Pollination of *Amorphophallus johnsonii* (Araceae) by carrion beetles (*Phaeochrous amplus*) in a Ghanaian rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, San Francisco, v. 12, n. 3, p. 409-418, Sept. 1996.

BRAGA, R. F.; KORASAKI, V.; ANDRESEN, E.; LOUZADA, J. Dung beetle community and functions along a habitat-disturbance gradient in the Amazon: a rapid assessment of ecological functions associated to biodiversity. **PlosOne**, San Francisco, v.8, n. 2, Feb. 2013. e57786. doi:10.1371/journal.pone.0057786.

BRAGA, R. F.; KORASAKI, V.; AUDINO, L.; LOUZADA, J. Are dung beetles driving dung-fly abundance in traditional agricultural areas in the Amazon? **Ecosystems**, Nova Iorque, v.15, n. 7, p.1173-1181, Nov. 2012.

BRUSSAARD, L.; RUNIA, L. T. Recent and ancient traces of scarab beetles activity in sandy soils of Netherlands. **Geoderma**, Amsterdam, v. 34, n. 3/4, p. 229-250, Dec. 1984.

CASANOVES, F.; PLA, L.; DI RIENZO, J.A.; DÍAZ, S. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. **Methods in Ecology & Evolution**, Hoboken, v.2, n. 3, p. 233-237, June 2011.

CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; TER STEEGE, H.; MORGAN, H. D.; VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; PAUSAS, J. G. POORTER, G. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, Victoria, v.51, n. 4, p.335-380, Apr. 2003.

COSTA, M. H.; FOLEY, J. A. Combined effects of deforestation and doubled atmospheric CO₂ concentrations on the climate of Amazonia. **Journal of Climate**, Madison, v.13, n. 1, p.18-34, Jan. 2000.

COSTANZA, R.; D'ARGE, R.; GROOTM, R.; FARBER, S.; GRASSO, M.; HANNON, B.; LIMBURG, K.; NAEEM, S.; O'NEILL, R. V.; PARUELO, J.; RASKIN, R. G.; SUTTON, P.; VAN DEN BELT, M. The value of the world's ecosystem services and natural capital. **Nature**, v. 387, p. 253 – 260, May 1997.

CRAWLEY, M. J. Seed predators and plant population dynamics. In: FENNER, M. (Ed.) **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**. 2nd ed. Wallington: CAB International, 2000. p. 167-182.

DAILY, G.C.; ALEXANDER, S. E.; EHRLICH, P. R.; GOULDER, L. H.; LUBCHENCO, J.; MATSON, P. A.; MOONEY, H. A.; POSTEL, S.; SCHNEIDER, S. H.; TILMAN, D.; WOODWELL, G. M. Ecosystem services: benefits supplied to human societies by natural ecosystems. **Issues in Ecology**, Massachusster, v. 2, p.1–16, 1997.

DANGLES, O.; CARPIO. C.; WOODWARD, G. Size-dependent species removal impairs ecosystem functioning in a large-scale tropical field experiment. **Ecology**, Washington, v.93, n.12, p.2615-2625, Dec. 2012.

DOUBE, B. M.; MAC QUEEN, A.; FAY, H. A. C. Effects of dung fauna on survival and size of buffalo flies (*Haematobia* spp.) breeding in the field in south Africa and Australia. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 25, n. 2, p. 523-536, Aug. 1988.

ESTRADA, A.; COATES-ESTRADA, R.; ANZURES-DADDA, A.; CAMMARANO, P. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, México. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 14, n. 5, p. 577-593, Sept. 1998.

FIGUEIREDO, R. A. Ingestion of fícus enormous seeds by howler monkeys (*Alouatta fusca*) in Brazil: effects on seed germination. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.9, n.4, p.541-543, July 1993.

FINCHER, G. T. Effect of dung beetle activity on the number of nematode parasites acquired by grazing cattle. **The Journal of Parasitology**, Lawrence, v. 61, n. 4, p. 759-762, 1975.

FLECHTMANN, C. A. H.; RODRIGUES, E. S. R. Insetos fimícolas associados a fezes bovinas em Jaraguá do Sul/SC. 1. Besouros coprófagos (Coleoptera, Scarabaeidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 39, n. 2, p. 303-309, jun. 1995.

FOLEY, J. A.; ASNER, G. P.; COSTA, M. T.; COE, M. T.; DEFRIES, R.; GIBBS, H. K.; HOWARD, E. A.; OLSON, S.; PATZ, J.; RAMANKUTTY, N.; SNYDER, P. Amazonia revealed: forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. **Frontiers in Ecology and Environment**, Madison, v.5, n.1, p.25-32, Feb. 2007.

GIRALDO, C.; ESCOBAR, F.; CHARÁ, J. D.; CALLE, Z. The adoption of silvopastoral systems promotes the recovery of ecological processes regulated by dung beetles in the Colombian Andes. **Insect Conservation and Diversity**, Malden, v. 4, n. 2, p.115-122, May. 2011.

GOODLAND, R. G. The concept of environmental sustainability. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 26, p. 1-24, Nov. 1995.

HALFFTER, G.; EDMONDS, W. D. **The nesting behavior of dung beetles (scarabaeinae). an ecological and evolutive approach.** Veracruz: Instituto de Ecología, 1982. 176 p.

HAYNES, R. J.; WILLIAMS, P. H. Nutrient cycling and soil fertility in the grazed pasture ecosystem. **Advances in Agronomy**, San Diego v. 49, p. 119-199, 1993.

HILLEBRAND, H.; MATTHIESSEN, B. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional diversity research. **Ecology letters**, Malden, v.12, n. 12, p.1405-1419, Dec. 2009.

HORGAN, F. G. Burial of bovine dung by coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) from horse and cow grazing sites in El Salvador. **European Journal of Soil Biology**, Montrouge, v. 37, n. 2, p. 103-111, Apr./June 2001.

HOWDEN, H. F.; NEALIS, V. G. Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous Scarab beetle fauna (Coleoptera). **Biotropica**, St. Louis, v. 7, n. 2, p. 77-83, June, 1975.

INSTITUO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS - INPE. **Projeto PRODES**: monitoramento da floresta Amazônica Brasileira por satélite. Disponível em: <<http://www.obt.inpe.br/prodes/index.php>>. Acesso em: 05 jan. 2013.

INSTITUTO DE PESQUISA ECONÔMICA APLICADA - IPEA. Disponível em: <[http://www.ipea.gov.br/portal/index.php?option=com_content &view=article&id=1246&Itemid=68](http://www.ipea.gov.br/portal/index.php?option=com_content&view=article&id=1246&Itemid=68)>. Acesso em: 05 jan. 2013.

KALISZ, P. J.; STONE, E. L. Soil mixing by scarab beetles and pocket gophers in north central Florida. **Soil Science Society American Journal**, Madison, v. 48, n. 1, p. 169-172, Jan. 1984.

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

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

MALHI, Y.; GRACE J. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. **Trends Ecology and Evolution**, London, v.15, n. 8, p.332-37, Aug. 2000.

MALHI, Y.; ROBERTS, J. T.; BETTS, R. A.; KILLEN, T. J.; LI, W.; NOBRE, C. A. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. **Science**, London, v. 319, n. 5860, p. 169-172, Jan. 2008.

MAY, R. M. How many species are there on earth? **Science**, London, v.241,n.4872, p. 1441-9, Sept. 1988.

MELILLO, J. M. ; HOUGHTON, R. A.; KICKLIGHTER, D. W.; MCGUIRE, A. D. Tropical deforestation and the global carbon budget. **Annual Review of Energy and the Environment**, Palo Alto, v.21, p.293-310, 1996.

MELLO, F. Z. V. de. Estado de conhecimento dos scarabaeidae do Brasil. In: MARTÍN-PIERA, F.; MORRONE, J. J.; MELIC, A. (Org.). **Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PRIBES 2000**. Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa, 2000. p. 183-195.

MILLER, A. The mouthparts and digestive tract of adult dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), with reference to ingestion of helminth eggs. **The Journal of Parasitology**, Lawrence, v. 47, n. 5, p. 735-744, Oct. 1961.

MIRANDA, C. H. B.; SANTOS, J. C. C.; BIANCHIN, I. Contribuição de *Onthophagus gazella* à melhoria da fertilidade do solo pelo enterrio de massa fecal bovina fresca. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, MG, v. 27, n. 8, p. 681-685, ago. 1998.

MYERS, N. Environmental services of biodiversity. **Proceedings National Academy Science, United States of American**, Washington, v.93, p.2764-2769, Apr. 1996.

MYERS, N. The world's forests and their ecosystem services. In: DAILY, G.C. (Ed). **Nature's services: societal dependence on natural ecosystems**. Washington: Island Press, 1997.

NICHOLS, E.; SPECTOR, S.; LOUZADA, J.; LARSEN, T.; AMEZQUITA, S.; FAVILA, M.E. Ecological functions and ecosystem services provided by Escarabeínae dung beetles. **Biological Conservation**, Essex, v. 141, n. 6, p. 1461-1474, June 2008.

NOBRE, C. A.; SELLERS, P. J.; SHUKLA, J. Amazonian deforestation and regional climate change. **Journal of Climate**, Madison v.4, n. 7, p.957-87, July, 1991.

PRIMACK, R. B.; RODRIGUES, E. **Biologia da Conservação**. Londrina: E. Rodrigues, 2001. 328p.

SAKAI, S.; INQUE, T. A new pollination system: dung -beetle pollination discovered in *Orchdantha inouquei* (lowiaceae, Zingiberaceae) in srawak, Malaysia). **American Journal of Botany**, Columbus, v. 86, n. 1, p. 56-61, Jan. 1999.

SANTOS-HEREDIA, C.; ANDRESEN, E.; ZÁRATE, D. A. Secondary seed dispersal by dung beetles in a Colombian rain forest: effects of dung type and defecation pattern on seed fate. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.26, n.4,p.355-364, July 2010.

SILVA, P. H. **Respostas da comunidade de scarabaeidae (coleoptera) a diferentes sistemas de uso de terra na Amazônia**. 2005. 43 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia/Entomologia) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2005.

SILVEIRA, F. A. O.; SANTOS, J. C.; VIANA, L. R.; FALQUETO, S. A.; MELLO, F. Z.V. de; FERNANDES, G. W. Predation of *Atta laevigata* (Smith, 1858) (Formicidae: Attini) by *Canthon virens* (Mannerheim, 1829) (Coleoptera: Scarabaeidae). **Tropical Zoology**, Firenze, v. 19, n. 1, p. 1-7, 2006.

STONE, A. I. ; LIMA, E. M. ; AGUIAR, G. F. S.; CAMARGO, C. C.; FLORES, T. A.; KELT, D. A.; MARQUES-AGUIAR, S. A.; QUEIROZ, J. A. L.; RAMOS, R. M.; SILVA JÚNIOR, J. S. Non-volant mammalian diversity in fragments in extreme eastern Amazonia. **Biodiversity and Conservation**, Dordrecht, v. 18, n. 6, p. 1685-1694, Jun. 2009.

VULINEC, K. Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. **Biotropica**, St. Louis, v. 34, n. 2, p. 297-309, June 2002.

WILSON, E. O. **The Diversity of life**. Cambridge: Harvard University Press, 1992 - 424 pag.

CAPÍTULO 1

MODIFICAÇÃO DO HABITAT NA FLORESTA AMAZÔNICA E A RELAÇÃO ENTRE AS FUNÇÕES AMBIENTAIS REALIZADAS PELOS SCARABAEINAE (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE)

RESUMO

A análise da perda da funcionalidade dos ecossistemas a partir de uma série de estudos individuais fornece uma compreensão mais ampla de como as atividades humanas podem influenciar a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas. Utilizando um mosaico vegetacional na Floresta Amazônica, que inclui florestas nativas, áreas em regeneração e sistemas agrícolas, nosso objetivo foi compreender a interdependência entre diferentes funções ambientais (remoção de fezes, revolvimento de solo e remoção de sementes) realizadas pelos escarabeíneos em diferentes sistemas de uso do solo, e verificar se o nível de correlação entre as funções ambientais se mantém com a modificação do habitat. As funções ambientais realizadas pelos escarabeíneos se iniciam como uma função de consumo (remoção de fezes), que acaba por gerar um subproduto ou função secundária, como a dispersão de sementes e o revolvimento de solo. Devido à relação entre remoção de fezes com a dispersão de sementes e com o revolvimento de solo, essas funções ambientais são encontradas se correlacionando. No entanto, há uma quebra das correlações entre as funções ambientais avaliadas com o aumento do distúrbio. Mesmo em áreas mais conservadas, como florestas secundárias, as correlações são rompidas, o que se intensifica com o aumento do distúrbio como observamos em pastagem e agricultura. A perda da correlação entre as funções é preocupante, pois elas se complementam para a total funcionalidade dos ecossistemas, que pode entrar em um efeito cascata negativo se uma função é beneficiada e não pode ser completada por outra. Medir apenas uma função, dentre uma gama de funções que se complementam, deve ser avaliado com moderação, já que o aumento na realização de uma função ambiental pode mascarar um efeito negativo sobre outra, colocando em risco a manutenção de um ecossistema.

Palavras-chave: Floresta tropical. Funções ambientais. Perda de interação. Rola- bosta.

ABSTRACT

The analysis of the loss of ecosystem functionality from a series of individual studies provides a broader understanding of how human activities can influence the structure and functioning of ecosystems. Using a vegetation mosaic in the Amazon rainforest, which includes native forest, regeneration areas and agricultural systems, we aimed to understand the interdependence between different environmental functions (feces removal, soil revolvment and seed removal) carried out by dung beetles in different land use systems. , Also, we verified if the level of correlation between environmental functions remains stable after habitat modification. Environmental functions carried out by dung beetles start as a consumption function (feces removal), which ultimately generates a byproduct or secondary function, such as seed removal and soil revolvment. Due to the relationship between feces and seed removal, and soil revolvment, these environmental functions are found to correlate. However, there is a break of the correlations between environmental functions evaluated with the increase of the disturbance. Even in the most preserved areas like secondary forest, the correlations are disrupted, which intensifies with the increase of disturbance as observed for pastures and agriculture. The loss of correlation among functions is worrying as they complement each other to the full functionality of ecosystems, which can gets into a negative cascade effect if a function is processed but can not be completed by another. Measuring just one function of a range of functions that complement each other, should be evaluated with caution, since the increase in the fulfilment of an environmental function can mask a negative effect on another, thus endangering the maintenance of an ecosystem.

Keywords: Tropical forest. Environmental functions. Loss of interaction. Dung beetle.

1 INTRODUÇÃO

Algumas funções ambientais como: controle biológico, ciclagem de nutrientes, polinização, dispersão de sementes, manutenção e formação de solos, fixação de carbono, produção de oxigênio, despoluição de corpos d'água, balanço climático, entre tantas outras, são de extrema importância para a manutenção da vida na terra (DAILY et al., 1997). Não só em sistemas naturais, mas também em sistemas agrícolas, as funções ambientais são responsáveis pela geração e movimentação de grandes valores econômicos, que por vezes são negligenciados (COSTANZA et al., 1997). Existe uma necessidade crítica para a identificação e monitoramento das funções ecossistêmicas, tanto em escala local, como global (DAILY et al., 1997). O entendimento sobre o funcionamento dos ecossistemas irá ajudar na criação de novas políticas para a conservação e a sua negligência pode vir a comprometer a sustentabilidade do homem na biosfera (COSTANZA et al., 1997).

Apesar do crescente interesse sobre as funções ambientais, algumas questões ainda carecem de entendimento. Estudar as funções em paisagens que englobam um mosaico vegetacional com floretas nativas, áreas de regeneração e sistemas produtivos pode prover informações valiosas para a manutenção dos ambientes, já que essa é a realidade da maioria das paisagens. As funções ambientais devem ser avaliadas utilizando grupos de importância reconhecida na capacidade em realizar funções relevantes ao ecossistema, como é o caso dos besouros escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae) (BRAGA et al., 2012; GIRALDO et al., 2011; NICHOLS et al., 2008). A ciclagem de nutrientes, dispersão de sementes, bioturbação, polinização e controle biológico são alguns dos processos funcionais com os quais os escarabeíneos podem ser associados (NICHOLS et al., 2008).

Funções ambientais realizadas pelos escarabeíneos são de consumo (revolvimento de fezes) e geram como subproduto o revolvimento de solo e a dispersão secundária de sementes (NICHOLS; GARDNER, 2011). Devido a essa relação, a remoção de fezes correlaciona-se positivamente com a dispersão secundária de sementes e com o revolvimento de solo em gradientes ambientais de diferente natureza (BRAGA et al., 2012; GIRALDO, 2011; NICHOLS; GARDNER, 2011). Essa correlação entre as funções cria uma estabilidade e complementaridade nas funções realizadas pelos escarabeíneos. A consequência da quebra dessas correlações ainda é desconhecida.

Já se sabe que algumas características das espécies estão relacionadas com a realização das funções, e algumas se mostram mais importantes que outras; por exemplo, o tamanho do escarabeíneo está diretamente ligado à quantidade de fezes removidas por esse grupo (DANGLES, 2012; HORGAN, 2001; SLADE et al., 2007).

A análise da perda da funcionalidade dos ecossistemas a partir de uma série de estudos individuais fornece uma compreensão mais ampla de como as atividades humanas podem influenciar a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas (DIDHAM et al., 1996). Utilizando um mosaico vegetacional na Floresta Amazônica, que inclui florestas nativas, áreas em regeneração e sistemas agrícolas, nosso objetivo foi compreender a interdependência entre diferentes funções ambientais (remoção de fezes, revolvimento de solo e dispersão de sementes) realizadas pelos escarabeíneos em diferentes sistemas de uso do solo. Testamos também se o nível de correlação entre as funções ambientais se mantém com a modificação do habitat.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O estudo foi desenvolvido nos meses de abril a agosto de 2010 na região de Santarém (54°29'33.2 W, 2°44'19.11 S), localizada no estado do Pará, norte do Brasil. Essa região é formada pela microbacia do rio Curuá-Una que drena suas águas diretamente para o rio Amazonas (APÊNDICE A). O clima dominante na região é quente e úmido, e não está sujeito a mudanças significativas de temperatura segundo a classificação de Köppen. A temperatura média anual oscila entre 25° e 28°C, com umidade relativa do ar média anual de 86% e precipitação pluviométrica média anual de 1.920 mm.

As microbacias hidrográficas estudadas possuem um tamanho entre 5000-6000 ha, e foram inicialmente delineadas através de um modelo digital de elevação e SWAT (Soil and Water Assessment Tool) no ArcGIS 9.3 (ESRI, Redlands, CA, USA). Este foi o principal critério usado para selecionar as microbacias hidrográficas individuais, seguido pela cobertura florestal total e atual restante (ou inversamente, o histórico do desmatamento acumulado). A extensão do desmatamento está relacionada com muitos outros fatores incluindo: idade de ocupação, tipo de histórico de uso do solo, e estradas de acesso, bem como as variáveis biofísicas. Este trabalho faz parte do projeto “Sustentabilidade dos usos da terra na Amazônia Oriental – Rede Amazônia Sustentável (RAS)”, que foi executado em 18 microbacias, sendo que destas oito foram selecionadas para o nosso estudo (APÊNDICE A).

2.2 Amostragem

Traçados um mínimo de seis e um máximo de 10 transectos em cada microbacia (número proporcional ao tamanho da microbacia) com um total de 58 transectos (APÊNDICE B). As microbacias se encontravam separadas em no mínimo de 1500 m. Cada transecto tinha 300 m e recebeu três pontos de amostragem (0 m, 150 m e 300 m). Cada transecto encontrava-se separado por no mínimo 1 km. Foram amostrados quatro diferentes sistemas de uso do solo: floresta primária, floresta secundária, pastagem e agricultura mecanizada. Mais informações sobre o delineamento amostral pode ser adquirido em Gardner et al. (2013).

2.3 Arena de avaliação das funções ambientais

A arena de avaliação das funções ambientais foi composta por uma área delimitada por tela de nylon de 1.0 m de diâmetro e 0.20 m de altura. Na parte central da arena foi depositada 200 g de fezes (80% humanas e 20% de porco) misturadas a sementes mímicas de tamanhos conhecidos. A semente mímica trata-se de uma esfera de material inerte que simula em tamanho e peso uma semente natural. O uso de sementes mímicas é corriqueiro em estudos de dispersão de sementes por Scarabaeinae (ANDRESEN, 1999; VULINEC, 2002) e tem como grande vantagem a possibilidade de padronização metodológica, além da redução de riscos de destruição do experimento por parte de predadores de sementes. Foram utilizados três tamanhos de diâmetros de sementes mímicas, classificados como pequeno (0.35cm), médio (0.86cm) e grande (1.55cm). Para cada tamanho de semente definimos uma quantidade utilizada para a porção de fezes, sendo 50 sementes pequenas, 20 médias e 10 grandes (detalhes ver BRAGA et al., 2013).

As funções ambientais executadas pelos escarabeíneos que avaliamos nesse experimento foram: remoção de fezes, revolvimento do solo e dispersão secundária de sementes. Para avaliar a quantidade de fezes removida pelos escarabeíneos, pesamos a massa restante após 24 horas de exposição à comunidade de besouros. Após este procedimento, iniciamos a recuperação das sementes restantes e, por diferença de peso, estimamos a quantidade de fezes removida. Contabilizamos o peso do solo revolvido no interior da arena como a capacidade de revolvimento de solo realizada pelos escarabeíneos. Foram consideradas sementes dispersadas todas aquelas não encontradas na massa fecal oferecida aos escarabeíneos após o período de 24 horas (ver BRAGA et al., 2013). A arena permaneceu no campo por um período de 24hs.

2.4 Análises estatísticas

2.4.1 Efeito do uso do solo sobre as funções ambientais

Para verificar o efeito do uso do solo sobre as variáveis: taxas de remoção de fezes, revolvimento de solo e dispersão de sementes mímicas de diferentes categorias (pequena, média e grande) utilizamos modelos lineares generalizados (GLMs), sendo as funções ambientais tratadas como variáveis resposta, e as diferentes categorias de uso do solo como variável determinante. Os dados de dispersão de sementes foram avaliados como proporção do total de sementes mímicas de cada tamanho oferecidas aos escarabeíneos e, por isso, utilizamos estrutura de erros binomiais por se tratarem de variáveis respostas representadas como proporções e quasi-Binomial quando foi detectada sobre ou subdispersão. Para as outras variáveis respostas utilizamos distribuição de erro do tipo Poisson ou quasi-Poisson quando foi detectada sobre ou subdispersão (CRAWLEY, 2002). Para avaliar as possíveis diferenças entre os diferentes

sistemas efetuamos contrastes de médias a 5 % de significância. Todos os GLMs foram submetidos á análise de resíduos para verificar a adequação da distribuição de erro (CRAWLEY, 2002). Essas análises foram realizadas no programa R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011).

2.4.2 Correlação entre as funções ambientais

Para testar a correlação entre as funções ambientais realizadas pelos escarabeíneos (remoção de fezes, revolvimento de solo, dispersão de sementes mímicas -pequena, média e grande) dentro de cada sistema de uso do solo realizamos correlações de Spearman a 5% de significância. As análises foram realizadas no programa estatístico BioEstat 5.0 (AYRES et al., 2007)

3 RESULTADOS

3.1 Efeito do sistema de uso do solo sobre as funções ambientais

A relação entre a quantidade de remoção de fezes e de solo revolvido apresentou resultados diferenciados em cada sistema. Entre os sistemas de uso do solo avaliados, as florestas primária e secundária, juntamente com as pastagens não se diferenciaram estatisticamente na taxa de remoção de fezes, apresentando os maiores valores. Em contraposição, a agricultura mecanizada se diferenciou dos demais sistemas apresentando o menor valor ($F_{3,54} = 2,79$; $p = 0,0491$; APÊNDICE D. A).

O revolvimento de solo foi maior em áreas de pastagem que se diferenciou dos outros sistemas. As áreas de floresta primária, secundária e agricultura mecanizada não se diferenciaram e apresentaram as menores taxas de revolvimento do solo ($F_{3,54} = 5,19$; $p < 0,01$, APÊNDICE D. A).

A dispersão de sementes pequenas foi maior na pastagem, seguida pela floresta primária e as menores taxas de dispersão foi na floresta secundária e agricultura mecanizada ($F_{3,54} = 4,91$; $p < 0,01$; APÊNDICE D. B). A taxa de dispersão de sementes médias foi maior na pastagem, seguida pela agricultura mecanizada e por último nas florestas primária e secundária ($F_{3,54} = 18,9$; $p < 0,001$; APÊNDICE D. B). Para a dispersão de sementes grandes, a pastagem e a agricultura tiveram as maiores taxas de dispersão, enquanto as menores taxas de dispersão foram encontradas nas florestas primária e secundária ($F_{3,54} = 7,02$; $p < 0,001$; APÊNDICE D. B).

3.2 Correlação entre as funções ambientais

Avaliando toda a paisagem a remoção de fezes teve uma correlação positiva com revolvimento de solo, dispersão de sementes pequenas, dispersão de sementes grandes, e não se correlacionou com a dispersão de sementes médias. O revolvimento de solo correlacionou-se positivamente com a dispersão de sementes pequenas, médias e grandes. A dispersão de sementes pequenas se correlacionou positivamente com dispersão de sementes média e grande. A dispersão de sementes médias correlacionou-se positivamente com a dispersão de sementes grandes (GRÁFICO 1).

Em áreas de floresta primária a remoção de fezes correlacionou-se positivamente com o solo revolvido, dispersão de sementes pequenas e médias, e não se correlacionou com dispersão de sementes grandes. O solo revolvido não se correlacionou com a dispersão de sementes média e grande. A dispersão de sementes pequenas correlacionou-se positivamente com dispersão de sementes médias e não ocorreu correlação com a dispersão de sementes grandes. A dispersão de sementes médias se correlacionou positivamente com dispersão de sementes grandes (GRÁFICO 2).

Em áreas de floresta secundária ocorreu correlação apenas entre o revolvimento de solo e a dispersão de sementes médias e grandes, dispersão de sementes médias e pequenas e entre dispersão de sementes médias e grandes (GRÁFICO 3). Em áreas de pastagem houve correlação apenas entre dispersão de sementes pequenas e médias, e entre dispersão de sementes médias e grandes (GRÁFICO 4). Em áreas de agricultura mecanizada ocorreu correlação apenas entre solo revolvido e dispersão de sementes grandes, e entre dispersão das sementes de todos os tamanhos (GRÁFICO 5).

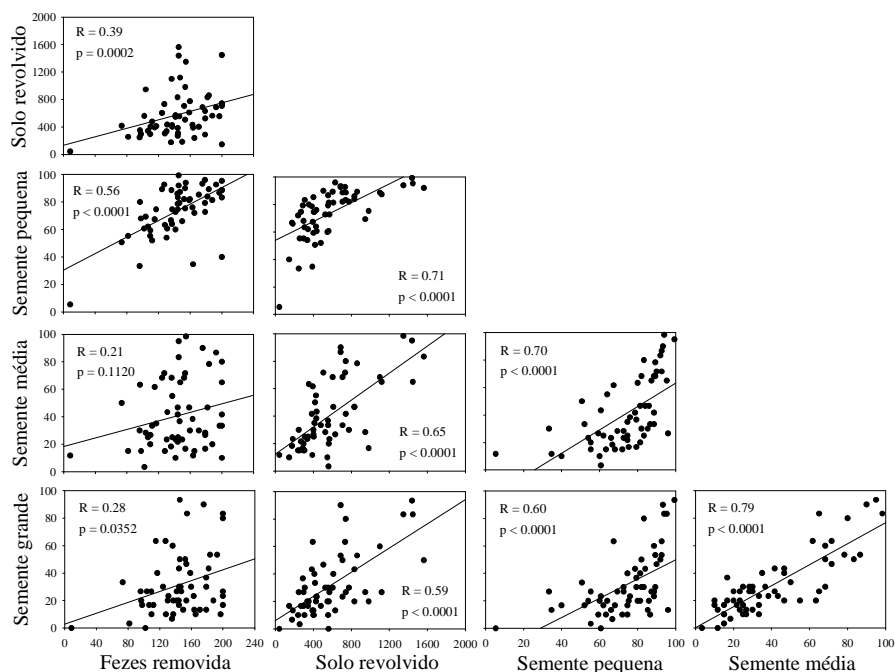


Gráfico 1 Correlações de Spearman a 5% de significância entre as funções ambientais (dispersão de sementes pequenas, médias e grandes (%), solo revolvido (g.) e fezes removidas (g)) realizada pelos besouros escarabeíneos na paisagem avaliada que abordou os seguintes sistemas de uso do solo, floresta primária, floresta secundária, pastagem e agricultura mecanizada, Santarém, Pará, Brasil.

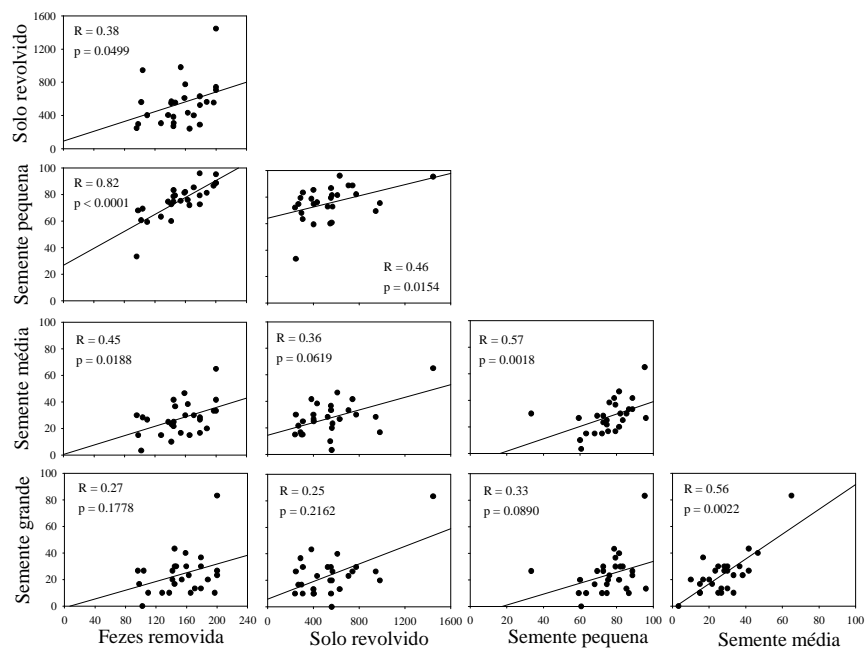


Gráfico 2 Correlações de Spearman a 5% de significância entre as funções ambientais (dispersão de sementes pequenas, médias e grandes (%), solo revolvido (g.) e fezes removidas (g)) realizada pelos besouros escarabeíneos em áreas de floresta primária, Santarém, Pará, Brasil.

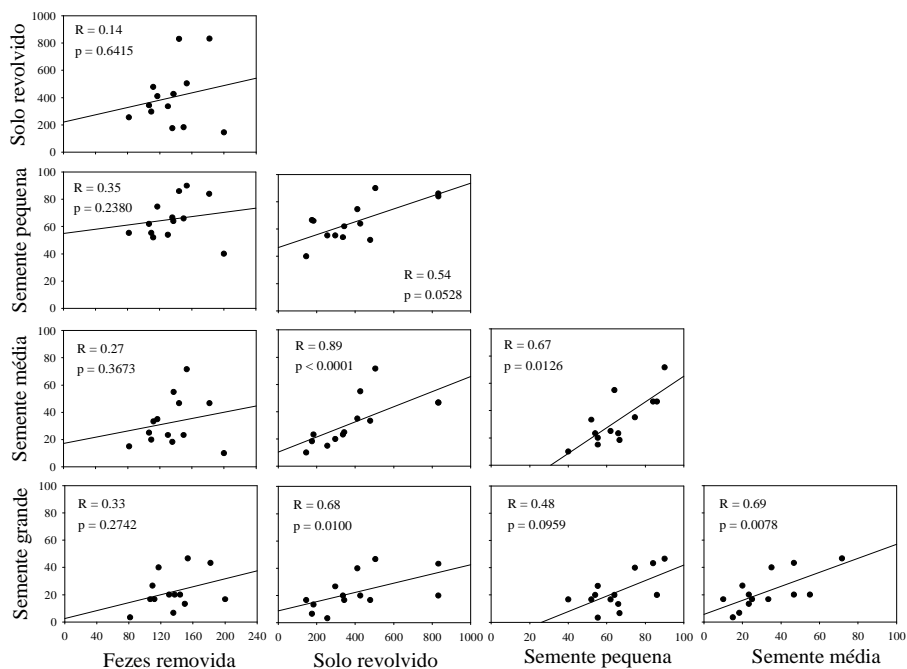


Gráfico 3 Correlações de Spearman a 5% de significância entre as funções ambientais (dispersão de sementes pequenas, médias e grandes (%), solo revolvido (g.) e fezes removidas (g)) realizada pelos besouros escarabeíneos em áreas de floresta secundária, Santarém, Pará, Brasil.

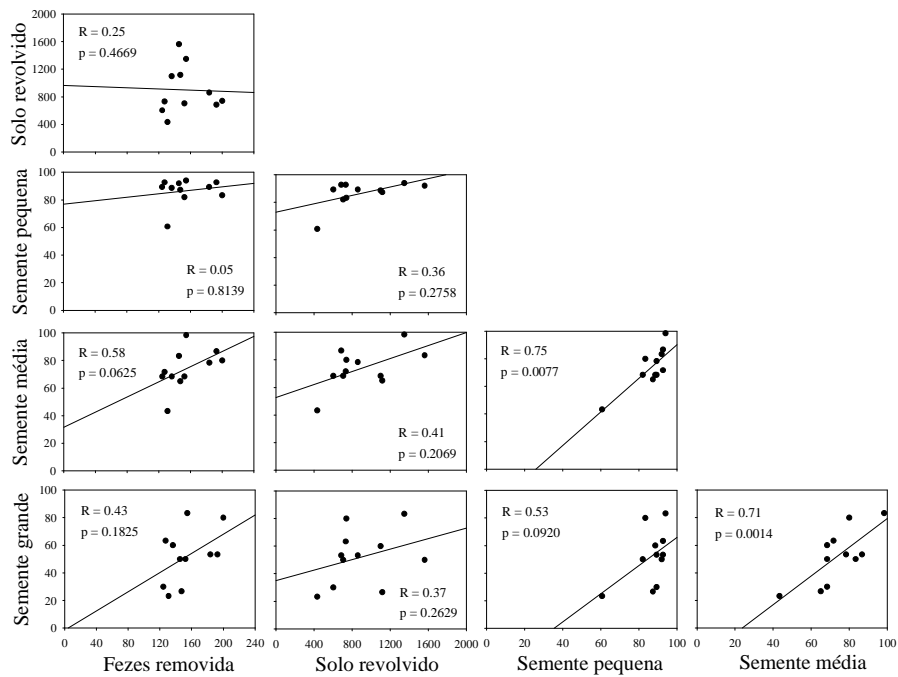


Gráfico 4 Correlações de Spearman a 5% de significância entre as funções ambientais (dispersão de sementes pequenas, médias e grandes (%), solo revolvido (g.) e fezes removidas (g)) realizada pelos besouros escarabeíneos em áreas de pastagem, Santarém, Pará, Brasil.

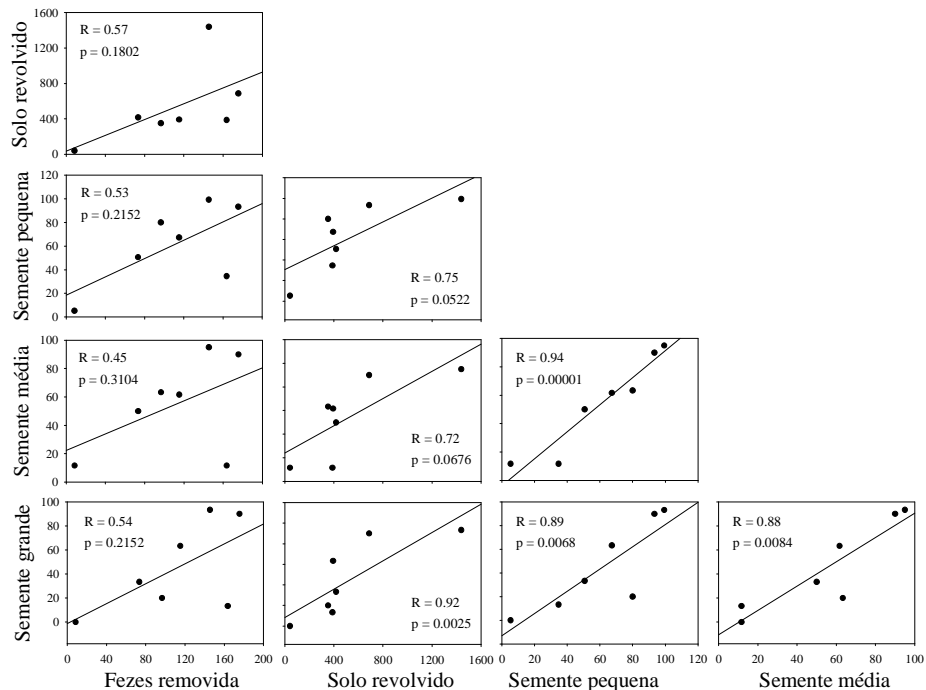


Gráfico 5 Correlações de Spearman a 5% de significância entre as funções ambientais (dispersão de sementes pequenas, médias e grandes (%), solo revolvido (g.) e fezes removidas (g)) realizada pelos besouros escarabeíneos em áreas de agricultura mecanizada, Santarém, Pará, Brasil.

4 DISCUSSÃO

4.1 Efeito do sistema de uso do solo sobre as funções ambientais

Diferente do que era esperado, nosso trabalho mostrou que no geral o distúrbio no habitat não teve efeito negativo sobre as funções desempenhadas pelos escarabeíneos. Outros trabalhos mostram resultados diferentes dos nossos (BRAGA et al., 2013; SLADE et al., 2007; SLADE; MANN; LEWIS, 2011), onde a intensidade do distúrbio afeta negativamente a realização das funções ambientais. Parte do efeito negativo que o distúrbio causa sobre as funções está associado aos impactos sofridos pela comunidade de escarabeíneos. A perda de espécies, a redução na abundância e biomassa dos escarabeíneos (BRAGA et al., 2012; GIRALDO et al., 2011) são alguns dos fatores que podem influenciar a perda das funções. Entretanto, características das espécies como tamanho e grupo funcional a que pertencem são os principais fatores associados a realização das funções (BARRAGÁN et al., 2011; DANGLES, 2012; HORGAN, 2001; SLADE et al., 2007).

Espécies de escarabeíneos de tamanho grande são as mais sensíveis e as primeiras a sofrerem declínios em sua abundância em decorrência da perda de habitat (GARDNER et al., 2008; SLADE, 2007). Isso não parece ser uma regra, já que algumas espécies podem ser beneficiadas pela existência de ambientes abertos, como pastagens e savanas (DAVIS et al., 2001; ESCOBAR, 2004; ESCOBAR et al., 2008). Escarabeíneos de tamanho médio a grande, como *Diabroctis mimas* (Linnaeus, 1758) e *Dichotomius nisus* (OLIVIER, 1789), foram encontrados em maior abundância nas áreas com grande distúrbio antrópico, como agricultura mecanizada e pastagens (APÊNDICE C). Além disso, em áreas que sofreram distúrbios, alguns grupos funcionais podem

compensar a perda de outros na realização das funções quando têm sua abundância elevada (SLADE, 2007).

Em outro estudo, áreas de pastagem na Amazônia ocidental tiveram suas funções executadas pelos escarabeíneos reduzidas ao extremo (BRAGA et al., 2013; KORASAKI et al. 2013). Nossas áreas estão localizadas na Amazônia oriental e sua proximidade com áreas de savana intra-amazônica pode ter beneficiado o estabelecimento de espécies de pastagem nessas áreas, já que são áreas naturalmente abertas. Um exemplo disso são as espécies encontradas com abundância elevada em áreas de pastagem se comparadas com áreas de floresta, como *D. nesus*, que possui tamanho médio (importante para execução de funções), *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787), *Ontherus appendiculatus* (Mannerhein, 1829), *Trichillum externepunctatum* (Borre, 1880) e *Pseudocanthon aff. xanthurum* (Blanchard, 1843) (APÊNDICE C). Todas essas espécies foram bem representativas nas áreas de savana intra-amazônica (MATAVELLI; LOUZADA, 2008).

Digitonthophagus gazella é uma espécie africana que pode ter contribuído significativamente para o aumento das funções nas áreas de maior distúrbio, já que foi introduzida no Brasil (BIANCHIN et al., 1998; MIRANDA; SANTOS; BIANCHIN, 1998) e em outras partes do mundo (BORNEMISSZA, 1976; FINCHER et al., 1983; HARRIS et al., 1982, ZUNINO; BARBERO, 1993) por sua reconhecida eficiência na realização das funções ambientais, principalmente enterrio de esterco.

4.2 Perda da relação entre as funções com o aumento do distúrbio

As funções ambientais realizadas pelos escarabeíneos como o revolvimento de solo e dispersão de sementes é um subproduto da remoção de fezes (NICHOLS; GARDNER, 2011). Devido a essa relação entre remoção de

fezes e dispersão de sementes e revolvimento de solo, essas funções ambientais são encontradas se correlacionando (BRAGA et al., 2012; GIRALDO et al., 2011). Essa correlação entre as funções pode ser observada em nossos resultados, onde na análise geral da paisagem apenas a dispersão de sementes médias não se correlacionou com as fezes removidas, e dentro de áreas de floresta primária não ocorreu correlação entre a dispersão de sementes grandes e a quantidade de fezes removida, revolvimento de solo e dispersão de sementes pequenas.

Ocorreu uma quebra das correlações entre as funções ambientais avaliadas com o aumento do distúrbio. Mesmo em áreas mais conservadas como a floresta secundária, as correlações são rompidas, o que se intensifica com o aumento do distúrbio, como observamos em pastagem e agricultura. Mesmo sendo a dispersão de sementes e o revolvimento do solo subprodutos da remoção de fezes, outros fatores também agem de maneira direta e indireta sobre a realização das funções. A desestabilização da comunidade dos escarabeíneos através da redução na abundância, biomassa e grupos funcionais (BARRAGÁN, 2011; BRAGA et al., 2013; SLADE, 2007) e mudanças na estrutura do ambiente (densidade de árvores, abertura de dossel, densidade do solo e raízes finas) (BRAGA cap. 2) são fatores que estão relacionados com a alteração no perfil das funções realizadas no sistema.

Uma comunidade que após um distúrbio perde um grupo funcional como os enterradores (ou sofre declínio na sua abundância), e por outro lado têm a abundância de residentes (endocoprídeos) elevada, provavelmente sofreria uma perda da relação entre a remoção de fezes e a dispersão de sementes e o revolvimento do solo. Com isso, as fezes poderiam ser removidas, e pouco efeito teria sobre a dispersão de sementes e revolvimento do solo.

4.3 Impactos da perda da correlação entre as funções ambientais

Os escarabeíneos executam funções importantes no ecossistema como: ciclagem de nutrientes, aeração do solo, dispersão secundária de sementes, controle de parasitas e polinização (NICHOLS et al., 2008). Se um aumento de fezes removidas não está associado ao revolvimento do solo, processos como a aeração do solo e infiltração de água associadas ao enterrio de fezes (MIRANDA, 2006) podem estar comprometidos. A junção dessas duas funções está relacionada ao aumento da altura das plantas (GALBIATI et al., 1995; KABIR et al., 1985), biomassa de plantas acima do solo (BANG et al., 2005; LASTRO, 2006) e a produção de grãos (KABIR et al., 1985). Devido ao grande benefício que a junção dessas funções fornecem às plantas, provavelmente impactos negativos sobre os escarabeíneos possam estar afetando negativamente o estabelecimento e desenvolvimento das plântulas.

A dispersão de sementes realizadas pelos escarabeíneos é involuntária, já que as sementes presentes nas fezes não passam de contaminantes e ocupam o espaço de mais fezes, que poderiam ser consumidas pelas suas larvas (NICHOLS et al., 2008). Alguns besouros acabam por remover as sementes das bolas de fezes e as abandonam na superfície ou em seus túneis (ANDRESEN; FEER, 2005). A perda da correlação entre a remoção de fezes e a dispersão de sementes pode levar à perda também de várias vantagens desse processo como: a redução de ataque nas sementes por predadores e patógenos (ANDRESEN, 1999; ANDRESEN; LEVEY, 2004; CHAMBERS; MACMAHON, 1994; ESTRADA; COATES-ESTRADA, 1991), direcionamento das sementes para microclimas favoráveis à germinação e emergência (ANDRESEN; LEVEY, 2004), e separação das sementes o que leva à redução na mortandade por competição (ANDRESEN; FEER, 2005; LAWSON et al. 2012).

Vários desses processos ecológicos, além de importantes nos ecossistemas naturais, também podem gerar benefícios econômicos, os chamados serviços ambientais (DE GROOT et al., 2002). A perda da correlação entre as funções pode levar a uma perda na capacidade de recuperação das florestas e na funcionalidade dentro dos sistemas produtivos, acarretando baixa produtividade e prejuízos econômicos aos produtores. Por isso, mais estudos que possam detalhar não só a perda das funções, mas também como as correlações entre elas se comportam, é de extrema importância para a conservação e manutenção tanto de áreas naturais como dos sistemas de produção.

5 CONCLUSÃO

A perda da correlação entre as funções é preocupante, pois elas se complementam para a total funcionalidade dos ecossistemas. Áreas de florestas primária mantêm essas correlações, no entanto, estas são perdidas conforme a simplificação do habitat. Os benefícios das funções ambientais realizadas pelos escarabeíneos diminuem conforme essas funções deixam de se correlacionar, pois entre elas existe complementaridade. Medir apenas uma função de um gama de funções que se complementam deve ser avaliado com moderação, já que o aumento na realização de uma função ambiental pode mascarar um efeito negativo sobre outra, colocando em risco a manutenção de um ecossistema.

REFERÊNCIAS

ANDRESEN, E; FEER, F. The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. In: Forget, PM, Lambert, J E, Hulme, PE, Vander Wall, SB. (eds.). **Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment**, Wallingford: Cabi Publishing, 2005. p. 331-349.

ANDRESEN, E.; LEVEY, D.J. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. **Oecologia**, New York, v. 139, n.1,p. 45-54, Jan. 2004.

AYRES, M.; AYRES JÚNIOR, M.; AYRES, D. L.; SANTOS, A. A. BioEstat: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biomédicas. **Sociedade Civil Mamirauá**, Belém, v.5, p. 324, 2007

BANG, H.S.; LEE, J.H.; KWON, O.S.; NA, Y.E.; JANG, Y.S.; KIM, W.H. Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil. **Applied Soil of Ecology**, Amsterdam, v.29, n.2, 165-171, June 2005.

BARRAGÁN, F.; MORENO, C.E.; ESCOBAR, F.; HALFFTER, G.; NAVARRETE, D. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. **PlosOne**, Hidalgo, v. 3, 2011. doi:10.1371/journal.pone.0017976

BIANCHIN, I.; ALVES, R. G.O.; KOLLER, W. Efeito de carrapaticidas/ inseticidas "pour on" sobre adultos de besouro coprófago africano *Onthophagus gazella* Fabr. (Coleoptera. Scarabaeidae). **Anais da Sociedade Entomologica do Brasil**, São Paulo, v. 27, 3, p. 275-279, set. 1998.

BORNEMISSZA, G. E. The Australian dung beetle project 1965-1975. **Australian Meat Research Committee Review**, Victoria, v. 30, n.1, p. 1-30. 1976.

BRAGA, R. F.; KORASAKI, V.; AUDINO, L.; LOUZADA, J. Are Dung Beetles Driving Dung-Fly Abundance in Traditional Agricultural Areas in the Amazon? **Ecosystems**, Nova Iorque, v.15, n. 7, p.1173-1181, Nov. 2012.

BRAGA, R.F.; KORASAKI, V.; ANDRESEN, E.; LOUZADA, J. Dung beetle community and functions along a habitat-disturbance gradient in the Amazon: a rapid assessment of ecological functions associated to biodiversity. **PlosOne**. San Francisco, v. 8, n. 2, p.57786, Feb. 2013. doi:10.1371/ journal.pone.0057786, 2013.

CHAMBERS, J. C.; MACMAHON, J. A. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, 25, 263–293. 1994.

COSTANZA, R.; D'ARGE, R.; GROOTM R.; FARBER, S.; GRASSO, M.; HANNON, B.; LIMBURG, K.; NAEEM, S.; O'NEILL, R. V.; PARUELO, J.; RASKIN, R. G.; SUTTON, P.; VAN DEN BELT, M. The value of the world's ecosystem services and natural capital. **Nature**, London, v.387, n. 6630, p. 253 – 260, May 1997.

CRAWLEY, M. J. **Statistical computing**: an introduction to data analysis using s-plus. London: J. Wiley, 2002. p. 761.

DAILY, G.C.; ALEXANDER, S. E.; EHRLICH, P. R.; GOULDER, L. H.; LUBCHENCO, J.; MATSON, P. A.; MOONEY, H. A.; POSTEL, S.; SCHNEIDER, S. H.; TILMAN, D.; WOODWELL, G. M. Ecosystem services: benefits supplied to human societies by natural ecosystems.. **Issues in Ecology**, Massachusster, v. 2, p. 1–16, 1997.

DANGLES, O.; CARPIO, C.; WOODWARD, G. Size-dependent species removal impairs ecosystem functioning in a large-scale tropical field experiment. **Ecology**, Washington, v.93, n.12, p.2615-2625, Dec. 2012.

DAVIS, A. J.; HOLLOWAY, J. D.; HUIJBREGTS, H.; KRIKKEN, J.; KIRK-SPRIGGS, A. H.; SUTTON, S. L. Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 38, n. 3, p. 593-616, June. 2001

DIDHAM, R. K.; GHAZOUL, J.; STORK, N. E.; DAVIS, A. J. Insects in fragmented forests: A functional approach. **Trends in Ecology & Evolution**, London, v.11, n.6,p. 255-260, June 1996.

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

ESCOBAR, F.; HALFFTER, G.; SOLÍS, Á.; HALFFTER, V.; NAVARRETE, D. Temporal shifts in dung beetle community structure within a protected area of tropical wet forest: a 35-year study and its implications for long-term conservation. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 45, n. 6, p. 1584-1592, Dec. 2008.

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

FINCHER, G. T.; STEWART, T. B.; HUNTER III, J. S. The distribution of *Onthophagus gazella* Fabricius from releases in Texas and *Onthophagus taurus* Schreber from an unknown release in Florida (Coleoptera. Scarabaeidae). **Coleopterists Bulletin**, Washington, v. 37, n. 2, p.159-163, 1983.

GALBIATI, C.; BENSI, C.; CONCEIÇÃO, C. D. C.; FLORCOVSKI, J. L.; CALAFIORI, M. H. Estudo comparativo entre besouros do esterco *Dichotomius analypticus* (Mann, 1829) e *Onthophagus gazella* (F.), sobre as pastagens, em condições brasileiras. **Ecossistema**, Espírito Santo do Pinhal, v.20, p.109-118. 1995.

GARDNER, T. A. et al. A social and ecological assessment of tropical land-uses at multiple scales: the Sustainable Amazon Network. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B**, London, v.368, n. 1619, p. 20120166-20120166, June, 2013.

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

GIRALDO, C.; ESCOBAR, F.; CHARÁ, J. D.; CALLE, Z. The adoption of silvopastoral systems promotes the recovery of ecological processes regulated by dung beetles in the Colombian Andes. **Insect Conservation and Diversity**, Malden, v.4, n.2, p.115–122, May 2011.

GROOT, R. S. de; WILSON, M. A.; BOUMANS, R. M. J. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. **Ecological Economics**, Amsterdam, v. 41, n.3, p. 393– 408, June 2002.

HARRIS, R. L.; ONAGA, K.; BLUME, R. R.; ROTH, J. P.; SUMMERLIN, J. W. Survey of beneficial insects in undisturbed cattle droppings on Oahu, Hawaii. **Proceedings of the Hawaiian Entomological Society**, Wallingford, v.24, n.1, p.91-95, 1982.

HORGAN, F.G. Burial of bovine dung by coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) from horse and cow grazing sites in El Salvador. **European Journal of Soil Biology**, Paris, v.37, n.2, p.103–111, Apr. 2001.

KABIR, S. M. H.; HOWLADER, J. A.; BEGUM, J. Effect of dung beetle activities on the growth and yield of wheat plants. **Bangladesh Journal of Agriculture**, Dhaka, v. 10, p. 49–55, 1985.

KORASAKI, V.; BRAGA, R. F.; ZANETTI, R.; MOREIRA, F. S. M.; MELLO, F. Z.V. de; LOUZADA, J. Conservation value of alternative land-use systems for dung beetles in Amazon: valuing traditional farming practices. **Biodiversity and Conservation**, v. 22, n. 6-7, p. 1485-1499, June 2013. doi 10.1007/s10531-013-0487-3.

LASTRO, E. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae and Geotrupidae) in North Carolina Pasture Ecosystems. 2006. p. 121. Thesis (Master of Science - Entomology) - North Carolina State University, Raleigh, North Carolina, 2006.

LAWSON, C. R.; MANN, D. J.; LEWIS, O. Dung beetles reduce clustering of tropical tree seedlings. **Biotropica**, St. Louis, v.44, n.3, p.271-275, Sept. 2012.

MATAVELLI, R. A.; LOUZADA, J. N. C. Invasion of intra-Amazonian savannas by the dung beetle *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae). **Acta Amazônica**, Manaus, v. 38, n.1, p. 153-158, mar. 2008.

MIRANDA, C. H. B. Contribucion del escarabajo estercolero africano en la mejoría de la fertilidad del suelo. In: SIMPOSIO INTERNACIONAL DE GERACION DE VALOR EN LA PRODUCCION DE CARNE, 1., 2006, Medellin. **Memorias...** Medellin: Universidade CES, 2006. p. 187-200.

MIRANDA, C. H. B.; SANTOS, J. C. C.; BIANCHIN, I. Contribuição de *Onthophagus gazella* à melhoria da fertilidade do solo pelo enterrio de massa fecal bovina fresca. **Revista Brasileira Zootecnia**, Viçosa, MG, v. 27, n. 5, p. 681-685, out. 1998.

NICHOLS, E ; GARDNER, T. A. Dung beetles as a candidate study taxon in applied biodiversity conservation research. In: SIMMONS, L. W.; RIDSDILL-SMITH, J. (Org.). **Dung beetle ecology and evolution**. New York: Wiley-Blackwell, 2011.

NICHOLS, E.; SPECTOR, S.; LOUZADA, J.; LARSEN, T.; AMEZQUITA, S.; FAVILA, M.E. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabeinae dung beetles. **Biological Conservation**, Essex, v. 141, n. 6, p. 1461-1474, June 2008.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R**: a language and environment for statistical 4 computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2011. Disponível em: < <http://www.R-project.org/>>. Acesso em: 13 Apr. 2011.

SLADE, E. M.; DARREN, J. M.; VILLANUEVA, J. F.; LEWIS, O. T. Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 76, n. 6, p. 1094–1104, Nov. 2007.

SLADE, E.M.; MANN, D.J.; LEWIS, O.T. Biodiversity and ecosystem functions of tropical forest dung beetles under contrasting logging regimes. **Biological Conservation**, Oxford, v. 144, n.1,p. 166- 74, Jan. 2011.

VULINEC, K. Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and 19 disturbed land in Amazonia. **Biotropica**, St Louis, v. 34, n.2,p.297-309, June, 2002.

ZUNINO, M.; BARBERO, E. Escarabajos, ganado, pastizales: algunas consideraciones deontológicas. **Folia Entomológica Mexicana**, México, v.87, n.1, p. 95-101, 1993.

CAPÍTULO 2

SIMPLIFICAÇÃO DO HABITAT NA RELAÇÃO ENTRE FUNÇÕES AMBIENTAIS E MÉTRICAS DA COMUNIDADE DE ESCARABEÍNEOS (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE)

RESUMO

As características funcionais das espécies são bons preditores que nos mostram individualmente o efeito de um organismo nas funções realizadas no ambiente. O objetivo desse trabalho foi determinar quais parâmetros da comunidade de escarabeíneos são mais eficientes para explicar a realização das funções ambientais. Este estudo foi desenvolvido em quatro diferentes sistemas de uso do solo na Floresta Amazônica e avaliou o efeito da riqueza, biomassa, abundância, grupos funcionais e índices de diversidade funcional sobre as funções ambientais realizadas pelos escarabeíneos (remoção de fezes, dispersão de sementes e revolvimento de solo). Nossos resultados mostraram que os índices de diversidade funcional “FDc, FRic, FEve, FDiv e FDis”, não são muito eficientes em prever as funções ambientais. Outros parâmetros da comunidade, como o grupo funcional, foram os mais eficientes para explicar a realização das funções, superando também o poder de explicação da riqueza, da biomassa e da abundância, que se mostraram relevantes apenas quando consideramos essas características dentro do grupo funcional. Acreditamos que o desenvolvimento e o aprimoramento de técnicas que sejam capazes de mensurar de maneira mais precisa as funções ambientais são de extrema importância. Contrapor esses resultados com os índices a fim de se criar uma forma precisa de avaliar a funcionalidade dos sistemas através de índices de diversidade funcional será útil para obter uma metodologia calibrada que possa prever o funcionamento do ecossistema.

Palavras-chave: Besouro rola-bosta. Diversidade funcional. Perda da diversidade. Scarabaeinae.

ABSTRACT

Species functional traits are good predictors that demonstrate the individual effect of an organism on the functions carried out in the environment. The goal of this work was to determine which parameters of the dung beetle community are most efficient to explain the fulfilment of environmental functions. This study was developed in four different land use systems in the Amazon rainforest. It evaluated the effect of richness, biomass, abundance, functional groups and functional diversity indexes on the environmental functions carried out by scarabaeidae (feces removal, soil revivification and seed removal). Our results showed that the functional diversity indexes "FDc, FRic, FEve, FDiv e FDis" are not very effective in predicting the environmental functions. Other parameters of the community like the functional group were the most effective in explaining the fulfilment of the functions, overcoming the explanatory power of richness, abundance and biomass which demonstrated to be relevant only when considered inside the functional groups. We believe that the development and improvement of techniques that are able to measure more accurately the environmental functions are extremely important. Contrasting these results with the indexes in order to create an accurate assessment of the functionality of the systems through functional diversity indexes will be useful to obtain a calibrated methodology that can predict the functioning of the ecosystem.

Keywords: Dung beetle. Functional diversity. Loss of diversity. Scarabaeinae.

1 INTRODUÇÃO

A avaliação dos impactos nos ecossistemas causados pelo homem através da perda de espécies já é utilizada há muito tempo, mas as respostas que as espécies podem prover sobre um determinado distúrbio podem ser mais completas se avaliarmos a perda da sua funcionalidade nos ecossistemas (DÍAZ; CABIDO, 2001; HILLEBRAND; MATTHIESSEN, 2009; HOOPER et al., 2005; TILMAN, 2001).

As funções ambientais promovidas pelas espécies são indispensáveis para a manutenção dos ecossistemas, além de prover recursos indispensáveis para a sobrevivência humana (DAYLE et al., 1997). O estudo da relação entre a biodiversidade e suas funções nos ecossistemas pode ser fundamental para prever o estado ecológico e econômico das atividades humanas no meio ambiente (ARMSWORTH et al., 2007).

As características funcionais das espécies são bons preditores que nos mostram individualmente o efeito de um organismo nas suas funções associadas realizadas no ambiente. O conjunto dessas características podem ser medidas como a diversidade funcional de uma comunidade, e estas vêm sendo utilizadas para prever os impactos sobre a funcionalidade dos ecossistemas com a perda das espécies (BARRAGÁN et al., 2011; BATALHA et al., 2010; CASANOVES et al., 2011; CORNELISSEN et al., 2003; HILLEBRAND; MATTHIJSSEN, 2009).

Recentemente vários autores propuseram índices de diversidade funcional que através das características das espécies fossem capazes de avaliar a diversidade funcional de uma população ou comunidade de organismos (LALIBERTÉ; LEGENDRE, 2010; MASON et al., 2005; PETCHEY; GASTON, 2002, 2006; RICOTTA, 2005; VILLÉGER et al., 2008; WALKER et al., 1999). Devido ao crescente número de índices sendo propostos, estudos vêm

sendo realizados tentando prever os impactos de áreas modificadas sobre as funções ambientais baseadas nesses índices (BARRAGÁN et al 2011; BATALHA et al., 2010; DÍAZ et al., 1999; FLYNN et al., 2009; LALIBERTÉ et al., 2010).

A decisão pela utilização de um índice de diversidade funcional deve estar relacionada com as funções ambientais que se pretende avaliar (CASANOVA et al., 2011), e a espécie utilizada deve prover relevante capacidade em realizar as funções ambientais importantes ao ecossistema. Os besouros escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) possuem enorme importância ecológica nos ambientes que estão presentes, pois participam de processos ecológicos importantes (NICHOLS et al., 2008). Dentre as funções ecológicas realizadas pelos escarabeíneos, destacam-se aquelas de maior interesse humano, como ciclagem de nutrientes, pedoturbação, controle de moscas e dispersão secundária de sementes (HALFFTER; EDMONDS, 1982; NICHOLS et al., 2008).

Devido as diferentes características comportamentais de alocação de recurso adotadas por esses besouros (telecoprídeos, paracoprídeos e endocoprídeos) várias funções são exercidas, como remoção de fezes, revolvimento de solo, dispersão secundária de sementes, entre outras. Os besouros paracoprídeos (escavadores) enterram bolas de excremento em câmaras abaixo ou adjacente ao depósito de fezes, em estreita proximidade. Os telecoprídeos (roladores) transportam bolas de excremento a distâncias que vão de alguns centímetros até alguns metros da fonte inicial do recurso. Os endocoprídeos (residentes) vivem dentro ou logo abaixo do recurso, sem aloca-los para longe do depósito de esterco (HALFFTER; EDMONDS, 1982).

A medição das características das espécies e o cálculo dos índices de diversidade funcional geram relevantes informações sobre a perda da funcionalidade de um ambiente (BARRAGÁN et al., 2011; BATALHA et al.,

2010; BRAGA et al., 2012; CASANOVES et al., 2011; DANGLES et al., 2012; REISS et al., 2011; SLADE, 2007). No entanto, a mensuração direta das funções ambientais realizadas em campo, apesar de mais difícil, pode nos prover informações mais valiosas não captadas nos índices de diversidade funcional.

A Floresta Amazônica é um dos ecossistemas mais importantes da terra, não só pela sua enorme diversidade biológica (MALHI et al., 2009; STONE et al., 2009), mas também por manter bens e serviços ecossistêmicos importantes com grande valor econômico e social (FOLEY et al., 2007; MYERS, 1997). Devido a importância desse ecossistema e da urgência em se prever as perdas das funções ambientais relacionadas com a perda de habitat e, conseqüentemente, de espécies (BARNOSKY et al., 2011; HAGEN et al., 2012), esse trabalho tem como objetivo responder as seguintes perguntas: (1) como as funções ambientais e parâmetros da comunidade de escarabeíneos (grupos funcionais, riqueza, biomassa e abundância) respondem ao processo de transformação do habitat em diferentes sistemas de uso do solo? (2) como se comportam cinco índices de diversidade funcional frente aos processos de transformação do habitat em diferentes sistemas de uso do solo? e, (3) quais parâmetros da comunidade de escarabeíneos e dos índices de diversidade funcional são mais relevantes para explicar a perda das funções ambientais em diferentes sistemas de uso do solo?

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

Este estudo foi desenvolvido nos meses de abril a agosto de 2010 na região de Santarém (54°29'33.2 W, 2°44'19.11 S), localizada no estado do Pará, norte do Brasil. Essa região é formada pela microbacia do rio Curuá-Una que drena suas águas diretamente para o rio Amazonas (APÊNDICE A). O clima dominante na região é quente e úmido, e não está sujeito a mudanças significativas de temperatura segundo a classificação de Köppen. A temperatura média anual oscila entre 25° e 28°C, com umidade relativa do ar média anual de 86% e precipitação pluviométrica média anual de 1.920 mm.

As microbacias hidrográficas estudadas (5000-6000 ha) foram inicialmente delineadas através de um modelo digital de elevação e SWAT (Soil and Water Assessment Tool) no ArcGIS 9.3 (ESRI, Redlands, CA, USA). Este foi o principal critério usado para selecionar as microbacias hidrográficas individuais, seguido pela cobertura florestal total atual restante (ou inversamente, o histórico do desmatamento acumulado). A extensão do desmatamento está relacionada com muitos outros fatores incluindo: idade de ocupação, tipo de histórico de uso do solo, e estrada de acesso, bem como variáveis biofísicas. Este trabalho faz parte do projeto “Sustentabilidade dos usos da terra na Amazônia Oriental – Rede Amazônia Sustentável (RAS)”, que foi executado em 18 microbacias, sendo que destas, oito foram selecionadas para o presente estudo (APÊNDICE A).

2.2 Amostragem

Foram traçados um mínimo de seis e um máximo de 10 transectos em cada microbacia (número proporcional ao tamanho da microbacia) com um total de 58 transectos (APÊNDICE B). As microbacias encontravam-se separadas em no mínimo de 1500 m. Cada transecto tinha 300 m e recebeu três pontos de amostragem (0 m, 150 m e 300 m). Cada transecto encontrava-se separado por no mínimo 1 km. Foram amostrados quatro diferentes sistemas de uso do solo: floresta primária, floresta secundária, pastagem e agricultura mecanizada. Mais detalhes do delineamento experimental podem ser adquiridos em Gardner et al. 2013.

2.3 Arena de avaliação de funções ambientais

A arena de avaliação das funções ambientais foi composta por uma área delimitada por tela de nylon de 1,0 m de diâmetro e 0.20 m de altura. Na parte central da arena foram depositadas 200 g de fezes (80% humanas e 20% de porco) misturadas a sementes mímicas de tamanhos conhecidos. A semente mímica trata-se de uma esfera de material inerte que simula em tamanho e peso uma semente natural. O uso de sementes mímicas é corriqueiro em estudos de dispersão de sementes por Scarabaeinae (ANDRESEN, 1999; VULINEC, 2002) e tem como grande vantagem a possibilidade de padronização metodológica e redução de riscos de destruição do experimento por parte de predadores de sementes. Foram utilizados três tamanhos de diâmetros de sementes mímicas, classificados como pequeno (0.35cm), médio (0.86cm) e grande (1.55cm). Para cada tamanho de semente foi definida uma quantidade utilizada para a porção de fezes, sendo 50 sementes pequenas, 20 médias e 10 grandes (detalhes ver BRAGA et al., 2013).

As funções ambientais avaliadas executadas pelos escarabeíneos foram: remoção de fezes, revolvimento do solo e dispersão secundária de sementes. Para avaliar a quantidade de fezes removida pelos escarabeíneos, a massa inicial depositada sobre o solo foi pesada após 24 horas de exposição à comunidade de besouros. Após este procedimento, iniciou-se a recuperação das sementes restantes e, por diferença de peso, estimou-se a quantidade de fezes removida. O peso da terra revolvida no interior da arena foi contabilizada como a capacidade de revolvimento de solo realizada pelos escarabeíneos. Foram consideradas sementes dispersadas todas aquelas não encontradas na massa fecal oferecida aos escarabeíneos após o período de 24 horas (ver BRAGA et al., 2013). A arena permaneceu no campo por um período de 24hs, e após esse período foram retiradas e no mesmo ponto foram instaladas armadilhas do tipo pitfall.

2.4 Amostragem dos escarabeíneos

A coleta dos escarabeíneos foi realizada com a utilização de armadilhas do tipo pitfall, composta de um recipiente plástico (19 cm de diâmetro; 11 cm de profundidade), contendo 250 ml de solução salina e detergente líquido a 1,5%, iscadas com 20g de fezes (80% porco e 20% humanas). Em cada ponto amostral foram instaladas três pitfalls a uma distância de 3 m, totalizando nove pitfalls por transecto e 504 pitfalls amostrados no total do experimento. Os pitfalls permaneceram no campo por um período de 48 horas. Os escarabeíneos coletados foram triados, montados e identificados ao menor nível taxonômico possível utilizando chaves de identificação e o apoio taxonômico do Dr. Fernando Zagury Vaz-de-Mello (FZVM). Os espécimes vouchers estão depositados nas coleções do Setor de Ecologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA) e da Seção de Entomologia da Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT).

2.5 Características funcionais dos escarabeíneos

Os escarabeíneos foram atribuídos aos grupos funcionais baseados em suas características funcionais de acordo com seu comportamento alimentar: endocoprídeo, paracoprídeo e telecoprídeo, e a sua biomassa: pequeno, médio e grande. Dessa forma formaram-se nove grupos: pequeno paracoprídeo (PP), médio paracoprídeo (MP), grande paracoprídeo (GP), pequeno telecoprídeo (PT), médio telecoprídeo (MT), grande telecoprídeo (GT), pequeno endocoprídeo (PE), médio endocoprídeo (ME) e grande endocoprídeo (GE).

Para determinar a biomassa dos escarabeíneos foram selecionados 20 indivíduos de cada espécie, que foram secos em estufa (70°C) até obter peso constante e, posteriormente, foram pesados em balança de precisão (0.0001g). Quando uma espécie não apresentava um máximo de 20 indivíduos todos os exemplares amostrados eram pesados. Foram considerados pequenos os escarabeíneos com biomassa inferior a 0.2g, médios com biomassa entre 0.2g e 0.6 g e grandes com biomassa superior a 0.6g. Apesar de ter usado o comprimento para determinar o tamanho dos escarabeíneos, Barragán e colaboradores (2011) sugerem que a biomassa seria uma das melhores formas de aferir sobre o tamanho dos mesmos.

2.6 Análises estatísticas

2.6.1 Efeito do sistema de uso do solo sobre as funções ambientais, riqueza, biomassa, abundância e índices de diversidade funcional de besouros escarabeíneos

Para verificar o efeito do uso do solo sobre as variáveis: taxas de remoção de fezes, revolvimento de solo, dispersão de sementes mímicas de diferentes

categorias (pequena, média e grande), riqueza, biomassa, abundância e índices de diversidade funcional de escarabéneos (FRic, FEve, FDiv, FDC, FDis) utilizaram-se modelos lineares generalizados (GLMs), sendo todas essas variáveis tratadas como resposta, e as diferentes categorias de uso do solo como variável determinante. Para a análise de dispersão de sementes mímicas utilizou-se estrutura de erros binomiais por se tratarem de variáveis respostas representadas como proporções e quasi-Binomial quando sobre ou subdispersão era detectada. Para as outras variáveis respostas foram utilizadas distribuições de erro do tipo Poisson ou quasi-Poisson quando sobre ou subdispersão era detectada (CRAWLEY, 2002). Para avaliar as possíveis diferenças entre os diferentes sistemas foram efetuadas análise de contraste. Todos os GLMs foram submetidos a análise de resíduos para verificar a adequação da distribuição de erro (CRAWLEY, 2002). Essas análises foram realizadas no programa R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2010).

2.6.2 Índices de diversidade funcional

Foi gerada uma matriz de presença e ausência das características funcionais (ver características funcionais acima) para que cada espécie fosse classificada qualitativamente por grupo funcional e, a partir disso, obter um valor quantitativo de diversidade funcional. Além das características funcionais, os índices foram gerados com base na biomassa e abundância total das espécies em cada ponto amostrado. Os índices funcionais avaliados foram: FRic, FEve, FDiv, FDC, FDis.

FRic – Riqueza funcional é formado pelo volume ocupado pela comunidade no espaço das características e pode ser comparado com “Convex Hull” (CORNWELL et al., 2006), que identifica as espécies com valores

extremos das características e estima o volume do corpo no hiperespaço (detalhes ver VILLÉGER et al., 2008).

FEve – Uniformidade funcional é a regularidade com que o espaço funcional é preenchido por uma espécie, utilizando a regularidade dos comprimentos do ramo da árvore em uma simetria mínima e equitatividade da abundância das espécies (detalhes ver VILLÉGER et al., 2008).

FDiv – Divergência funcional quantifica a dispersão dos valores das características em um espaço multivariado. Este índice apresenta uma versão “multitraits” do índice FDvar (MASON et al., 2005) e pode ser comparado ao reflexo de como se distribuem as abundâncias das espécies no espaço das características (detalhes ver VILLÉGER et al., 2008).

FDc – Índice de diversidade funcional baseado na comunidade. Este índice pode ser definido como a soma da longitude dos ramos do dendograma funcional elaborado através de uma análise de conglomerados. Nesta proposta de índice é somada a longitude dos ramos necessários para conectar as espécies presentes, excluindo a longitude do ramo requerido para conectar-se à raiz (Detalhes ver CIANCIARUSO et al., 2009; PETCHEY; GASTON, 2002, 2006).

FDis – A dispersão funcional é a distância média de cada espécie do centroide da comunidade no espaço das características, levando em conta a abundância para o cálculo do centroide (centroide ponderado) (detalhes ver LALIBERTÉ; LEGENDRE, 2010).

Para calcular os valores dos índices foi utilizado o programa estatístico FDiversity (CASANOVA et al., 2011).

2.6.3 Correlação entre funções ambientais e riqueza, biomassa, abundância e índices de diversidade funcional

Para testar a correlação entre as funções: remoção de fezes, revolvimento de solo, dispersão de sementes (pequena, média e grande), com os parâmetros da comunidade: riqueza, biomassa e abundância, além dos índices de diversidade funcional (FRic, FEve, FDiv, FDc, FDis) e abundância e biomassa de grupos funcionais de escarabeíneos foram realizadas correlações de Spearman a 5% de significância.

2.6.4 Efeito dos grupos funcionais sobre as funções ambientais

Para avaliar o efeito independente da abundância e biomassa dos grupos funcionais de escarabeíneos (PT = pequeno telecoprídeo, PP = pequeno paracoprídeo, PE = pequeno endocoprídeo, MT = médio telecoprídeo, MP = médio paracoprídeo, GT = grande telecoprídeo, GP = grande paracoprídeo) nas funções ecológicas: porcentagem de fezes removida, porcentagem de solo revolvido e sementes mímicas (semente pequena, média e grande) foi utilizado o método de Partição Hierárquica (CHEVAN; SUTHERLAND, 1991). Partição Hierárquica é uma técnica de regressão múltipla em que todos os possíveis modelos lineares são considerados em conjunto para identificar os fatores causais mais prováveis, fornecendo uma medida do efeito de cada variável que é em grande parte independente dos efeitos das outras variáveis (CHEVAN; SUTHERLAND, 1991; MAC NALLY, 2000). A significância do efeito independente foi calculada usando o teste de randomização com 500 interações (MAC NALLY, 2002). Partição Hierárquica e teste de randomização associado foram implementados usando o pacote hier.part disponível no programa estatístico R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2010).

Foi gerado um gráfico com a média do número de indivíduos e da biomassa dos sete grupos funcionais dentro de cada sistema de uso do solo avaliado.

3 RESULTADOS

Foram amostradas 81 espécies e 17444 indivíduos distribuídos em sete grupos funcionais. A maior riqueza de espécies foi encontrada em áreas de floresta primária, seguida por floresta secundária, pastagem e agricultura mecanizada com 71, 60, 21 e 17 espécies, respectivamente (APÊNDICE C). Todos os grupos funcionais estão presentes em áreas de floresta primária. Na floresta secundária, pastagem e agricultura mecanizada estão ausentes os grupos funcionais MT e GT (GRÁFICO 1).

3.1 Efeito do sistema de uso do solo sobre as funções ambientais

Entre as funções ambientais avaliadas, a remoção de fezes formou um grupo homogêneo com as maiores taxas de remoção na floresta primária e secundária, e pastagem, e outro com menor taxa de remoção na agricultura mecanizada ($F_{3,54} = 2.79$, $p = 0.0491$; APÊNDICE D. A). O revolvimento de solo foi maior em áreas de pastagem, e um grupo homogêneo foi formado entre áreas de floresta primária, secundária e agricultura mecanizada ($F_{3,54} = 5.19$, $p < 0.01$), com menor taxa de revolvimento (APÊNDICE D. A).

A dispersão de sementes pequenas ($F_{3,54} = 4.91$, $p < 0.01$, APÊNDICE D. B) foi maior na pastagem, seguida pela floresta primária e as menores dispersões foram na floresta secundária e agricultura mecanizada que não se diferenciaram. A taxa de dispersão de sementes média ($F_{3,54} = 18.9$, $p < 0.001$, APÊNDICE D. B) foi maior na pastagem, seguida pela agricultura mecanizada e por último nas florestas primária e secundária que não se diferenciaram. A taxa de dispersão de sementes grandes formou dois grupos, um grupo formado pela pastagem e agricultura mecanizada com as maiores taxas de dispersão, e outro

formado pela floresta primária e secundária com o menor valor de dispersão de sementes grandes ($F_{3,54} = 7.02$, $p < 0.001$, APÊNDICE D. B).

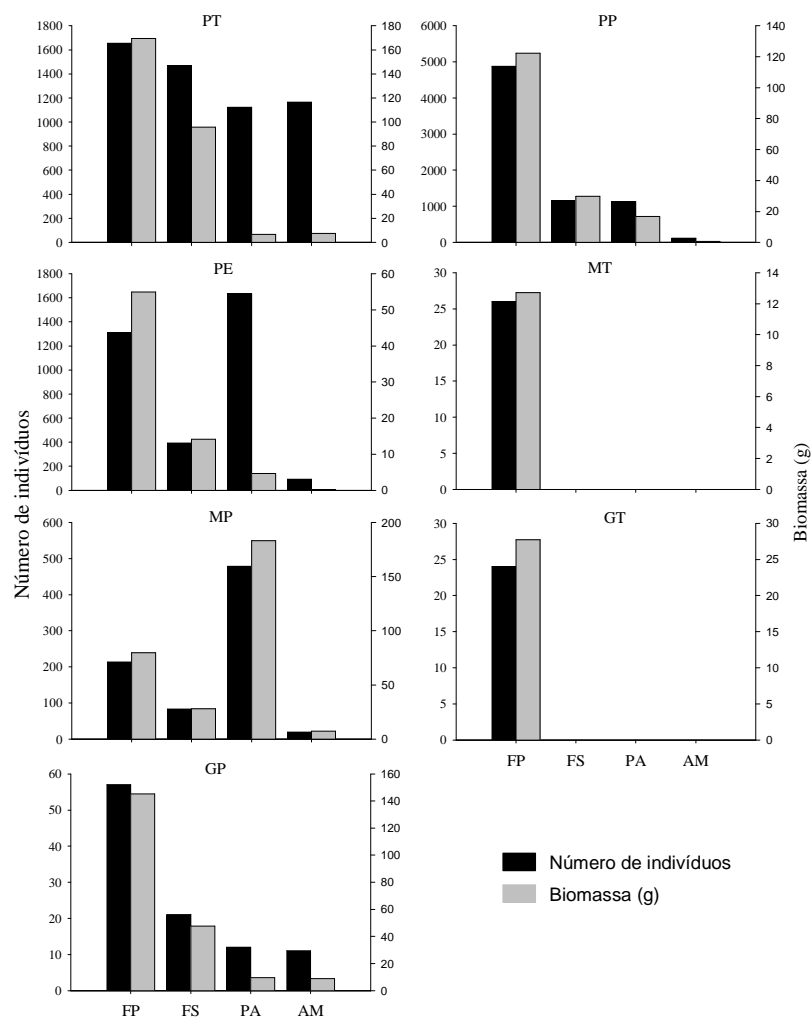


Gráfico 1 Número de indivíduos e biomassa (g) de sete guildas de besouros escarabeíneos, coletados em quatro sistemas de uso do solo em Santarém, Pará, Brasil. PT = pequeno telecoprídeo, PP = pequeno paracoprídeo, PE = pequeno endocoprídeo, MT = médio telecoprídeo, MP = médio paracoprídeo, GT = grande telecoprídeo, GP = grande paracoprídeo, FP = floresta primária, FS = floresta secundária, PA = pastagem, AM = agricultura mecanizada.

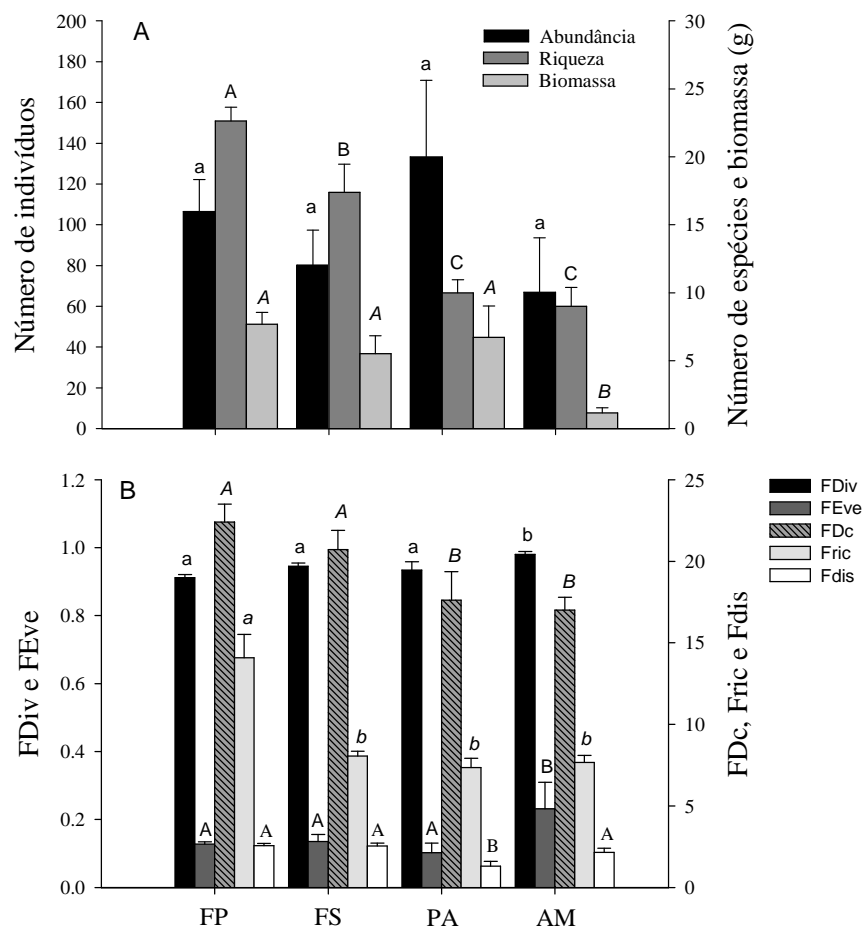


Gráfico 2 A. Média da abundância, riqueza e biomassa (\pm SE) e B. Valores médios dos cinco índices de diversidade funcional (\pm SE) dos besouros escarabeíneos, coletados em quatro sistemas de uso da terra, Santarém, Pará, Brasil. FP = floresta primária, FS = floresta secundária, PA = pastagem, AM = agricultura mecanizada. Letras diferentes em barras de mesma cor apresentam diferença significativa pela análise de contraste de médias $p < 0.05$.

3.2 Efeito do sistema de uso do solo sobre a riqueza, biomassa e abundância de escarabeíneos

A abundância de escarabeíneos não se diferenciou entre os sistemas avaliados ($F_{3,54} = 1.1535$, $p = 0.336$, GRÁFICO 2A). A riqueza seguiu o gradiente de conservação ($\chi^2 = 114.41$, d.f = 2, $p < 0.001$, GRÁFICO 2A), com a floresta primária como ambiente mais rico, seguido pela floresta secundária e por último pastagem e agricultura mecanizada que não se diferenciaram estatisticamente. A biomassa foi diferente entre os diferentes sistemas ($F_{3,54} = 4.45$, $p = 0.01$, GRÁFICO 2A) sendo que floresta primária, secundária e a pastagem não se diferenciaram estatisticamente e apresentaram os maiores valores, a agricultura mecanizada apresentou o menor valor de biomassa de escarabeíneos.

3.3 Efeito do sistema de uso do solo sobre os índices de diversidade funcional

Os índices de diversidade funcional FDiv e FEve seguiram o mesmo padrão, com a floresta primária, secundária e pastagem com os menores valores de índice, diferente da agricultura mecanizada com o maior valor (FDiv, $F_{3,54} = 3.13$, $P = 0.0328$; FEve, $F_{3,54} = 3.34$, $p = 0.02564$, GRÁFICO 2B). O índice de diversidade funcional FDc se dividiu em dois grupos, um formado pela floresta primária e secundária com os maiores valores do índice, e outro formado pela pastagem e agricultura mecanizada com os menores valores ($F_{3,54} = 3.69$, $p < 0.01716$, GRÁFICO 2B). Já o índice FRic apresentou seu maior valor na floresta primária e secundária; a pastagem e a agricultura mecanizada não se diferenciaram estatisticamente com o menor valor ($F_{3,54} = 8.63$, $p < 0.001$, GRÁFICO 2B). Por último, o índice de diversidade funcional Fdis apresentou os

maiores valores para o grupo formado pela floresta primária, floresta secundária e agricultura mecanizada, e o menor valor nas áreas de pastagem ($F_{3,54} = 7.90$, $p = 0.001$, GRÁFICO 2B).

3.4 Correlações entre funções ambientais e as métricas da comunidade de escarabeíneos

Nas áreas de floresta primária ocorreu uma correlação positiva entre a remoção de fezes e as variáveis: biomassa de escarabeíneos ($r = 0.43$, $p < 0.05$), FRic ($r = 0.4384$, $p < 0.05$), FDc ($r = 0.4295$, $p < 0.05$), abundância de GT ($r = 0.4848$, $p < 0.01$), abundância de GP ($r = 0.5921$, $p < 0.001$), biomassa de GT ($r = 0.4848$, $p < 0.01$) e biomassa de GP ($r = 0.5927$, $p < 0.001$). Também se correlacionou solo escavado com abundância de PP ($r = 0.4328$, $p < 0.05$), abundância de GT ($r = 0.3822$, $p < 0.05$), abundância de GP ($r = 0.3999$, $p < 0.05$), biomassa de PP ($r = 0.3996$, $p < 0.05$), biomassa de GT ($r = 0.3822$, $p < 0.05$) e biomassa de GP ($r = 0.3858$, $p < 0.05$); semente pequena com abundância de GP ($r = 0.4434$, $p < 0.05$) e biomassa de GP ($r = 0.4432$, $p < 0.05$), semente média com FDiv ($r = 0.4938$, $p < 0.01$), abundância de PT ($r = -0.4309$, $p < 0.05$), e biomassa de PT ($r = -0.4038$, $p < 0.05$); e semente grande com abundância de PE ($r = -0.4220$, $p < 0.05$), abundância de MP ($r = -0.3766$, $p < 0.05$), e biomassa de MP ($r = -0.3766$, $p < 0.05$) (TABELA 1).

Na floresta secundária as correlações significativas foram entre remoção de fezes e as variáveis: biomassa ($r = 0.8042$, $p < 0.01$), abundância ($r = 0.7203$, $p < 0.01$), FEve ($r = -0.7739$, $p < 0.01$), abundância de PT ($r = 0.6014$, $p < 0.05$), e biomassa de PP ($r = 0.6434$, $p < 0.05$); e semente médias com FEve ($r = -0.6951$, $p < 0.05$) (TABELA 2.).

Em áreas de pastagem as variáveis que se correlacionaram foram solo escavado com as variáveis: riqueza ($r = 0.6575$, $p < 0.05$), abundância ($r =$

0.6241, $p < 0.05$) e biomassa de PP ($r = 0.6424$, $p < 0.05$); semente média com FRic ($r = 0.6174$, $p < 0.05$); semente grande com as variáveis: biomassa ($r = 0.6073$, $p < 0.05$), abundância ($r = 0.6530$, $p < 0.05$), FDC ($r = 0.6097$, $p < 0.05$), abundância de GP ($r = 0.6241$, $p < 0.05$), e biomassa de GP ($r = 0.6241$, $p < 0.05$) (TABELA 3).

Áreas de agricultura mecanizada apresentaram correlações entre as seguintes variáveis: solo escavado e FRic ($r = 0.7715$, $p < 0.05$), abundância de MP ($r = -0.7783$, $p < 0.05$), e biomassa de MP ($r = -0.7783$, $p < 0.05$); semente grande com abundância de MP ($r = 0.05$), abundância de GP ($r = 0.8669$, $p < 0.05$), biomassa de MP ($r = -0.8154$, $p < 0.05$), e biomassa de GP ($r = 0.8669$, $p < 0.05$) (TABELA 4).

3.5 Efeito da abundância e biomassa dos grupos funcionais sobre as funções ambientais

A abundância dos grupos funcionais sobre as funções ambientais executadas pelos escarabeíneos revelou que a remoção de fezes foi influenciada por GT e GP, o revolvimento de solo foi influenciado por PP e MP, a dispersão de sementes pequenas foi influenciada por PT e MP e as sementes médias e grandes foram influenciadas por MP. Todos os grupos tiveram efeito positivo na explicação das funções avaliadas (GRÁFICO 3).

A biomassa dos grupos funcionais sobre as funções dos escarabeíneos revelou que para a remoção de fezes o único grupo que influenciou foi GP. O revolvimento de solo foi influenciado por PT e MP, a dispersão de sementes pequenas foi influenciada por MP e as sementes médias e grandes por PT, PE e MP (GRÁFICO 4). O poder de explicação dos modelos da partição hierárquica foram maiores quando considerando a biomassa para todas as funções avaliadas (GRÁFICOS 3 e 4).

Tabela 1 Correlação (valor de R) na floresta primária entre as funções ambientais com riqueza, biomassa, abundância, índices de diversidade funcional e abundância e biomassa de grupos funcionais de escarabeíneos. FRic = Riqueza funcional, FEve = Uniformidade funcional, FDiv = Divergência funcional, FDC = Diversidade funcional baseado na comunidade, FDis = Dispersão funcional, APT= abundância pequeno telecoprídeo, APP = abundância pequeno paracoprídeo, APE = abundância pequeno endocoprídeo, AMT = abundância médio telecoprídeo, AMP = abundância médio paracoprídeo, AGT = abundância grande telecoprídeo, AGP = abundância grande paracoprídeo, BPT = biomassa pequeno telecoprídeo, BPP = biomassa pequeno paracoprídeo, BPE = biomassa pequeno endocoprídeo, BMT = biomassa médio telecoprídeo, BMP = biomassa médio paracoprídeo, BGT = biomassa grande telecoprídeo, BGP = biomassa grande paracoprídeo. * p < 0.05; ** p < 0.001; ***p < 0.0001.

Floresta Primária						
	<i>n</i>	Fezes removida	Solo revolvido	Semente pequena	Semente média	Semente grande
Riqueza	28	0.1709	0.3202	0.0421	-0.0831	-0.2487
Biomassa	28	0.4363*	0.3673	0.3010	0.0107	-0.0524
Abundancia	28	-0.0548	0.3123	-0.1676	-0.2674	-0.2253
FRic	28	0.4384*	0.2996	0.3373	0.0215	0.0507
FEve	28	-0.1498	0.1494	-0.0540	0.2094	0.1649
FDis	28	0.3287	0.0955	0.2486	0.0855	-0.0842
FDC	28	0.4295*	0.3531	0.3337	0.0768	0.0700
Fdiv	28	-0.0072	-0.0330	0.0914	0.4938**	-0.0608
APT	28	-0.1545	-0.2460	-0.2370	-0.4309*	-0.3034
APP	28	0.0444	0.4328*	-0.0599	-0.1774	-0.1555
APE	28	-0.1165	0.1765	-0.1309	-0.0426	-0.4220*
AMT	28	0.2729	0.0568	0.1608	0.0203	-0.0658
AMP	28	-0.0837	0.2285	-0.0205	-0.1057	-0.3766*
AGT	28	0.4848**	0.3822*	0.3600	-0.0840	0.0531
AGP	28	0.5921***	0.3999*	0.4434*	0.2668	0.1550
BPT	28	-0.1180	-0.2047	-0.1906	-0.4038*	-0.2331
BPP	28	0.1161	0.3996*	0.0052	-0.2941	-0.0416
BPE	28	0.1764	0.2414	0.1512	0.0850	-0.2756
BMT	28	0.2749	0.0576	0.1543	0.0158	-0.0580
BMP	28	0.0118	0.1227	0.0685	-0.0631	-0.4136*
BGT	28	0.4848**	0.3822*	0.3600	-0.0840	0.0531
BGP	28	0.5927***	0.3858*	0.4432*	0.2656	0.1570

Tabela 2 Correlação (Valor de R) na floresta secundária entre funções ambientais com riqueza, biomassa, abundância, índices de diversidade funcional e abundância e biomassa de grupos funcionais de escarabeíneos. FRic= Riqueza funcional, FEve= Uniformidade funcional, FDiv= Divergência funcional, FDC = Diversidade funcional baseado na comunidade, FDis= Dispersão funcional, APT= abundância pequeno telecoprídeo, APP = abundância pequeno paracoprídeo, APE= abundância pequeno endocoprídeo, AMT = abundância médio telecoprídeo, AMP= abundância médio paracoprídeo, AGT= abundância grande telecoprídeo, AGP = abundância grande paracoprídeo, BPT=biomassa pequenotelecoprídeo, BPP = biomassa pequeno paracoprídeo, BPE = biomassa pequeno endocoprídeo, BMT= biomassa médio telecoprídeo, BMP= biomassa médio paracoprídeo, BGT = biomassa grande telecoprídeo, BGP = biomassa grande paracoprídeo. * p< 0.05; ** p< 0.001; ***p< 0.0001.

Floresta Secundária						
	<i>n</i>	Fezes removida	Solo revolvido	Semente pequena	Semente média	Semente grande
Riqueza	12	0.5193	0.0421	0.1652	-0.0757	-0.0690
Biomassa	12	0.8042**	-0.1538	0.2942	-0.0456	-0.0635
Abundancia	12	0.7203	-0.0979	-0.0490	-0.0105	-0.1411
FRic	12	0.1495	-0.5192	-0.0670	-0.5171	-0.2183
FEve	12	-0.7739**	-0.4877	-0.4213	-0.6951*	-0.4278
FDis	12	-0.1678	0.0140	0.0771	-0.1719	-0.1834
FDC	12	0.1495	-0.4327	-0.1576	-0.4618	-0.4246
Fdiv	12	0.1873	0.2474	-0.2779	0.1560	0.4118
APT	12	0.6014*	-0.1818	-0.2417	-0.0035	-0.3069
APP	12	0.4869	0.0245	0.2070	0.0211	0.0671
APE	12	0.3328	-0.1646	-0.1491	-0.4183	-0.3392
AMT	12	---	---	---	---	---
AMP	12	0.4912	0.1139	-0.0374	0.1143	-0.1454
AGT	12	---	---	---	---	---
AGP	12	0.5267	0.0073	0.3420	0.0711	0.3591
BPT	12	0.5245	-0.3147	-0.1506	-0.1439	-0.4339
BPP	12	0.6434*	-0.2028	0.1506	-0.1789	-0.0988
BPE	12	0.1608	-0.0140	0.1961	-0.2667	-0.3386
BMT	12	---	---	---	---	---
BMP	12	0.4659	0.1891	-0.0596	0.1793	-0.0654
BGT	12	---	---	---	---	---
BGP	12	0.5340	0.0218	0.3275	0.0529	0.3518

Tabela 3 Correlação (Valor de R) na pastagem entre funções ambientais com riqueza, biomassa, abundância, índices de diversidade funcional e abundância e biomassa de grupos funcionais de escarabéneos. FRic = Riqueza funcional, FEve = Uniformidade funcional, FDiv = Divergência funcional, FDC = Diversidade funcional baseado na comunidade, FDis = Dispersão funcional, APT = abundância pequeno telecoprídeo, APP = abundância pequeno paracoprídeo, APE = abundância pequeno endocoprídeo, AMT = abundância médio telecoprídeo, AMP = abundância médio paracoprídeo, AGT = abundância grande telecoprídeo, AGP = abundância grande paracoprídeo, BPT = biomassa pequeno telecoprídeo, BPP = biomassa pequeno paracoprídeo, BPE = biomassa pequeno endocoprídeo, BMT = biomassa médio telecoprídeo, BMP = biomassa médio paracoprídeo, BGT = biomassa grande telecoprídeo, BGP = biomassa grande paracoprídeo. * $p < 0.05$; ** $p < 0.001$; *** $p < 0.0001$.

	n	Pastagem				
		Fezes removida	Solo revolvido	Semente pequena	Semente média	Semente grande
Riqueza	11	0.0183	0.6575*	0.0642	0.1659	0.3555
Biomassa	11	0.0636	0.4091	0.2740	0.4771	0.6073*
Abundancia	11	0.3182	0.4636	0.0411	0.4220	0.6530*
FRic	11	0.2007	0.3584	0.3361	0.6174*	0.5713
FEve	11	-0.0642	0.0275	0.0553	0.2222	0.1936
FDis	11	0.2818	0.1273	0.0913	0.2844	0.2968
FDC	11	0.1816	0.4923	0.0864	0.4245	0.6097*
Fdiv	11	-0.5334	-0.1471	-0.0670	-0.4269	-0.5035
APT	11	0.3872	0.1868	-0.0320	0.3402	0.3913
APP	11	0.0683	0.6241*	0.2197	0.2299	0.3730
APE	11	-0.0818	-0.0273	-0.2922	0.0183	0.2603
AMT	11	---	---	---	---	---
AMP	11	-0.0592	0.1230	0.1602	0.3218	0.3753
AGT	11	---	---	---	---	---
AGP	11	0.3053	0.5475	0.0635	0.4144	0.6241*
BPT	11	0.3727	0.2727	-0.1644	0.1284	0.2511
BPP	11	0.0592	0.6424*	0.2288	0.2759	0.5561
BPE	11	-0.0818	-0.0273	-0.2922	0.0183	0.2603
BMT	11	---	---	---	---	---
BMP	11	-0.0592	0.1230	0.1602	0.3218	0.3753
BGT	11	---	---	---	---	---
BGP	11	0.3053	0.5475	0.0635	0.4144	0.6241*

Tabela 4 Correlação (Valor de R) na agricultura mecanizada entre funções ambientais com riqueza, biomassa, abundância, índices de diversidade funcional e abundância e biomassa de grupos funcionais de escarabéneos. FRic = Riqueza funcional, FEve = Uniformidade funcional, FDiv = Divergência funcional, FDC = Diversidade funcional baseado na comunidade, FDis = Dispersão funcional, APT = abundância pequeno telecoprídeo, APP = abundância pequeno paracoprídeo, APE = abundância pequeno endocoprídeo, AMT = abundância médio telecoprídeo, AMP = abundância médio paracoprídeo, AGT = abundância grande telecoprídeo, AGP = abundância grande paracoprídeo, BPT = biomassa pequeno telecoprídeo, BPP = biomassa pequeno paracoprídeo, BPE = biomassa pequeno endocoprídeo, BMT = biomassa médio telecoprídeo, BMP = biomassa médio paracoprídeo, BGT = biomassa grande telecoprídeo, BGP = biomassa grande paracoprídeo. * $p < 0.05$; ** $p < 0.001$; *** $p < 0.0001$.

Agricultura Mecanizada						
	#	Fezes removida	Solo revolvido	Semente pequena	Semente média	Semente grande
Riqueza	7	0.4685	0.1982	0.3424	0.2818	0.2703
Biomassa	7	0.4286	0.1786	0.5714	0.5225	0.3214
Abundancia	7	0.1071	0.0357	0.0000	-0.0360	0.0357
FRic	7	0.0772	0.7715*	0.3858	0.3892	0.6944
FEve	7	-0.6307	-0.4144	-0.4865	-0.4364	-0.5406
FDis	7	0.4643	0.6071	0.2143	0.1441	0.4643
FDC	7	0.6172	0.5015	0.6558	0.6617	0.6944
Fdiv	7	-0.1182	-0.5320	0.0394	0.0398	-0.2955
APT	7	0.3063	0.3063	0.0180	-0.0182	0.2162
APP	7	0.6786	0.5714	0.6786	0.6487	0.7143
APE	7	-0.7388	-0.6487	-0.4324	-0.4091	-0.6667
AMT	7	---	---	---	---	---
AMP	7	-0.3706	-0.7783*	-0.5189	-0.5423	-0.8154*
AGT	7	---	---	---	---	---
AGP	7	0.4729	0.7290	0.7290	0.7356	0.8669*
BPT	7	0.7143	0.4286	0.4643	0.3964	0.4643
BPP	7	0.6429	0.3929	0.3214	0.2703	0.3929
BPE	7	-0.7388	-0.6487	-0.4324	-0.4091	-0.6667
BMT	7	---	---	---	---	---
BMP	7	-0.3706	-0.7783*	-0.5189	-0.5423	-0.8154*
BGT	7	---	---	---	---	---
BGP	7	0.4729	0.7290	0.7290	0.7356	0.8669*

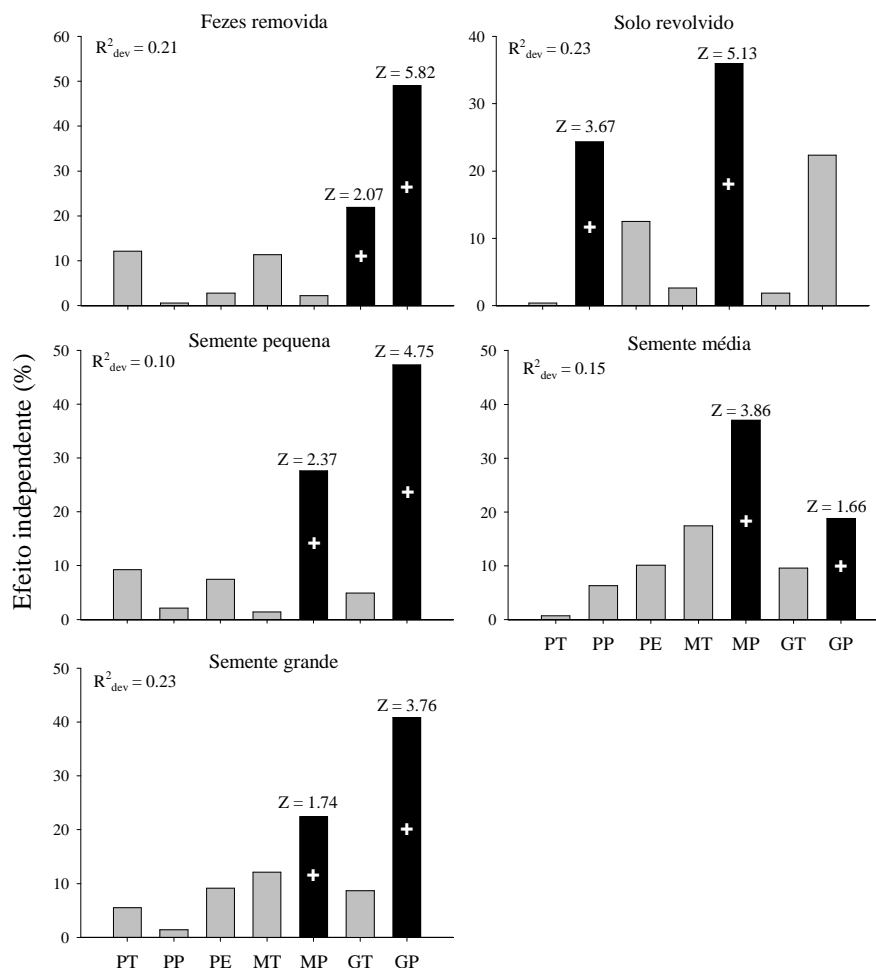


Gráfico 3 Distribuição da porcentagem do efeito independente da abundância de sete guildas funcionais de besouros escarabeíneos (PT, PP, PE, MT, MP, GT e GP), em cinco funções ambientais realizadas pelos escarabeíneos. Barras pretas representam efeito significativo ($p < 0.05$), segundo o teste de randomização. Relações positivas são representadas pelo sinal +. R^2_{dev} representa o total da variância explicada pelo modelo linear incluindo as sete variáveis. PT = pequeno telecoprídeo, PP = pequeno paracoprídeo, PE = pequeno endocoprídeo, MT = médio telecoprídeo, MP = médio paracoprídeo, GT = grande telecoprídeo, GP = grande paracoprídeo.

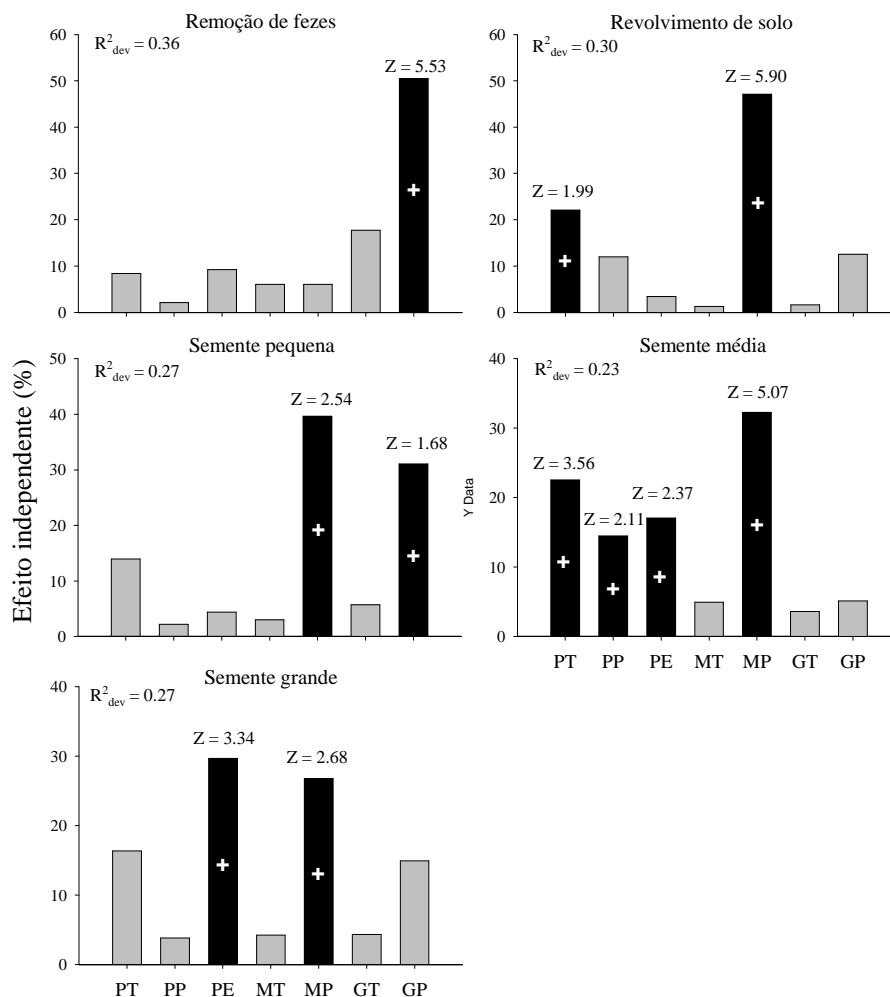


Gráfico 4 Distribuição da porcentagem do efeito independente da biomassa de sete guildas funcionais de besouros escarabeíneos (PT, PP, PE, MT, MP, GT e GP), em cinco funções ambientais realizadas pelos escarabeíneos. Barras pretas representam efeito significativo ($p < 0.05$), segundo o teste de randomização. Relações positivas são representadas pelo sinal +. R^2_{dev} representa o total da variância explicada pelo modelo linear incluindo as sete variáveis. PT = pequeno telecoprídeo, PP = pequeno paracoprídeo, PE = pequeno endocoprídeo, MT = médio telecoprídeo, MP = médio paracoprídeo, GT = grande telecoprídeo, GP = grande paracoprídeo.

4 DISCUSSÃO

Os índices de diversidade funcional “FDc, FRic, FEve, FDiv, FDis” (detalhes ver metodologia e suas referências) não são muito eficientes em prever as funções ambientais. Os índices de diversidade funcional, apesar de levarem em conta a abundância das espécies e sua distribuição no espaço e características como biomassa e guilda funcional, que são importantes na realização das funções ambientais (ANDRESEN, 2002; BANG et al., 2005; FEER e HINGRAT, 2005; SLADE 2007; DANGLES, 2012; BARRAGÁN, 2011), não levam em conta o peso funcional de cada característica, ou seja, a capacidade de uma característica em realizar uma determinada função. Outros parâmetros da comunidade, como o grupo funcional, foram os mais eficientes para explicar a realização das funções, superando também o poder de explicação da riqueza, biomassa e abundância dos besouros escarabeíneos, que se mostraram relevantes apenas quando se considerou essas características dentro do grupo funcional.

4.1 Índices de diversidade funcional e sua relação com as funções ambientais

Villéger e colaboradores (2008) verificaram que comunidades com composição de grupos funcionais diferentes podem prover valores iguais de índices, como é o caso de FRic, FEve e FDiv (LALIBERTE; LEGENDRE, 2010; SCHLEUTER et al., 2010; VILLÉGER et al., 2008). O FDc tende a se correlacionar com a riqueza de espécies (CASANOVA et al., 2011). Além disso, a perda de grupos funcionais pode exercer uma significativa interferência no valor do índice, no entanto, se um grupo perdido não possuir características

importantes para a realização das funções ecológicas, o efeito na perda de funções ambientais pouco seria notado.

O índice FDis (LALIBERTÉ; LEGENDRE, 2010) avança em alguns pontos sobre os índices FRic, FEve e FDiv, mas, como abordado no próprio artigo de Laliberte e Legendre (2010), não se pode usar um peso diferenciado para as características por falta de conhecimento a priori, ou seja, o aumento da concentração de indivíduos com características que sejam altamente relacionadas a determinada função ambiental, não é levado em conta no valor do índice, o que acabaria por mascarar resultados sobre os efeitos nas funções ambientais.

Mesmo entendendo que esses índices devem ser avaliados em conjunto (CASANOVA et al., 2011), eles não seguem nenhum padrão capaz de explicar as funções ambientais avaliadas. Quando os sistemas de uso do solo são avaliados separadamente através de análises de correlação, alguns índices se correlacionam com algumas funções. FRic e FDC apresentaram alguns resultados interessantes, já que a remoção de fezes está relacionada com a execução de outras funções (BRAGA et al., 2012; BRAGA et al., 2013, GIRALDO et al., 2011).

Ao não contabilizar pesos diferentes para as características funcionais conhecidamente mais eficientes, por exemplo, besouros grandes e paracoprídeos (AMÉZQUITA; FAVILA, 2010; DANGLES, 2012; SHEPHERD; CHAPMAN, 1998; SLADE, 2007), espécies com abundância e biomassa elevada em determinadas áreas podem não apresentar os valores reais de sua verdadeira influência sobre as funções ambientais (VULINEC, 2002), que não são captadas pelos índices de diversidade funcional.

4.2 Grupos funcionais e sua relação com as funções ambientais

O efeito independente da abundância dos grupos funcionais sobre as funções ambientais, apontaram GT e GP como os grupos mais importantes na remoção de fezes, MP em todas as funções, exceto na remoção de fezes e PP no revolvimento de solo, o que é justificado, já que os besouros grandes e paracoprídeos são besouros mais eficientes para realizar estas funções (ANDRESEN, 1999; DANGLES et al., 2012; ESTRADA; COATES-ESTRADA, 1991; SHEPHERD; CHAPMAN, 1998; SLADE, 2007). No geral, o poder de explicação dos modelos baseados na abundância dos grupos funcionais foram baixos, com os menores valores de explicação para dispersão de semente pequena e média, e os maiores valores para dispersão de sementes grandes e revolvimento de solo.

O efeito independente da biomassa dos grupos funcionais apresenta um padrão parecido com os modelos da abundância. Grande paracoprídeo (GP) foi o grupo que mais explicou a remoção de fezes, MP foi o grupo mais importante para a realização de todas as outras funções, exceto para remoção de fezes e alguns grupos como PT e PE explicaram melhor a dispersão de sementes pequenas e grandes. O poder de explicação dos modelos baseados na biomassa foram maiores do que os modelos baseados na abundância dos grupos funcionais, o que nos mostra que a biomassa é mais importante do que a abundância de espécies para explicar as funções ambientais (BARRAGÁN, 2011; BRAGA et al., 2013; DANGLES, 2012; SLADE, 2007).

O baixo poder de explicação dos nossos modelos nos aponta que outros fatores do ambiente podem influenciar a realização das funções ambientais, que não só as métricas da comunidade de escarabéneos (DANGLES et al., 2012). Possivelmente, uma correlação entre os grupos funcionais com as variáveis ambientais seria determinante para explicar as funções ambientais.

4.3 Efeito do sistema de uso do solo na relação entre funções ambientais e métricas da comunidade

A relação entre as métricas da comunidade e o funcionamento dos ecossistemas pode variar entre as áreas (CARDINALE et al., 2006; HOOPER et al., 2005), e isso foi observado em nossos resultados, já que algumas correlações, como a remoção de fezes e o solo com GT e GP, são mantidas apenas em áreas de floresta primária. O mesmo ocorre com a correlação entre a biomassa e a remoção de fezes, que ainda é mantida em floresta secundária, mas se perde nos ambientes mais simplificados, como pastagem e agricultura mecanizada.

Algumas espécies podem ser beneficiadas em sistemas perturbados (DAVIS et al., 2001; ESCOBAR, 2004; ESCOBAR et al., 2008), se uma espécie tem sua abundância elevada e esta espécie compõe um grupo funcional importante, uma redução no número de grupos funcionais pode ser compensada por essa espécie, já que pode existir compensação na realização das funções ambientais (SLADE, 2007).

Encontramos em áreas de pastagem uma abundância elevada de *Dichotomius nisus* (OLIVIER, 1789), espécie dentro do grupo dos MP. Isso poderia explicar uma maior realização das funções nas pastagens, já que MP foi o grupo mais importante em biomassa e abundância que explicou a maioria das funções ambientais avaliadas. Áreas de pastagem apresentaram mais que o dobro de abundância e biomassa de MP, quando comparadas com a floresta primária, que foi o segundo sistema mais abundante desse grupo.

O uso dos índices de diversidade funcional em áreas de floresta primária pode trazer um resultado mais preciso. As análises de correlação mostraram que mesmo em florestas secundárias, que são áreas mais conservadas, as correlações entre a comunidade de escarabeíneos e o ambiente são rompidas. Quando

mudamos de sistema, a estrutura do ambiente, como vegetação e solo, são fortemente afetadas, e isso pode refletir em mudanças nas correlações entre organismo e ambiente. Seria plausível imaginar que um organismo ao realizar suas funções ambientais em um solo arado por máquinas, como no caso da agricultura mecanizada, possa ser beneficiado e ao manejar o recurso possa aumentar a taxa de realização de algumas funções pela quebra de resistência que lhe foi imposta.

Dois grupos funcionais são encontrados apenas em áreas de floresta primária, MT e GT. Apesar de Slade (2007) dizer que em curto prazo a perda de alguns grupos funcionais importantes não possa ser compensada por outros grupos, percebemos que se outros grupos também importantes têm sua abundância elevada pode haver uma compensação, como é o caso do MP em pastagens, que aparenta compensar a realização das funções ecossistêmicas avaliadas.

5 CONCLUSÃO

Os índices de diversidade funcional aqui avaliados, “FDc, FRic, FEve, FDiv, FDis”, perdem seu poder de predição das funções ambientais quando comparamos áreas com mudanças ambientais, possivelmente por não pesarem de forma diferenciada algumas características, e também por não serem capazes de incluir possíveis correlações com o ambiente. Como a qualidade dos índices vem melhorando e seu poder de explicação aumentando, entendemos que novos índices devem ser criados e que os pesos das características devam ser incluídos para uma melhor precisão dos índices em predizer as funções ambientais.

Os grupos funcionais foram as melhores métricas da comunidade de escarabeíneos que podem explicar a realização das funções ambientais, podendo se destacar os grupos formados pelos grandes e paracoprídeos. Riqueza, biomassa e abundância são métricas da comunidade que devem ser avaliadas em conjunto com outras características da comunidade para poder explicar a realização das funções ambientais.

Acreditamos que o desenvolvimento e aprimoramento de técnicas que sejam capazes de mensurar de maneira mais precisa as funções ambientais são de extrema importância para contrapor seus resultados com os índices a fim de se criar uma forma mais precisa de avaliar a funcionalidade dos sistemas através de índices de diversidade funcional.

REFERÊNCIAS

AMÉZQUITA, S.; FAVILA, M. E. Removal rates of native and exotic dung by dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) in a fragmented tropical rain forest. **Environmental Entomology**, College Park, v. 39, n. 2, p. 328-336, Apr. 2010.

ANDRESEN, E. Dung beetles in a central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. **Ecological Entomology**, Sheffield, v. 27, n. 3, p. 257-270, June 2002.

ANDRESEN, E. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rainforest. **Biotropica**, St. Louis, v. 31, n. 1, p. 145-158, Mar. 1999.

ARMSWORTH, P. R.; CHAN, K. M. A.; DAILY, G. C.; EHRLICH, P. R.; KREMER, C.; RICKETTS, T. H.; SANJAYAN, M. A. Ecosystem-service science and the way forward for conservation. **Conservation Biology**, Boston, v. 21, n. 6, p. 1383- 384, Dec. 2007.

BANG, H. S.; LEE, J. H.; KWON, O. S.; NA, Y. E.; JANG, Y. S.; KIM, W. H. Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 29, n. 2, p. 165-171, June 2005.

BARNOSKY, A.; MATZKE, N.; TOMIYA, S.; WOGAN, G. O. U.; SWARTZ, B.; QUENTAL, T. B.; MARSHALL, C.; MCGUIRE, J. L.; LINDSEY, E. L.; MAGUIRE, K. C.; MERSEY, B.; FERRER, E. A. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? **Nature**, London, v. 471, n.7336, p. 51-57, Mar. 2011

BARRAGÁN, F.; MORENO, C. E.; ESCOBAR, F.; HALFFTER, G.; NAVARRETE. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. **PloS one**, San Francisco, v. 6, n. 3, p. e17976. 2011. doi:10.1371/journal.pone.0017976.

BATALHA, M. A.; CIANCIARUSO, M. V.; MOTTA JUNIOR, J. C.
Consequences of simulated loss of open Cerrado areas to bird functional
Diversity. **Natureza & Conservação**, Rio de Janeiro, v. 8, n.1, p. 34-40, 2010.

BRAGA, R. F.; KORASAKI, V.; ANDRESEN, E.; LOUZADA, J. Dung beetle
community and functions along a habitat-disturbance gradient in the Amazon: a
rapid assessment of ecological functions associated to biodiversity. **PlosOne**,
San Francisco, v.8, n. 2, Feb. 2013. e57786. doi:10.1371/journal.pone.0057786.

BRAGA, R. F.; KORASAKI, V.; AUDINO, L.; LOUZADA, J. Are dung
beetles driving dung-fly abundance in traditional agricultural areas in the
Amazon? **Ecosystems**, Nova Iorque, v.15, n. 7, p.1173-1181, Nov. 2012.

CARDINALE, B. J.; SRIVASTAVA, D. S.; DUFFY, J. E.; WRIGHT, J. P.;
DOWNING, A. L.; SANKARAN, M.; JOUSEAU, C. Effects of biodiversity on
the functioning of trophic groups and ecosystems. **Nature**, London, v.443,
p.989–992, Oct. 2006.

CASANOVES, F.; PLA, L.; DI RIENZO, J. A. (Ed.). **Valoración y análisis de
la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos**.
Turrialba: CATIE, 2011. 84 p.

CASANOVES, F.; PLA, L.; DI RIENZO, J.A.; DÍAZ, S. FDiversity: a software
package for the integrated analysis of functional diversity. **Methods in Ecology
& Evolution**, Hoboken, v.2, n. 3, p. 233-237, June 2011.

CHEVAN, A.; SUTHERLAND, M. Hierarchical partitioning. **The American
Statistitian**, Alexandria, v. 45, n.2, p. 90-96, May 1991.

CIANCIARUSO, M. V.; BATALHA, M. A.; GASTON, K. J.; PETCHEY, O.
L. Including intraspecific variability in functional diversity. **Ecology**, Ithaca,
v.90, n1, p.81-89, Feb. 2009.

CORNELISSEN, J. H. C. LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; TER STEEGE, H.; MORGAN, H. D.; VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; PAUSAS, J. G. POORTER, G. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, Victoria, v. 51, n.4, p. 335-380, 2003.

CORNWELL, W. K.; SCHWILK, D. W.; ACKERLY, D. D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. **Ecology**, Washington, v.87, n.6, p.1465-1471, Dec. 2006.

CRAWLEY, M. J. **Statistical computing**: an introduction to data analysis using s-plus. London: J. Wiley, 2002. p. 761.

DAILY, G.C.; ALEXANDER, S. E.; EHRLICH, P. R.; GOULDER, L. H.; LUBCHENCO, J.; MATSON, P. A.; MOONEY, H. A.; POSTEL, S.; SCHNEIDER, S. H.; TILMAN, D.; WOODWELL, G. M. Ecosystem services: benefits supplied to human societies by natural ecosystems. **Issues in Ecology**, Massachusster, v. 2, p.1–16, 1997.

DANGLES, O.; CARPIO. C.; WOODWARD, G. Size-dependent species removal impairs ecosystem functioning in a large-scale tropical field experiment. **Ecology**, Washington, v.93, n.12, p.2615-2625, Dec. 2012.

DAVIS, A. J.; HOLLOWAY, J. D.; HUIJBREGTS, H.; KRIKKEN, J.; KIRK-SPRIGGS, A. H.; SUTTON, S. L. Dung beetles as indicators of change in the forests of norther Borneo. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 38, n. 3, p. 593-616, June. 2001

DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, London, v. 16, n. 11, p. 646-655, Nov. 2001.

DÍAZ, S.; HECTOR, A.; WARDLE, D. A. Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a side benefit. **Current Opinion in Environmental Sustainability**, Wallingford, v.1, p. 55-60, 1999.

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

ESCOBAR, F.; HALFFTER, G.; SOLÍS, Á.; HALFFTER, V.; NAVARRETE, D. Temporal shifts in dung beetle community structure within a protected area of tropical wet forest: a 35-year study and its implications for long-term conservation. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 45, n. 6, p. 1584-1592, Dec. 2008.

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

FEER, F.; HINGRA, Y. Effects of forest fragmentation on a dung beetle community in French Guiana. **Conservation Biology**, Boston, v. 19, n. 4, p. 1103-1112, Oct. 2005.

FLYNN, D. F.; GOGOL-PROKURAT, M.; NOGEIRE, T.; MOLINARI, N.; RICHERS, B. T.; LIN, B. B.; SIMPSON, N.; MAYFIELD, M. M.; DECLERCK, F. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. **Ecology Letters**, Malden, v. 12, n. 1, p. 22-33, Jan. 2009.

FOLEY, J. A.; ASNER, G. P.; COSTA, M. T.; COE, M. T.; DEFRIES, R.; GIBBS, H. K.; HOWARD, E. A.; OLSON, S.; PATZ, J.; RAMANKUTTY, N.; SNYDER, P. Amazonia revealed: forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. **Frontiers in Ecology and Environment**, Madison, v.5, n.1, p.25-32, Feb. 2007.

GARDNER, T. A. et al. A social and ecological assessment of tropical land-uses at multiple scales: the Sustainable Amazon Network. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B**, London, v.368, n. 1619, p. 20120166-20120166, June, 2013.

GIRALDO, C.; ESCOBAR, F.; CHARÁ, J. D.; CALLE, Z. The adoption of silvopastoral systems promotes the recovery of ecological processes regulated by dung beetles in the Colombian Andes. **Insect Conservation and Diversity**, Malden, v. 4, n. 2, p.115-122, May. 2011.

HAGEN, M.; KISSLING, W. D.; RASMUSSEN, C.; AGUIAR, M. A. M.; BROWN, L. E.; CARSTENSEN, D. W.; ALVES-DOS-SANTOS, I.; DUPONT, Y.; EDWARDS, F. K.; GENINI, J.; GUIMARÃES JR. P. R.; JENKINS, G. B.; JORDANO, P.; KAISER-BUNBURY, C.; LEDGE, M. E.; MAIA, K. P.; MARQUITI, F. M. D.; MCLAUGHLIN, Ó.; MORELLATO, L. P.; O'GORMAN, E. J.; NIELSEN, K. T.; TYLIANANKIS, J. M.; VIDAL, M. M.; WOODWARD, G.; OLESEN, J. M. Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. **Advance in Ecological Research**, New York, v 46, 89–210, 2012.

HALFFTER, G.; EDMONDS, W. D. **The nesting behavior of dung beetles (scarabaeinae). an ecological and evolutive approach.** Veracruz: Instituto de Ecología, 1982. 176 p.

HILLEBRAND, H.; MATTHIESSEN, B. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional diversity research. **Ecology letters**, Malden, v. 12, n.12, p. 1405-1419, Dec. 2009.

HOOPER, D. U. F.; CHAPIN II, F. S.; EWEL, J. J.; HECTOR, A.; INCHAUSTI, P.; LAVOREL, S.; LAWTON, J. H.; LODGE, D. M.; LOREAU, M.; NAEEM, S.; SCHMID, B.; SETALA, H.; SYMSTAD, A. J.; VANDERMEER, J.; WARDLE, D. A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, Washington, v.75, n.1, p. 3-35, Feb. 2005.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, Washington, v. 91, n. 1, p. 299-305, Jan. 2010.

LALIBERTÉ, E.; WELLS, J. A.; DECLERK, F.; METCALFE, D. J.; CATTERALL, C. P.; QUEIROZ, C.; AUBIN, S. P. B.; DING, Y.; FRATERRIGO, J. M.; MCNAMARA, S.; MORGAN, J. W.; MERLOS, D. S.; VESK, P. A.; MAYFIELD, M.M. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. **Ecology Letters**, v. 13, n.1, p. 76-86, Jan. 2010.

MAC NALLY, R. Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. **Biodiversity Conservation**, Dordrecht, v. 11, n.8,p. 1397-1401, Aug. 2002.

MAC NALLY, R. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: the distinction between – and reconciliation of – ‘predictive’ and ‘explanatory’ models. **Biodiversity Conservation**, Dordrecht, v. 9, n.5, p. 655-671, May 2000.

MALHI, Y.; ARAGÃO, L. E. O. C.; METCALFE, D. B.; PAIVA, R.; QUESADAS, C. A.; ALMEIDA, S.; ANDERSON, L.; BRANDO, P.; CHAMBERS, J. Q.; COSTA, A. C.L.; HUTYRA, L. R.; OLIVEIRA, P.; PATIÑO, S.; PYLE, E. H.; ROBERTSON, A. L.; TEIXEIRA, L. M. Comprehensive assessment of carbon productivity, allocation and storage in three Amazonian forests. **Global Change Biology**, Somerset, v. 15, n. 5, p. 1255-1274, 2009.

MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D.; LEE, W. G.; WILSON, B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, Oxford, v. 111, n.1, p. 112-118, Oct.. 2005.

MYERS, N. The world's forests and their ecosystem services. In: DAILY, G.C. (Ed). **Nature's services: societal dependence on natural ecosystems**. Washington: Island Press, 1997.

NICHOLS, E. SPECTOR, S.; LOUZADA, J.; LARSEN, T.; AMEZQUITA, S.; FAVILA, M.E. Ecological functions and ecosystem services provided by Escarabeínae dung beetles. **Biological Conservation**, Essex, v. 141, n. 6, p. 1461-1474, June 2008.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology Letters** 5: 402-411. 2002.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letters** 9: 741-758. 2006.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing**. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2011. Disponível em: <<http://www.R-project.org/>>. Acesso em: 25 Feb. 2011.

REISS, J.; BAILEY, R. A.; PERKINS, D. M.; PLUCHINOTTA, A.; WOODWARD, G. Testing effects of consumer richness, evenness and body size on ecosystem functioning. **Journal of Animal Ecology**, Malden, v.80, n.6, p.1145–1154. Nov. 2011.

RICOTTA, C. A note on functional diversity measures. **Basic and Applied Ecology**, Jena, v. 6, n.5, p. 479- 486. 2005.

SCHLEUTER, D.; DAUFRESNE, M.; MASSO, F.; ARGILLIER, C. A user's guide to functional diversity indices. **Ecological Monographs**, Washington, v.80, n.3, p.469–484, Aug. 2010. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1890/08-2225.1>>.

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

SLADE, E. M.; DARREN, J. M.; VILLANUEVA, J. F.; LEWIS, O. T. Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 76, n. 6, p. 1094–1104, Nov. 2007.

STONE, A. I. ; LIMA, E. M. ; AGUIAR, G. F. S.; CAMARGO, C. C.; FLORES, T. A.; KELT, D. A.; MARQUES-AGUIAR, S. A.; QUEIROZ, J. A. L.; RAMOS, R. M.; SILVA JÚNIOR, J. S. Non-volant mammalian diversity in fragments in extreme eastern Amazonia. **Biodiversity and Conservation**, Dordrecht, v. 18, n. 6, p. 1685-1694, Jun. 2009.

TILMAN, D. Functional diversity. In: LEVIN, S. A. (Ed.) **Encyclopedia of Biodiversity**. San Diego: Academic Press, 2001. p. 109-120.

VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, Washington, v.89, n.8, p.2290-2301, Aug. 2008.

VULINEC, K. Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. **Biotropica**, Somerset, v. 34, n. 2, p. 297-309, June 2002.

WALKER, B. H.; KINZING, A.; LANGRIDGE, J. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. **Ecosystems**, New York, v. 2, n. 2, p. 95-113, Mar/Apr. 1999.

CAPÍTULO 3

EFEITOS DIRETOS E INDIRETOS DAS CARACTERÍSTICAS DO AMBIENTE E MÉTRICAS DA COMUNIDADE DE ESCARABEÍNEOS (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE) SOBRE SUAS FUNÇÕES AMBIENTAIS

RESUMO

Muitos estudos relacionam os impactos das atividades humanas sobre as métricas da comunidade de escarabeíneos e suas funções ambientais. Entretanto, nenhum trabalho tenta explicar em sistemas naturais quais as métricas da comunidade e quais variáveis do ambiente são responsáveis de maneira direta e indireta na realização das funções ecossistêmicas. Baseado nessas questões, nosso trabalho tenta explicar, em uma área de Floresta Amazônica, quais os principais caminhos seguidos dentro das interações entre as variáveis do ambiente e da comunidade de escarabeíneos na explicação das funções ambientais (remoção de fezes, dispersão de sementes e revolvimento de solo) e quais variáveis do ambiente e da comunidade (densidade do solo, de árvores e do sub-bosque, riqueza de espécies vegetais, peso da serrapilheira, e quantidade de raízes finas) atuam de forma direta e indireta na realização das funções ambientais realizadas pelos escarabeíneos. Nossos resultados indicam como pode se comportar a realização de algumas funções ambientais sob a influência do meio ambiente e suas interações com as comunidades naturais. Mostramos também, que o resultado das funções, além de passar pelas ações dos escarabeíneos, sofre interferência direta e indireta de algumas variáveis ambientais, que não podem deixar de ser consideradas quando o foco do trabalho é a avaliação das funções ambientais executadas por um determinado grupo de organismos.

Palavras-chave: Scarabaeinae. Análise de trilha. Variáveis ambientais. Floresta Amazônica.

ABSTRACT

Many studies link the impacts of human activities with the metrics of dung beetle community and their environmental functions. However, no work already tried to explain for natural systems which are the metrics of the community and environment variables directly and indirectly responsible for the fulfilment of ecosystem functions. Based on these issues, our work attempts to explain, in an area of the Amazon rainforest, which are the main paths within the interactions between environmental variables and the dung beetle community in explaining the environmental functions (feces removal, seed dispersal and soil revolvment) and, which environmental and community variables (soil, trees and understory densities, plant species richness, species composition, litter weight and amount of fine roots) act directly and indirectly on environmental functions carried out by dung beetle. Our results indicate how some environmental functions can be influenced bythe environment and the interactions with natural communities. We also show that the result of the functions, besides the action of dung beetles,undergo direct and indirect interference of some environmental variables. These later should always be considered when the focus of the study is the evaluation of environmental functions carried out by a particular group of organisms.

Keywords: Scarabaeinae. Path analysis. Environmental variables. Amazon Rainforest.

1 INTRODUÇÃO

A Floresta Amazônica é um dos ecossistemas mais importantes da Terra, não só pela sua enorme diversidade biológica (MALHI et al., 2009; STONE et al., 2009), mas também por manter bens e serviços ecossistêmicos importantes com grande valor econômico e social (MYERS, 1997). Alguns bens e serviços podem ser identificados em nível local, como produção de soja, madeira e gado, já outros estão relacionados com a paisagem ou com bacias hidrográficas, como a regulação de enchentes, a polinização e a ciclagem de nutrientes (FOLEY et al., 2007). Outros serviços ecossistêmicos com importância global ainda podem ser identificados na Floresta Amazônica como, por exemplo, o sequestro de carbono da atmosfera global e a regulação, o balanço e o fluxo da água da bacia amazônica que podem influenciar os padrões do clima e química do ar sobre grande parte do continente (COSTA; FOLEY, 2000; MALHI; GRACE, 2000; MELILLO et al., 1996; NOBRE et al., 1991).

Devido a sua comprovada importância, os serviços ecossistêmicos vêm se tornando alvo crescente nas pesquisas em conservação (BALVANERA, 2012; COSTANZA et al., 1997; NICHOLSON et al., 2009). Muitos ecólogos têm concentrado esforços para entender a interligação e a interdependência das comunidades de animais e plantas nos ecossistemas, e mesmo com o conhecimento já existente sobre serviços ecossistêmicos, ainda existem muitas questões a serem respondidas (DAILY et al., 1997; RANGANATHAN et al., 2008).

A despeito do recente debate sobre a natureza insubstituível de alguns serviços da biodiversidade, as compensações entre os diferentes serviços dentro de um ecossistema, o papel da biodiversidade na manutenção de serviços e os efeitos de perturbações de longo e curto prazo são apenas algumas das questões que precisam ser exploradas. As respostas a essas perguntas irão fornecer

informações críticas para o desenvolvimento de estratégias na gestão e proteção dos ecossistemas e ajudarão na manutenção dos serviços ecossistêmicos dos quais dependemos.

Serviços ambientais e funções ambientais são todos aqueles executados por organismos vivos e que afetam, em última análise, processos naturais, como controle biológico, ciclagem de nutrientes, polinização, dispersão de sementes, manutenção e formação de solos, fixação de carbono, produção de oxigênio, despoluição de corpos d'água e balanço climático, entre outros (MYERS, 1996). Os serviços ambientais são todas as funções ecológicas realizadas pelos organismos vivos que, de alguma forma, são importantes economicamente para o homem, ou seja, todo serviço ambiental é uma função, mas nem toda função é considerada um serviço ambiental (KORASAKI; MORAIS; BRAGA, no prelo).

Alguns grupos de organismos se destacam na execução de algumas funções ecossistêmicas e por isso se tornam boas ferramentas para a avaliação desses processos. Dentre estes, podemos destacar os besouros Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae), vulgarmente conhecidos como “rola-bosta” ou escarabeíneos. Os escarabeíneos possuem uma relação estreita com o solo e isso se deve a algumas características desse grupo, como suas necessidades alimentares e hábitos de nidificação (HANSKI; CAMBEFORT, 1991). Devido a esse comportamento realizam diversas funções ecossistêmicas como dispersão secundária de sementes, ciclagem de nutrientes, aeração do solo e o controle biológico (HALFFTER; EDMONDS, 1982).

Métricas da comunidade dos escarabeíneos como riqueza, biomassa, abundância e grupos funcionais, que levam em consideração as características das espécies como tamanho, guilda funcional entre outras, estão relacionadas com a execução das funções (BARRAGÁN, et. al., 2011; BRAGA et al., 2012; DANGLES et. al., 2012; GIRALDO et. al., 2011; SLADE, 2007). O tamanho do escarabeíneo já é considerado como uma das principais características das

espécies associada à realização das funções ecológicas, entretanto, pouco se sabe sobre a correlação entre essa variável e o ambiente na realização dessas funções.

Muitos estudos relacionam os impactos de atividades humanas sobre as métricas da comunidade de escarabeíneos (ALMEIDA; LOUZADA, 2009; GARDNER et al., 2008; GIRALDO, et al., 2011; LOUZADA et al., 2010; NAVARRETE; HALFFTER, 2008), e suas funções ambientais associadas (BARRAGÁN et al., 2011; BRAGA et al., 2012; BRAGA et al., 2013; DANGLES et al., 2012; SLADE, 2007). Entretanto, nenhum trabalho tenta explicar em sistemas naturais quais as métricas da comunidade e quais variáveis do ambiente são responsáveis de maneira direta e indireta na realização das funções ecossistêmicas. Apesar de as funções serem resultados da ação dos besouros sobre as fezes, é provável que características do ambiente possam participar de maneira indireta ou até mesmo direta da realização destas.

Baseado nessas questões, nosso trabalho verifica quais os principais caminhos seguidos dentro das interações entre as variáveis do ambiente e da comunidade de escarabeíneos na explicação das funções ambientais e quais variáveis do ambiente e da comunidade atuam de forma direta e indireta na realização das funções ambientais realizadas pelos escarabeíneos.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Caracterização e seleção de áreas

Este estudo foi desenvolvido nos meses de abril a agosto de 2010 na região de Santarém (54°29'33.2 W, 2°44'19.11 S), localizada no estado do Pará, norte do Brasil. Essa região é formada pela microbacia do rio Curuá-Una que drena suas águas diretamente para o rio Amazonas (APÊNDICE A). O clima dominante na região é quente e úmido, e não está sujeito a mudanças significativas de temperatura segundo a classificação de Köppen. A temperatura média anual oscila entre 25° e 28°C, com umidade relativa do ar média anual de 86% e precipitação pluviométrica média anual de 1.920 mm.

As microbacias hidrográficas estudadas (5000-6000 ha) foram inicialmente delineadas através de um modelo digital de elevação e SWAT (Soil and Water Assessment Tool) no ArcGIS 9.3 (ESRI, Redlands, CA, USA). Este foi o principal critério usado para selecionar as microbacias hidrográficas individuais, seguido pela cobertura florestal remanescente (ou inversamente, o histórico do desmatamento acumulado). A extensão do desmatamento está relacionada com muitos outros fatores incluindo: idade de ocupação, tipo de histórico de uso do solo e estrada de acesso, bem como variáveis biofísicas. Este trabalho faz parte do projeto “Sustentabilidade dos usos da terra na Amazônia Oriental – Rede Amazônia Sustentável (RAS)”, que foi executado em 18 microbacias, sendo que destas oito foram selecionadas para o presente estudo (APÊNDICE A).

Foram utilizados 40 transectos separados em no mínimo 1Km (sendo que o número de transectos em cada microbacia foi proporcional ao total da cobertura florestal). Cada transecto tinha 300 m e foi subdividido em três pontos de amostragem (0 m, 150 m e 300 m). Foram amostrados 28 transectos em

áreas com floresta primária e 12 transectos em floresta secundária (APÊNDICE B). Mais detalhes do delineamento amostral podem ser adquiridos em Gardner et al. (2031).

2.2 Arena de avaliação de funções ambientais

A arena de avaliação das funções ambientais foi composta por uma área delimitada por tela de nylon de 1.0 m de diâmetro e 0.20 m de altura. Na parte central da arena foi depositada 200 g de fezes (80% humanas e 20% porco) misturadas a sementes mímicas de tamanhos conhecidos. Foram utilizados três tamanhos de sementes mímicas, classificadas como pequeno (0.35cm) médio (0.86cm) e grande (1.55cm). Para cada tamanho de semente foi definida a quantidade utilizada, sendo 50 sementes pequenas, 20 médias e 10 grandes (detalhes ver BRAGA et al., 2013).

As funções ambientais avaliadas executadas pelos escarabeíneos foram: incorporação de fezes no solo, revolvimento do solo e dispersão secundária de sementes. Para avaliar a quantidade de fezes removida pelos escarabeíneos, a massa inicial depositada sobre o solo foi pesada após 24 horas de exposição à comunidade de besouros. Após este procedimento, iniciou-se a recuperação das sementes restantes e, por diferença de peso, estimou-se a quantidade de fezes removida. A terra revolvida no interior da arena foi contabilizada como a capacidade de revolvimento de solo realizada pelos escarabeíneos. Foram consideradas sementes dispersadas todas aquelas não encontradas na massa fecal oferecida aos escarabeíneos após o período de 24 horas (ver BRAGA et al., 2013). A arena permaneceu no campo por um período de 24hs, e após esse período foram retiradas e no mesmo ponto foram instaladas armadilhas do tipo pitfall.

2.3 Coleta de besouros escarabeíneos

A coleta dos escarabeíneos foi realizada com a utilização de armadilhas do tipo pitfall, compostas de um recipiente plástico (19 cm de diâmetro; 11 cm de profundidade), contendo 250 ml de solução salina e detergente líquido a 1,5%), iscadas com 20g de fezes (80% porco e 20% humanas). Foram instaladas três pitfalls a uma distância de 3 m de cada ponto amostral, totalizando nove pitfalls por transecto e 360 pitfalls amostrados no total do experimento. As armadilhas permaneceram no campo por um período de 48 horas.

Os escarabeíneos coletados foram triados, montados em alfinete entomológico e identificados ao menor nível taxonômico possível utilizando chaves de identificação e o apoio taxonômico do Dr. Fernando Zagury Vaz de Mello. Os espécimes vouchers estão depositados nas coleções do Setor de Ecologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA) e da Seção de Entomologia da Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT).

2.4 Características funcionais dos besouros

Os escarabeíneos foram atribuídos aos grupos funcionais baseado em suas características funcionais de acordo com seu comportamento alimentar: endocoprídeo (residente), paracoprídeo (escavador) e telecoprídeo (rolador), e a sua biomassa: pequeno, médio e grande. Dessa forma formou-se nove grupos: pequeno paracoprídeo (PP), médio paracoprídeo (MP), grande paracoprídeo (GP), pequeno telecoprídeo (PT), médio telecoprídeo (MT), grande telecoprídeo (GT), pequeno endocoprídeo (PE), médio endocoprídeo (ME) e grande endocoprídeo (GE).

Para determinar a biomassa dos escarabeíneos foram selecionados 20 indivíduos de cada espécie, que foram secos em estufa (70°C) até obter peso

constante e, posteriormente, foram pesados em balança de precisão (0.0001g). Quando uma espécie não apresentava um máximo de 20 indivíduos todos os exemplares amostrados eram pesados. Foram considerados pequenos os escarabeíneos com biomassa inferior a 0.2 g, médios com biomassa entre 0.2g e 0.6 g e grandes com biomassa superior a 0.6g. Apesar de ter usado o comprimento para determinar o tamanho dos escarabeíneos, Barragán et al. (2011) sugerem que a biomassa seria uma das melhores formas de aferir sobre o tamanho dos mesmos.

2.5 Variáveis Ambientais

2.5.1 Densidade do solo

No centro de cada transecto foi aberta uma trincheira e foram obtidas amostras indeformadas por meio de anel volumétrico em três profundidades, 0-10, 10-20 e 20-30 cm. As amostras foram secas em estufa até apresentar peso constante (Detalhes ver EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA – EMBRAPA; CONSELHO NACIONAL DE PREVIDÊNCIA SOCIAL – CNPS, 1997). A densidade do solo de cada transecto foi obtida a partir da média das três profundidades.

2.5.2 Densidade de árvores

Foi estabelecida uma parcela de 10 X 250 m em cada transecto. Dentro de cada parcela todas as árvores e palmeiras com DAP (diâmetro à altura do peito) acima de 10 cm a 1.3 m de altura foram contadas. Os indivíduos que apresentaram bifurcações abaixo da altura de 1.3 m tiveram todas as hastes

somadas para verificar se tinham mais de 1.3 m. O número total de indivíduos dentro da parcela representou a densidade de árvores.

2.5.3 Densidade do sub-bosque

Foram estabelecidas cinco subparcelas de 5 X 20 cm em cada transecto. Dentro de cada subparcela todas as plantas com DAP (diâmetro à altura do peito) entre 2 e 10 cm de diâmetro foram contadas. Os indivíduos que apresentaram bifurcações abaixo da altura de 1.3m tiveram todas as hastes medidas. O número total de indivíduos dentro das subparcelas representou a densidade do sub-bosque.

2.5.4 Riqueza de espécies vegetais

Ao mensurar a densidade de árvores e da densidade do sub-bosque todos os indivíduos foram identificados ao nível específico por botânicos. As exsicatas coletadas foram depositadas e registradas no herbário do Instituto Agropecuário do Norte (IAN) em Belém, Pará, Brasil. A riqueza de plantas foi considerada a riqueza total de todas as espécies (árvores e sub-bosque) encontradas dentro das parcelas amostradas para cada transecto.

2.5.5 Peso da serrapilheira

A serrapilheira é constituída de folhas, galhos finos, frutos e sementes depositados sobre o solo com diferentes estágios de decomposição. Para a amostragem da serrapilheira foram coletadas amostras da mesma a cada 50 m ao longo do transecto utilizando parcelas de 50x50 cm na perpendicular, à 5 e 10m da linha principal do transecto para evitar pisoteio humano. As amostras foram

levadas ao laboratório e secas em estufa até obter peso constante. O peso foi calculado pela média dos pontos amostrados dentro do transecto.

2.5.6 Peso das raízes finas

Raízes com comprimento menor que 2mm foram amostradas de três camadas do solo: 0-10cm, 10-20cm e 20-30cm. As amostras de solo foram coletadas à 5m ao lado dos pontos onde foi coletada a serrapilheira. Cada amostra de solo foi homogeneizada entre as três profundidades e as raízes foram extraídas manualmente ao longo de um período de 9 minutos, dividido em intervalos de 3 minutos. As raízes finas foram secas em estufa até obter peso constante. A biomassa das raízes finas foi estimada utilizando equação de Metcallfe e colaboradores (2007).

2.5.7 Abertura de dossel

Ao longo de cada transecto foram tiradas cinco fotos hemisféricas com um intervalo de 50m entre elas de modo a determinar a abertura do dossel de cada área. A câmera foi colocada a 1m do chão na sua face norte. A abertura do dossel foi determinada com o software Gap Light Analyzer 2.0 (FRAZER et al., 1999). O programa calcula a porcentagem do volume que é coberto por copas das árvores, portanto, determina a abertura do dossel. Detalhes de metodologia para o levantamento das variáveis ambientais podem ser vistos em Gardner et al. (2013).

2.6 Análises estatísticas

2.6.1 Análise de trilha

Para criar um modelo que expresse as interações entre as variáveis foram utilizados Modelos de Equações Estruturais (MEE). Dentro da MEE utilizamos a análise de trilha, desenvolvida inicialmente por Wright (1921). Uma das características da MEE é permitir testar uma teoria de ordem causal entre um conjunto de variáveis. Ela permite calcular simultaneamente todas as relações entre as variáveis independentes (preditoras ou exógenas) e seu poder de explicação sobre um determinado fenômeno (variável dependente ou endógena). Esta técnica oferece ao pesquisador a possibilidade de investigar quão bem as variáveis exógenas explicam as variáveis endógenas e, também, qual das variáveis exógenas é a mais importante tanto por sua influência direta quanto indireta, e adicionalmente estima os valores do erro de estimação (detalhes ver GRACE, 2006).

2.6.2 Criação dos modelos

Para criar nossos modelos, seguimos os passos sugeridos por Kline (1998) e Iriondo; Albert; Escudero (2003): a) especificação do modelo; b) determinação se o modelo é identificado (um modelo é identificado se ele é teoricamente possível para derivar uma única estimativa de cada parâmetro do modelo de parâmetro); c) seleção das medidas das variáveis representadas no modelo e coleta de dados; d) análise do modelo; e f) reespecificação do modelo.

Inicialmente foram criados modelos teóricos com as possíveis interações entre todas as variáveis. O modelo foi dividido para reduzir sua complexidade e possibilitar sua visualização (FIGURA 1). Apenas as interações com sentido

biológico ou embasada na teoria foram abordadas nos modelos teóricos. As variáveis que se comportaram tanto como variável dependente quanto independente foram consideradas variáveis dependentes (FARIAS; SANTOS, 2000).

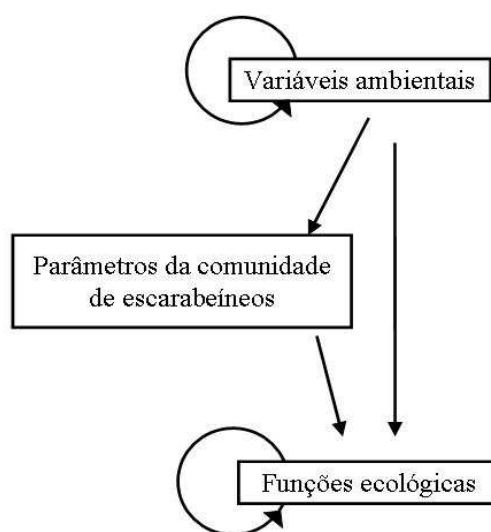


Figura 1 Modelo teórico mostrando a possível influência entre as variáveis ambientais, os parâmetros da comunidade de besouros escarabeíneos e as funções ecológicas. Flechas indicam o sentido da influência.

2.6.3 Classificação das variáveis e formação dos modelos

As variáveis consideradas exógenas foram: densidade de árvores, peso da serrapilheira, densidade do solo e peso de raízes finas. As variáveis que se comportaram como endógenas foram: abertura do dossel, riqueza, biomassa, abundância de escarabeíneos e PT, PP, PE e GP. Algumas variáveis não

apresentaram nenhuma interação dentro dos modelos e foram excluídas como: riqueza de espécies vegetais, densidade do sub-bosque, MT, MP e GT.

Foram criados dois grupos de modelos, um com riqueza, biomassa e abundância de besouros, e outro com modelos que abordavam os grupos funcionais. Dentro de cada grupo de modelo foi criado separadamente um modelo para dispersão de sementes pequenas, dispersão de sementes médias, dispersão de sementes grandes e revolvimento de solo. A separação dos modelos foi realizada para evitar a criação de modelos demasiadamente complexos (que são penalizados pelos índices de ajuste) o que afetaria os resultados e sua interpretação.

2.6.4 Ajuste dos modelos

Após a realização das análises em cada modelo, as interações não significativas foram excluídas para melhor ajuste do modelo. Os índices de ajuste fornecem informações sobre a qualidade do ajuste do modelo hipotético com os dados amostrais.

Para testar o ajuste dos modelos utilizamos três índices. O valor de χ^2 dá uma ideia ampla sobre o ajuste do modelo. A hipótese nula é a de que o modelo se ajusta perfeitamente à população, pelo que interessa não rejeitar. A razão $CMIN/DF$ complementa a informação sobre o χ^2 . Trata-se da razão entre χ^2 /graus de liberdade. Considera-se um bom ajuste quando a razão entre χ^2 /graus de liberdade não excede cinco. CFI (“Comparative Fit Índice”) compara o modelo hipotético com o modelo de independência. Varia entre 0 e 1, considerando-se um bom ajuste valores $>0,90$.

Por último, utilizamos o AIC (“Akaike's information criterion”) que é uma modificação da norma de qualidade do ajuste χ^2 que inclui uma penalidade para a complexidade. Esse índice é extremamente útil para fazer comparações entre

dois ou mais modelos, inclusive modelos não-aninhados. Em geral, o modelo com o menor valor de AIC é considerado o melhor ajuste (detalhes sobre ajustes de modelo ver Grace 2006). As análises foram realizadas utilizando o software Amos 2.0 (ARBUCKLE, 1997).

3 RESULTADOS

Dentre os melhores modelos que consideram a abundância, a riqueza e a biomassa dos besouros podemos destacar a densidade de árvores influenciando negativamente a abertura de dossel, que atua negativamente sobre a biomassa dos besouros, que atua positivamente sobre a remoção de fezes e secundariamente na dispersão de sementes (todos os tamanhos) e no revolvimento do solo. Outro modelo que podemos destacar é o que considera a influência direta e negativa de raízes finas sobre a biomassa de besouros, que apresentou um alto poder de explicação. Nos modelos que consideram os grupos funcionais destacamos a serapilheira, atuando positivamente sobre GP, que influencia positivamente a remoção de fezes e indiretamente a dispersão de sementes (todos os tamanhos) e o revolvimento de solo.

3.1 Ajuste dos modelos

Os modelos que apresentaram melhor ajuste foram baseados nos grupos funcionais (TABELA 1). Dos quatro modelos utilizados para explicar as interações entre variáveis ambientais, métricas da comunidade de escarabeíneos (riqueza, biomassa e abundância) e funções ambientais, o melhor modelo baseado no seu AIC foi o que avalia a dispersão de sementes pequenas (AIC = 111,474), seguido por revolvimento de solo (AIC = 112,826), dispersão de sementes grandes (AIC = 115,699) e dispersão de sementes médias (AIC = 120,381).

Dos quatro modelos gerados para explicar a interação entre variáveis ambientais, grupo funcional e as funções ambientais realizadas pelos escarabeíneos, o que apresentou menor peso de seu AIC foi o modelo com dispersão de sementes pequenas (AIC = 113.012), seguido por revolvimento de

solo (AIC = 120.292), dispersão de sementes médias (AIC = 122.280) e dispersão de sementes grandes (AIC = 122.668).

Tabela 1 Valores dos índices de ajuste dos modelos baseados na riqueza, abundância e biomassa de escarabeíneos e nos grupos funcionais. P = nível de probabilidade, significativo quando < 0.05 . χ^2 = Valor do Chi – quadrado do modelo. DF = Graus de liberdade. CMIN/DF = Razão entre χ^2 /graus de liberdade. CFI = Índice de ajuste comparativo, compara o modelo hipotético com o modelo de independência. AIC = Critério de informação Akaike's.

Modelo	P	χ^2	DF	CMIN/DF	CFI	AIC
Riqueza, Abundancia e biomassa de						
escarabaeíneos						
Remoção de sementes pequenas	0.001	53.474	25	2.139	0.808	111.474
Remoção de sementes médias	<0.001	58.381	23	2.538	0.762	120.381
Remoção de sementes grandes	<0.001	53.699	23	2.335	0.79	115.699
Revolvimento de solo	0.001	52.826	24	2.201	0.812	112.826
Grupo Funcional						
Remoção de sementes pequenas	0.47	41.012	41	1	1	113.012
Remoção de sementes médias	0.173	48.28	40	1.207	0.919	122.28
Remoção de sementes grandes	0.143	50.668	41	1.236	0.902	122.668
Revolvimento de solo	0.229	46.292	40	1.157	0.944	120.292

3.2 Modelos baseados na riqueza, biomassa e abundância

A dispersão de sementes pequenas sofreu efeito direto apenas da remoção de fezes ($\beta = 0.64$, $p < 0.001$). Avaliando as interações dentro do modelo, outras variáveis apresentaram efeito indireto sobre a dispersão de sementes pequenas, densidade de árvores ($\beta = 0.09$), abertura de dossel ($\beta = -0.120$), densidade do solo ($\beta = -0.710$), raízes finas ($\beta = -0.152$), biomassa ($\beta = 0.510$) e abundância ($\beta = -0.258$) (FIGURA 2).

A dispersão de sementes médias sofre efeito direto da remoção de fezes ($\beta = 0.46$, $p < 0,001$), abundância de escarabeíneos ($\beta = - 0.38$, $p = 0,003$) e densidade do solo ($\beta = 0.39$, $p = 0,002$). As variáveis que influenciaram a dispersão de sementes médias de maneira indireta foram: densidade de árvores ($\beta = - 0.47$), abertura de dossel ($\beta = 0.063$), raízes finas ($\beta = 0.067$) e biomassa de escarabeíneos ($\beta = 0.366$) (FIGURA 3).

A dispersão de sementes grandes foi influenciada diretamente pelas variáveis: remoção de fezes ($\beta = 0.52$, $p < 0.001$), abundância ($\beta = - 0.31$, $p = 0.014$) e densidade do solo ($\beta = 0.43$, $p < 0.001$). As variáveis que influenciaram indiretamente a dispersão de sementes grandes foram: densidade de árvores ($\beta = - 0.018$), abertura de dossel ($\beta = 0.024$), raízes finas ($\beta = 0.021$) e biomassa de escarabeíneos ($\beta = 0.410$) (FIGURA 4).

O revolvimento de solo foi influenciado diretamente pela densidade do solo ($\beta = 0.56$, $p < 0.001$) e remoção de fezes ($\beta = 0.56$, $p < 0.001$). As variáveis que influenciaram indiretamente foram: densidade de árvores ($\beta = 0.078$), abertura de dossel ($\beta = - 0.105$), raízes finas ($\beta = - 0.132$), abundância de escarabeíneos ($\beta = - 0.224$) e biomassa de escarabeíneos ($\beta = 0.444$) (FIGURA 5).

A remoção de fezes foi incluída em todos os modelos. As variáveis que afetaram direta e indiretamente a remoção de fezes foram as mesmas em todos os modelos, o que diferiu foram os valores dos coeficientes de trilha, por isso optamos em apresentar os valores baseados no melhor modelo baseado em seu AIC, que é o modelo que leva em consideração a dispersão de sementes pequenas (FIGURA 2). As variáveis que afetaram diretamente a remoção de fezes foram: biomassa ($\beta = 0.80$, $p < 0,001$) e abundância de escarabeíneos ($\beta = - 0.40$, $p < 0.001$). As variáveis com influência indireta na remoção de fezes foi:

densidade de árvores ($\beta = 0.141$), abertura de dossel ($\beta = -0.188$), densidade do solo ($\beta = -0.111$) e raízes finas ($\beta = -0.236$) (FIGURA 2).

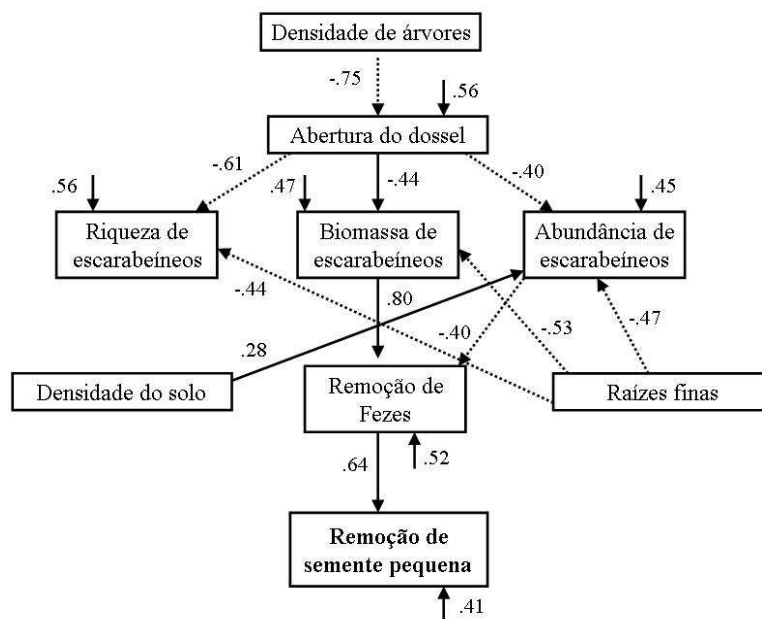


Figura 2 Análise de trilha para a dispersão de sementes pequenas, modelo baseado na riqueza, biomassa e abundância de besouros escarabeíneos. O modelo é o resultado de uma abordagem baseada em um modelo teórico (contendo todas as relações hipotéticas). A figura mostra um modelo mínimo adequado somente com interações significativas ($p < 0.05$, $N = 40$). Linha contínua representa o efeito positivo e linha pontilhada o efeito negativo. Valores ao lado das setas representam os coeficientes de caminho com valores standardizados. Erros de estimação são apresentados em setas pequenas ao lado das variáveis. As variáveis consideradas exógenas (densidade de árvores, serrapilheira, densidade do solo e raízes finas) não apresentaram erro de estimação.

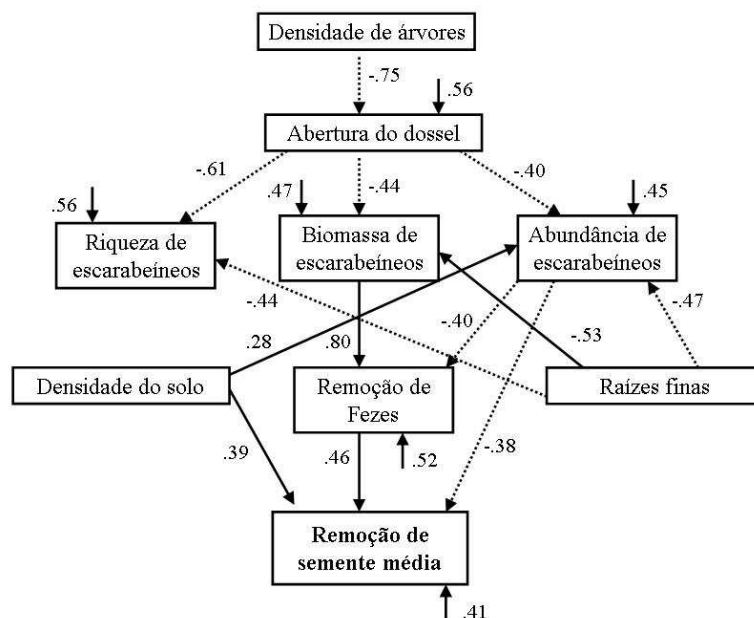


Figura 3 Resultado da análise de trilha para a dispersão de sementes médias, modelo baseado na riqueza, biomassa e abundância de besouros escarabeíneos. O modelo é o resultado de uma abordagem baseada em um modelo teórico (contendo todas as relações hipotéticas). A figura mostra um modelo mínimo adequado somente com interações significativas ($p < 0.05$, $N = 40$). Linha contínua representa o efeito positivo e linha pontilhada o efeito negativo. Valores ao lado das setas representam os coeficientes de caminho com valores standardizados. Erros de estimação são apresentados em setas pequenas ao lado das variáveis. As variáveis consideradas exógenas (densidade de árvores, serrapilheira, densidade do solo e raízes finas) não apresentaram erro de estimação.

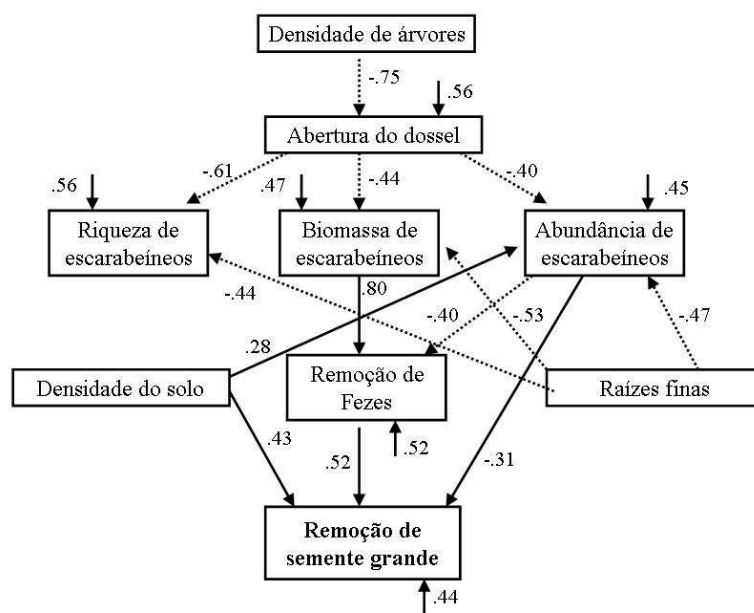


Figura 4 Resultado da análise de trilha para a dispersão de sementes grandes, modelo baseado na riqueza, biomassa e abundância de besouros escarabeíneos. O modelo é o resultado de uma abordagem baseada em um modelo teórico (contendo todas as relações hipotéticas). A figura mostra um modelo mínimo adequado somente com interações significativas ($p < 0.05$, $N = 40$). Linha contínua representa o efeito positivo e linha pontilhada o efeito negativo. Valores ao lado das setas representam os coeficientes de caminho com valores standardizados. Erros de estimação são apresentados em setas pequenas ao lado das variáveis. As variáveis consideradas exógenas (densidade de árvores, serrapilheira, densidade do solo e raízes finas) não apresentaram erro de estimação.

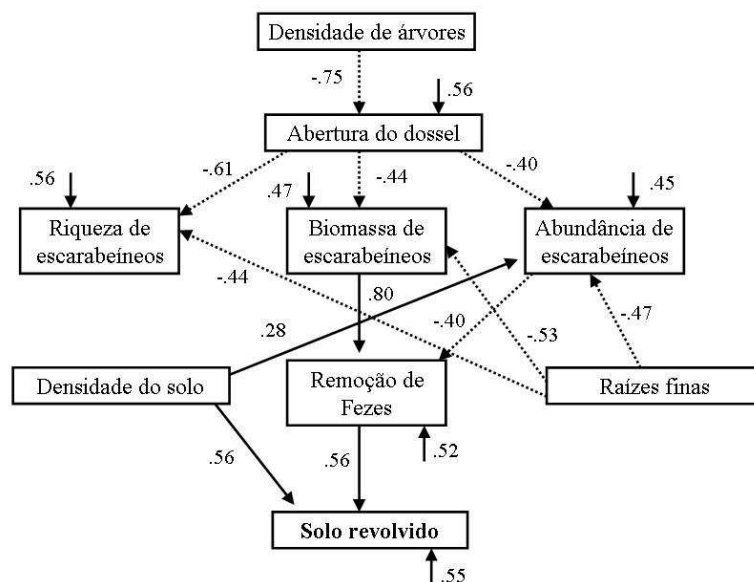


Figura 5 Resultado da análise de trilha para o solo revolvido, modelo baseado na riqueza, biomassa e abundância de besouros escarabeíneos. O modelo é o resultado de uma abordagem baseada em um modelo teórico (contendo todas as relações hipotéticas). A figura mostra um modelo mínimo adequado somente com interações significativas ($p < 0.05$, $N = 40$). Linha contínua representa o efeito positivo e linha pontilhada o efeito negativo. Valores ao lado das setas representam os coeficientes de caminho com valores estandardizados. Erros de estimação são apresentados em setas pequenas ao lado das variáveis. As variáveis consideradas exógenas (densidade de árvores, serrapilheira, densidade do solo e raízes finas) não apresentaram erro de estimação.

3.3 Modelos baseados em grupos funcionais

A dispersão de sementes pequenas foi afetada diretamente pela remoção de fezes ($\beta = 0.65$, $p < 0.001$) e PT ($\beta = -0.30$, $p = 0.008$) e indiretamente por: GP ($\beta = 0.386$), raízes finas ($\beta = 0.088$), densidade do solo ($\beta = 0.105$),

serrapilheira ($\beta = 0.137$), abertura de dossel ($\beta = 0.081$) e densidade de árvores ($\beta = -0.060$) (FIGURA 6).

A dispersão de sementes médias foi influenciada diretamente por PP ($\beta = -0.41$, $p < 0.001$), densidade do solo ($\beta = 0.38$, $p = 0.002$) e remoção de fezes ($\beta = 0.45$, $p < 0.001$). As variáveis que influenciaram indiretamente a dispersão de sementes médias foram: densidade de árvores ($\beta = -0.052$), abertura de dossel ($\beta = 0.329$), serrapilheira ($\beta = 0.095$), raízes finas ($\beta = 0.176$) e BGP ($\beta = 0.269$) (FIGURA 7).

A dispersão de sementes grandes foram afetadas diretamente pela densidade do solo ($\beta = 0.36$, $p = 0.006$) e remoção de fezes ($\beta = 0.45$, $p < 0.001$). As variáveis que influenciaram indiretamente a dispersão de sementes grandes foram: serrapilheira ($\beta = 0.094$) e GP ($\beta = 0.265$) (FIGURA 8).

Dentre as variáveis que influenciaram diretamente o revolvimento de solo temos: remoção de fezes ($\beta = 0.35$, $p = 0.005$), densidade do solo ($\beta = 0.55$, $p < 0.001$) e BGP ($\beta = 0.28$, $p = 0.024$). Indiretamente, apenas a serrapilheira influenciou o revolvimento do solo ($\beta = 0.171$) (FIGURA 9).

A remoção de fezes aparece em todos os modelos e as variáveis que influenciam direta ou indiretamente essa função são as mesmas em todos os modelos, apenas os valores dos coeficientes de caminho são diferentes. Dessa forma, optamos em apresentar os resultados do melhor modelo ajustado, baseado no AIC, que é o modelo que leva em consideração a dispersão de sementes pequenas (Fig. 7). Diretamente, apenas GP influenciou a remoção de fezes ($\beta = 0.59$, $p < 0.001$). Indiretamente apenas a serrapilheira teve efeito indireto sobre a remoção de fezes ($\beta = 0.210$) (FIGURA 6).

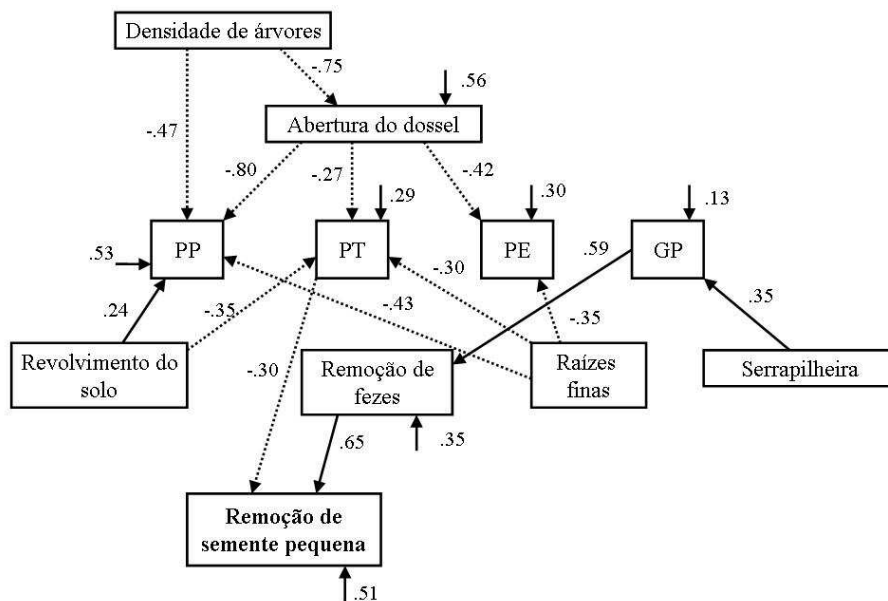


Figura 6 Resultado da análise de trilha para a dispersão de sementes pequenas, modelo baseado nos grupos funcionais. PT = pequeno telecoprídeo, PP = pequeno paracoprídeo, PE = pequeno endocoprídeo, GP = grande paracoprídeo. O modelo é o resultado de uma abordagem baseada em um modelo teórico (contendo todas as relações hipotéticas). A figura mostra um modelo mínimo adequado somente com interações significativas ($p < 0.05$, $N = 40$). Linha contínua representa o efeito positivo e linha pontilhada o efeito negativo. Valores ao lado das setas representam os coeficientes de caminho com valores estandardizados. Erros de estimação são apresentados em setas pequenas ao lado das variáveis. As variáveis consideradas exógenas (densidade de árvores, serrapilheira, densidade do solo e raízes finas) não apresentaram erro de estimação.

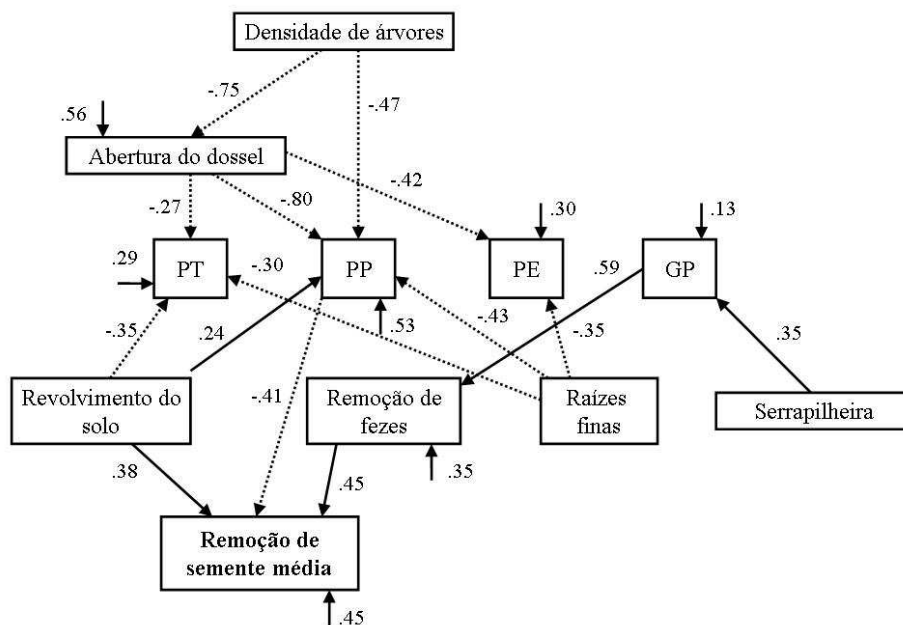


Figura 7 Resultado da análise de trilha para a dispersão de sementes médias, modelo baseado nos grupos funcionais. PT = pequeno teleoprídeo, PP = pequeno paracoprídeo, PE = pequeno endocoprídeo, GP = grande paracoprídeo. O modelo é o resultado de uma abordagem baseada em um modelo teórico (contendo todas as relações hipotéticas). A figura mostra um modelo mínimo adequado somente com interações significativas ($p < 0.05$, $N = 40$). Linha contínua representa o efeito positivo e linha pontilhada o efeito negativo. Valores ao lado das setas representam os coeficientes de caminho com valores estandardizados. Erros de estimação são apresentados em setas pequenas ao lado das variáveis. As variáveis consideradas exógenas (densidade de árvores, serrapilheira, densidade do solo e raízes finas) não apresentaram erro de estimação.

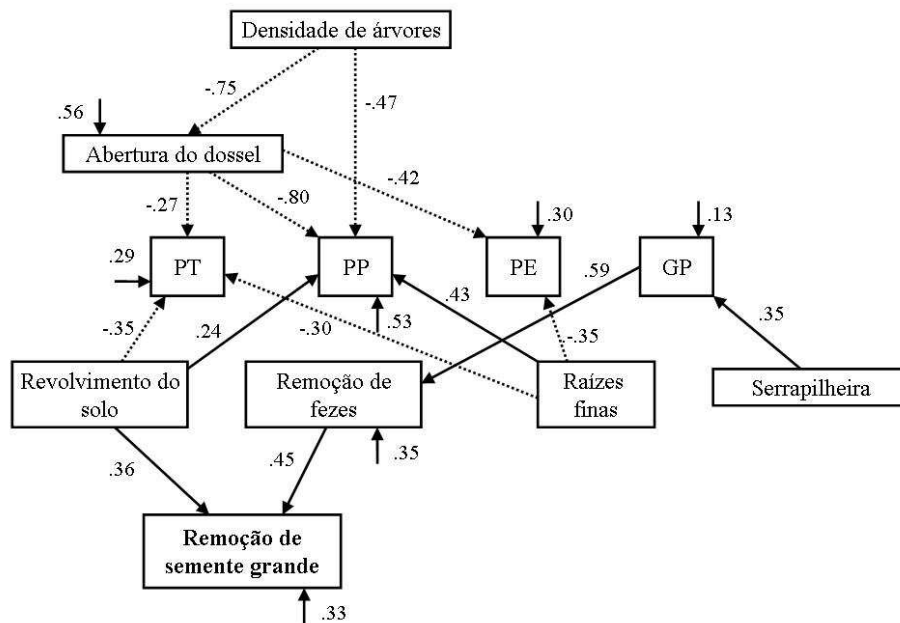


Figura 8 Resultado da análise de trilha para a dispersão de sementes grandes, modelo baseado nos grupos funcionais. PT = pequeno telecoprídeo, PP = pequeno paracoprídeo, PE = pequeno endocoprídeo, GP = grande paracoprídeo. O modelo é o resultado de uma abordagem baseada em um modelo teórico (contendo todas as relações hipotéticas). A figura mostra um modelo mínimo adequado somente com interações significativas ($p < 0.05$, $N = 40$). Linha contínua representa o efeito positivo e linha pontilhada o efeito negativo. Valores ao lado das setas representam os coeficientes de caminho com valores estandardizados. Erros de estimação são apresentados em setas pequenas ao lado das variáveis. As variáveis consideradas exógenas (densidade de árvores, serrapilheira, densidade do solo e raízes finas) não apresentaram erro de estimação.

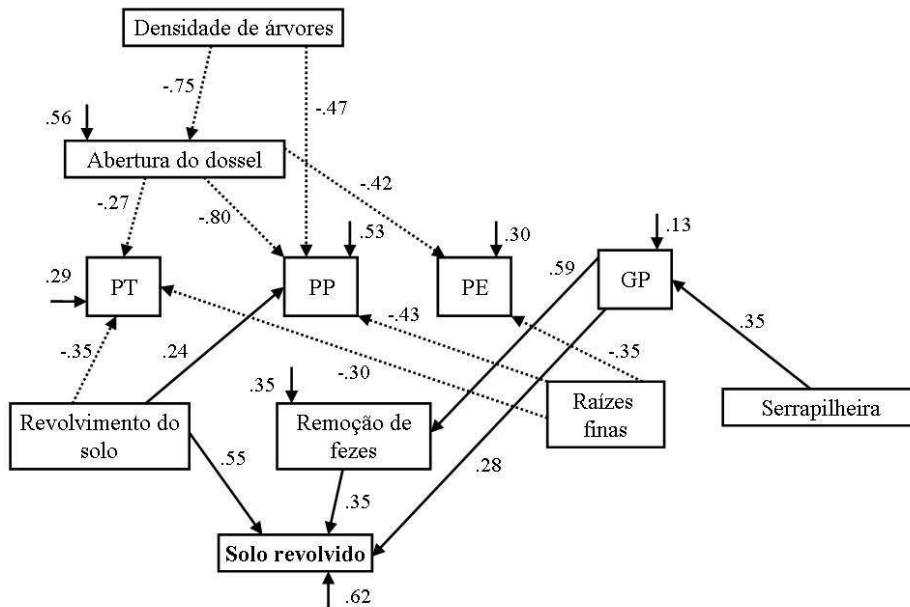


Figura 9 Resultado da análise de trilha para o solo revolvido, modelo baseado nos grupos funcionais. PT = pequeno telecoprídeo, PP = pequeno paracoprídeo, PE = pequeno endocoprídeo, GP = grande paracoprídeo. O modelo é o resultado de uma abodagem baseada em um modelo teórico (contendo todas as relações hipotéticas). A figura mostra um modelo mínimo adequado somente com interações significativas ($p < 0.05$, $N = 40$). Linha contínua representa o efeito positivo e linha pontilhada o efeito negativo. Valores ao lado das setas representam os coeficientes de caminho com valores estandardizados. Erros de estimação são apresentados em setas pequenas ao lado das variáveis. As variáveis consideradas exógenas (densidade de árvores, serrapilheira, densidade do solo e raízes finas) não apresentaram erro de estimação.

3.4 Efeito das variáveis ambientais sobre a abundância, riqueza e biomassa dos escarabeíneos

Para os efeitos das variáveis ambientais sobre as métricas da comunidade de besouros (riqueza, biomassa e abundância), baseamos os resultados no modelo com menor peso do AIC que considera a dispersão de sementes pequenas.

As variáveis ambientais que influenciaram diretamente a riqueza de espécies de besouros foram: abertura de dossel ($\beta = -0.61$, $p < 0.001$) e raízes finas ($\beta = -0.44$, $p < 0.001$). Indiretamente apenas a abundância de árvores influenciou a riqueza de besouros ($\beta = 0.458$) (FIGURA 3).

A biomassa de besouros foi influenciada diretamente pela abertura de dossel ($\beta = -0.44$, $p < 0.001$) e pelas raízes finas ($\beta = -0.53$, $p < 0.001$). Apenas a densidade de árvores influenciou indiretamente a biomassa de besouros ($\beta = 0.327$) (FIGURA 3).

As variáveis que influenciaram diretamente a abundância de besouros foram: abertura de dossel ($\beta = -0.40$, $p < 0.001$), densidade do solo ($\beta = 0.20$, $p = 0.020$) e raízes finas ($\beta = -0.47$, $p < 0.001$). Apenas a densidade de árvores influenciou indiretamente a abundância de besouros ($\beta = 0.297$) (FIGURA 3).

3.5 Interações entre as variáveis ambientais

A avaliação das interações entre as variáveis ambientais foi realizada através do modelo que avalia a interação dos grupos funcionais sobre a dispersão de sementes pequenas (FIGURA 7). Ocorreu interação apenas entre duas variáveis ambientais: densidade de árvores e abertura de dossel. A densidade de árvores influenciou diretamente a abertura de dossel ($\beta = -0.75$, $p < 0.001$)

(FIGURA 7). A densidade do sub-bosque e o número de espécies de árvores não foram contemplados em nenhum modelo avaliado.

4 DISCUSSÃO

Os modelos baseados nos grupos funcionais apresentaram o melhor ajuste. Isso se deve a um maior refinamento dos dados, já que a separação da comunidade em grupos funcionais é apresentada em diversos trabalhos como uma métrica da comunidade que apresenta maior poder de explicação sobre as funções ambientais (BARRAGÁN et al., 2011; KREMEN, 2005).

Dentre todos os modelos avaliados, a remoção de fezes apresentou correlação positiva com todas as outras funções avaliadas. Todas as variáveis avaliadas que podem influenciar a remoção de fezes irão se correlacionar mesmo que de maneira indireta com a dispersão de sementes pequenas, médias e grandes, e com o revolvimento de solo. Outros trabalhos também relatam que a remoção de fezes está relacionada com a execução de outras funções (BRAGA et al., 2012; BRAGA et al., 2013; GIRALDO et al., 2011). Este resultado já era esperado, pois a remoção de fezes é considerada uma função primária, já que dela depende diretamente a execução de todas as outras funções executadas pelos besouros (NICHOLS; GARDNER, 2011).

4.1 Interações considerando riqueza, biomassa e abundância de escarabeíneos

Nem todas as métricas da comunidade de escarabeíneos apresentaram relação com as funções ambientais. Em nenhum dos modelos, a riqueza se relaciona de maneira direta ou indireta com as funções avaliadas. Esse parâmetro da comunidade não é um bom medidor de funções ambientais (DANGLES; MALMQVIST, 2004; HOOPER et al., 2005; SMITH; KNAPP, 2003). Dessa forma, as funções ambientais estão mais associadas com outros atributos da comunidade, como abundância, biomassa e grupo funcional de escarabeíneos

(BARRAGÁN et al., 2011; DANGLES, 2012; REIS et al., 2009; REIS et al., 2011).

A abundância de escarabeíneos apresentou relação direta com a remoção de fezes, dispersão de sementes grandes e médias, e relação indireta através da remoção de fezes com sementes pequenas e revolvimento de solo. Outros trabalhos realizados, avaliando a importância da abundância dos besouros sobre as funções ambientais, demonstram que esse atributo se correlaciona positivamente com as funções (ANDRESEN; LEVEY, 2004; DANGLES; MALMQVIST, 2004; GIRALDO, 2011; HOOPER et al., 2005). Contradizendo a literatura existente, nossos resultados indicam um efeito direto e indireto negativo da abundância de escarabeíneos na realização de todas as funções. Acreditamos que provavelmente esse aumento da abundância está associado a besouros pequenos, que se mostraram pouco eficientes na realização das funções (ANDRESEN, 2002; BRAGA et al., 2013; DOUBE, 1990; FEER, 1999;). Um exemplo disso foram os modelos baseados em grupos funcionais, onde os pequenos besouros tiveram pouca influência sobre as funções.

Acreditamos que se esse aumento da abundância está associado aos pequenos besouros, esses resultados podem mascarar resultados mais importantes, como a redução na abundância de besouros grandes, já que tanto a biomassa como o grupo dos besouros grandes paracoprídeos (GP) foram as variáveis mais importantes para explicar a realização das funções, o que é relatado também em outros trabalhos (AMÉZQUITA; FAVILA, 2010; DANGLES, 2012; ESTRADA; COATES-ESTRADA, 1991; SHEPHERD; CHAPMAN, 1998; SLADE, 2007).

4.2 Interações considerando grupos funcionais

Entre os grupos funcionais, GP foi o único grupo que teve relação positiva direta com remoção de fezes e revolvimento de solo. É conhecido que os besouros grandes são capazes de remover maior quantidade de fezes e revolver mais solo do que os besouros pequenos, e através dessas fezes, por uma ação involuntária (ANDRESEN; FEER, 2005; NICHOLS et al., 2008), dispersaram uma maior quantidade de sementes. O grupo dos paracoprídeos também é conhecido como o grupo funcional mais eficiente na realização das funções ambientais (ANDRESEN, 1999; ESTRADA; COATES-ESTRADA, 1991; SHEPHERD; CHAPMAN, 1998;).

Outros grupos funcionais têm relação direta negativa sobre algumas funções ambientais, como PT em dispersão de sementes pequenas e PP em dispersão de sementes médias. Era esperada uma relação positiva entre besouros pequenos e a dispersão de sementes pequenas, e talvez dispersão de sementes médias, já que além dos besouros grandes, as sementes pequenas também sofreriam a ação do grupo dos besouros pequenos. Acreditamos que esse efeito negativo indica que o aumento da abundância dos besouros pequenos está associado a locais com baixa abundância de besouros grandes (AMÉZQUITA; FAVILA, 2010; LARSEN et al., 2005).

4.3 Interações das variáveis ambientais

Além da associação direta das métricas da comunidade, as variáveis ambientais também podem influenciar as funções ambientais de maneira direta, sem o intermédio dos besouros. A densidade do solo se mostrou importante na dispersão de sementes médias e grandes e no revolvimento do solo. Solos mais densos possuem maior peso, por isso representam mais solo revolvido.

Acreditamos que uma maior densidade do solo possa levar a uma ruptura na funcionalidade do sistema, seja de maneira direta ou indireta através do impacto sobre os besouros, contudo, isso seria apenas em situações extremas de compactação, o que não é o nosso caso, já que trabalhamos apenas com áreas de florestas.

A maior densidade do solo está associada à redução da matéria orgânica e aumento da profundidade do perfil (BRADY, 1989; SOUZA et al., 2004), já a quantidade de raízes finas se encontra em perfis superiores e com maior quantidade de matéria orgânica (ESPELETA; CLARK, 2007; JACKSON et al., 1996; LEUSCHNER et al., 2006), ou seja, solos com grandes quantidades de raízes finas apresentam menor densidade. A densidade do solo apresentou uma relação positiva com a dispersão de sementes médias e grandes. Dentro dos modelos com riqueza, biomassa e abundância observamos que as raízes finas influenciam negativamente a biomassa dos besouros, variável que possui uma grande influência indireta, através da remoção de fezes, na dispersão de sementes médias e grandes. Portanto, pode não ser a relação entre a densidade do solo e de sementes o que realmente importa nessa interação, e sim a quantidade de raízes finas que pode ser vista como um fator negativo para os besouros e suas funções associadas. Podemos observar também que o efeito da densidade do solo sobre a abundância de besouros é positivo, o contrário do efeito das raízes finas que é negativo. As raízes finas também influenciam direta e negativamente a riqueza e na abundância de besouros.

A perda de riqueza de besouros não mostrou nenhuma relação com as funções ambientais, já a abundância afetou negativamente (ver acima). O efeito negativo da quantidade de raízes finas sobre a abundância provavelmente está relacionada à diminuição da abundância dos besouros pequenos. Esses besouros pequenos são mais influenciados por camadas superiores do solo, onde se encontra maior quantidade de raízes finas, e isso é devido a sua capacidade de

construir túneis menos profundos quando comparado com os besouros grandes (HALFFTER; EDMOUNDS, 1982; HANSKI; CAMBEFORT, 1991).

Os escarabeíneos possuem uma estreita relação com o solo devido as suas necessidades alimentares e hábitos de nidificação (HANSKI; CAMBEFORT, 1991; HALFFTER; EDMONDS, 1982), portanto, impactos no solo apresentam grande possibilidade de afetar direta ou indiretamente a comunidade e as funções ambientais realizadas pelos escarabeíneos.

Depois das raízes finas, a abertura do dossel foi a variável ambiental mais importante para explicar as funções ambientais, isso de maneira negativa e indireta através da biomassa e da abundância de besouros. A abertura do dossel proporciona mudanças microclimáticas, como o aumento da temperatura e da radiação solar e conseqüente redução na umidade que afetam os insetos (BOS, 2007; CHOWN, 2001; LOBO et al., 1998). Vários trabalhos já têm demonstrado a importância da estrutura da vegetação na formação de um microclima determinante para o estabelecimento dos besouros (LUMARET, 1983; MENENDEZ; GUTIERREZ, 2004; MARTINEZ; MONTES-DE-OCA, 1994). Nos trópicos, a abertura do dossel se mostra como um dos fatores determinantes para a manutenção da composição e da estrutura dos escarabeíneos (HALFFTER; ARELLANO, 2002; HALFFTER; MATTHEWS, 1966;), como foi observado em nossos modelos. A abertura de dossel pode ter atuado diretamente nas funções ambientais, já que a abertura do habitat leva ao ressecamento dos bolos fecais (HALFFTER; EDMOUNDS, 1982; HANSKI; CAMBEFORT, 1991), o que pode influenciar a remoção de fezes e secundariamente a dispersão de sementes e o revolvimento do solo.

A densidade de árvores afeta diretamente a abertura de dossel. Já é conhecido que uma redução na densidade de árvores leva a um efeito negativo na abertura das florestas, e por esse caminho influencia a comunidade de besouros. A densidade de árvores também pode influenciar outras variáveis que

não foram abordadas nesse trabalho, que estão relacionadas com os besouros, como exemplo a estrutura da comunidade de mamíferos (NICHOLS et al., 2009).

A serrapilheira foi um fator importante para a realização das funções ambientais. Apesar de não aparecer nos modelos que abordam riqueza, abundância e biomassa dos besouros, e não ter nenhuma relação direta com as funções ambientais, a serrapilheira foi a única variável que influenciou diretamente a GP, uma das principais características da comunidade de besouros responsável pela realização das funções (ver acima). A serrapilheira pode afetar a comunidade de besouros (NYEKO, 2009), mas nada se sabe sobre esse efeito sobre os grupos funcionais.

Dentro dos grupos funcionais observamos que PT, PP e PE sofrem influência de algumas variáveis ambientais, como a densidade de árvores, a abertura de dossel, a densidade do solo e as raízes finas, assim como riqueza de espécies, exceto densidade de solo. Apesar de apenas PP e PT apresentarem efeito sobre as funções, na dispersão de sementes médias e pequenas, respectivamente, não podemos ignorar essas métricas já que nosso trabalho avalia as funções ambientais de maneira quantitativa.

Os modelos baseados nos grupos funcionais foram os que apresentaram o melhor ajuste dentre os fatores avaliados. Isso já era esperado, uma vez que outros trabalhos (BARRAGÁN et al., 2011; BRAGA et al., 2013; SLADE, 2007;) mostram que grupos funcionais são parâmetros que apresentam maior poder de explicação sobre as funções ambientais se comparados com outras métricas da comunidade, como a riqueza, biomassa e a abundância.

5 CONCLUSÃO

Entender a interação entre uma gama de variáveis em sistemas naturais é um trabalho complexo e deve ser avaliado com cautela, já que nem todas as variáveis que podem influenciar o nosso modelo foram mensuradas. Mesmo assim, podemos obter valiosos resultados que nos mostram como pode se comportar a realização de algumas funções ambientais sobre a influência do meio ambiente e suas interações com as comunidades naturais. Mostramos também que, as funções ambientais executadas pelos escarabeíneos, além de passar pelas ações dos besouros, sofrem interferência direta e indireta de algumas variáveis ambientais, que não podem deixar de ser consideradas quando o foco do trabalho é a avaliação das funções ambientais executadas por um grupo de organismos.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, S. S. P.; LOUZADA, J. N. C. Estrutura da comunidade de Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) em fitofisionomias do Cerrado e sua importância para a conservação. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 38, n. 1, p. 32-43, fev. 2009.
- AMÉZQUITA, S.; FAVILA, M. E. Removal rates of native and exotic dung by dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) in a fragmented tropical rain forest. **Environmental Entomology**, College Park, v. 39, n. 2, p. 328-336, Apr. 2010.
- ANDRESEN, E. Dung beetles in a central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. **Ecological Entomology**, Sheffield, v. 27, n. 3, p. 257-270, June 2002.
- ANDRESEN, E. Seed dispersal by monkey and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. **Biotropica**, St. Louis, v.31, n.1, p.145-158, Mar. 1999.
- ANDRESEN, E.; FEER, F. The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. In: FORGET, P. M.; LAMBERT, J.; HULME, P.; VANDER, W. S. (Ed.). **Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment**. Wallingford: CABI International, 2005. p. 331-349.
- ANDRESEN, E.; LEVEY, D. J. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. **Oecologia**, Berlin, v. 139, n. 1, p. 45-54, Mar. 2004.
- ARBUCKLE, J. L. **AMOS users' guide: version 3.6**. Chicago: SPSS, 1997.

BALVANERA, P.; URIARTE, M.; ALMEIDA-LEÑERO, L.; ALTESOR, A.; DECLERCK, F.; GARDNER, T.; HALL, J.; LARA, A.; LATERRA, P.; PEÑACLAROS, M.; MATOS, D. M. S.; VOGL, A. L.; ROMERO-DUQUE, P.; ARREOLA, L. F.; CARO-BORRERO, A. P.; GALLEGO, F.; JAIN, M.; LITTLE, C.; XAVIER, R. O.; PARUELO, J. M.; PEINADO, J. E.; POORTER, L.; ASCARRUNZ, N.; CORREA, F.; CUNHA-SANTINO, M. B.; HERNÁNDEZ-SÁNCHEZ, P.; VALLEJOS, M. Ecosystem services research in Latin America: the state of the art. **Ecosystem Services**, Amsterdam, v. 2, p. 56-70, Dec. 2012.

BARRAGÁN, F.; MORENO, C. E.; ESCOBAR, F.; HALFFTER, G.; NAVARRETE. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. **Plos One**, San Francisco, v. 6, n. 3, p. e17976. Mar. 2011. doi:10.1371/journal.pone.0017976.

BOS, M. M.; STEFFAN-DEWENTER, I.; TSCHARNTKE, T. The contribution of cacao agroforests to the conservation of lower canopy ant and beetle diversity in Indonesia. **Biodiversity and Conservation**, London, v. 16, n. 8, p. 2429-2444, July 2007.

BRADY, N. C. **Natureza e propriedades dos solos**. 7.ed. São Paulo: Freitas Bastos, 1989. 878p.

BRAGA, R. F.; KORASAKI, V.; ANDRESEN, E.; LOUZADA, J. Dung beetle community and functions along a habitat-disturbance gradient in the Amazon: a rapid assessment of ecological functions associated to biodiversity. **PlosOne**, San Francisco, v.8, n. 2, Feb. 2013. e57786. doi:10.1371/journal.pone.0057786.

BRAGA, R. F.; KORASAKI, V.; AUDINO, L.; LOUZADA, J. Are dung beetles driving dung-fly abundance in traditional agricultural areas in the Amazon? **Ecosystems**, Nova Iorque, v.15, n. 7, p.1173-1181, Nov. 2012.

CHOWN, S. L. Physiological variation in insects: hierarchical levels and implications. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 47, n. 7, p. 649-660, July 2001.

COSTA, M. H.; FOLEY, J. A. Combined effects of deforestation and doubled atmospheric CO₂ concentrations on the climate of Amazonia. **Journal of Climate**, Madison, v.13, n. 1, p.18–34, Jan. 2000.

COSTANZA, R.; D'ARGE, R.; GROOTM, R.; FARBER, S.; GRASSO, M.; HANNON, B.; LIMBURG, K.; NAEEM, S.; O'NEILL, R. V.; PARUELO, J.; RASKIN, R. G.; SUTTON, P.; VAN DEN BELT, M. The value of the world's ecosystem services and natural capital. **Nature**, v. 387, p. 253 – 260, May 1997.

DAILY, G.C.; ALEXANDER, S. E.; EHRLICH, P. R.; GOULDER, L. H.; LUBCHENCO, J.; MATSON, P. A.; MOONEY, H. A.; POSTEL, S.; SCHNEIDER, S. H.; TILMAN, D.; WOODWELL, G. M. Ecosystem services: benefits supplied to human societies by natural ecosystems. **Issues in Ecology**, Massachusster, v. 2, p.1–16, 1997.

DANGLES, O.; CARPIO. C.; WOODWARD, G. Size-dependent species removal impairs ecosystem functioning in a large-scale tropical field experiment. **Ecology**, Washington, v.93, n.12, p.2615-2625, Dec. 2012.

DANGLES, O.; MALMQVIST, B. Species richnessdecomposition relationships depend on species dominance. **Ecology Letters**, Oxford, v. 7, n. 5, p. 395–402, May 2004.

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

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA – EMBRAPA; CONSELHO NACIONAL DE PREVIDÊNCIA SOCIAL - CNPS. **Manual de métodos de análise de solo**. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 1997. 212p.

ESPELETA, J. F.; CLARK, D. A. Multi-scale variation in fine-root biomass in a tropical rain forest: a seven-year study. **Ecological Monographs**, Miami, v. 77 n.3, p. 377–404, Aug. 2007.

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

FARIAS, S. A.; SANTOS, R. C. Modelagem de equações estruturais e satisfação do consumidor: Uma investigação teórica e prática. **Revista de Administração Contemporânea**, Curitiba, v. 4, n. 3, p. 107-132, 2000.

FEER, F. Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.15, n. 2, p.129-142, Mar. 1999.

FOLEY, J. A.; ASNER, G. P.; COSTA, M. T.; COE, M. T.; DEFRIES, R.; GIBBS, H. K.; HOWARD, E. A.; OLSON, S.; PATZ, J.; RAMANKUTTY, N.; SNYDER, P. Amazonia revealed: forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. **Frontiers in Ecology and Environment**, Madison, v.5, n.1, p.25-32, Feb. 2007.

FRAZER, G. W.; CANHAM, C. D.; LERTZMAN, K. P. **Gap light analyzer (GLA)**: imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs. Users manual and program documentation, version 2. New York: Millbrook, 1999.

GARDNER, T. A. et al. A social and ecological assessment of tropical land-uses at multiple scales: the Sustainable Amazon Network. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B**, London, v.368, n. 1619, p. 20120166-20120166, June, 2013.

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

GIRALDO, C.; ESCOBAR, F.; CHARÁ, J. D.; CALLE, Z. The adoption of silvopastoral systems promotes the recovery of ecological processes regulated by dung beetles in the Colombian Andes. **Insect Conservation and Diversity**, Malden, v. 4, n. 2, p.115-122, May. 2011.

GRACE, J.B. **Structural equation modelling and natural systems**. Cambridge: Cambridge University Press, 2006, 378p.

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

HALFFTER, G.; EDMONDS, W. D. **The nesting behavior of dung beetles (scarabaeinae). an ecological and evolutive approach**. Veracruz: Instituto de Ecología, 1982. 176 p.

HALFFTER, G.; MATTHEWS, E. G. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). **Folia Entomológica Mexicana**, México, n. 12-14, p. 1312, 1966.

HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. **Dung beetle ecology**. Princeton: Princeton University Press, 1991. 481p.

HOOPER, D. U. F.; CHAPIN II, F. S.; EWEL, J. J.; HECTOR, A.; INCHAUSTI, P.; LAVOREL, S.; LAWTON, J. H.; LODGE, D. M.; LOREAU, M.; NAEEM, S.; SCHMID, B.; SETALA, H.; SYMSTAD, A. J.; VANDERMEER, J.; WARDLE, D. A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, Washington, v.75, n.1, p. 3-35, Feb. 2005.

IRIONDO, J. M.; ALBERT, M. J.; ESCUDERO, A. Structural equation modelling: an alternative for assessing causal relationships in threatened plant populations, **Biological Conservation**, Oxford, v. 113, n.3, p. 367-377, Oct. 2003.

JACKSON, R. B.; CANADELL, J.; EHLERINGER, J. R.; MONEY, H. A.; SALA, O. E.; SCHULZE, E. D. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. **Oecologia**, New York, v. 108, n.3, p. 389-411, Nov. 1996.

KLINE, R. B. **Principles and practices of structural equation modeling**. New York: Guilford, 1998.

KORASAKI, V.; MORAIS, J. W.; BRAGA, R. F. Macrofauna. In: MOREIRA, F.; ZANETTI, R. (Ed.). **Ecosistema do solo**. Lavras: UFLA. No prelo.

KREMEM, C. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? **Ecology Letters**, Oxford, v.8, n. 5, p.468-479, May 2005.

LARSEN, T. H.; WILLIAMS, N. M.; KREMEN, C. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. **Ecology Letters**, Oxford, v. 8, n.5, p. 538-547, May 2005.

LEUSCHNER, C.; WIENS, M.; HARTEVELD, M.; HERTEL, D.; TJITROSEMITO, S. Patterns of fine root mass and distribution along a disturbance gradient in a tropical montane forest, Central Sulawesi (Indonesia). **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 283, n.1-2, p.163-174, May 2006.

LOBO, J. M.; LUMARET, J. P.; JAY-ROBERT, P. Sampling dung beetles in the French mediterranean area: effects of abiotic factors and farm practices. **Pedobiologia**, Jena, v. 42, n.3 p. 252-266, July 1998.

LOUZADA, J.N.C.; LIMA, A. P.; MATAVELLI, R.; ZAMBALDI, L.; BARLOW, J. Community structure of dung beetles in Amazonian savannas: role of fire disturbance, vegetation and landscape structure. **Landscape Ecology**, New York, v. 25, n.5, p. 631-641, Apr. 2010.

LUMARET, J. P. Structure des peuplements de coprophages Scarabaeidae en région méditerranéenne française : relations entre les conditions écologiques et quelques paramètres biologiques des espèces. **Bulletin Societe Entomologie Francais**, Paris, v. 88, n. 7-8, p. 481-495, 1983.

MALHI, Y.; ARAGÃO, L. E. O. C.; METCALFE, D. B.; PAIVA, R.; QUESADAS, C. A.; ALMEIDA, S.; ANDERSON, L.; BRANDO, P.; CHAMBERS, J. Q.; COSTA, A. C.L.; HUTYRA, L. R.; OLIVEIRA, P.; PATIÑO, S.; PYLE, E. H.; ROBERTSON, A. L.; TEIXEIRA, L. M. Comprehensive assessment of carbon productivity, allocation and storage in three Amazonian forests. **Global Change Biology**, Somerset, v. 15, n. 5, p. 1255-1274, 2009.

MALHI, Y.; GRACE J. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. **Trends Ecology and Evolution**, London, v.15, n. 8, p.332–37, Aug. 2000.

MARTINEZ, I. M.; MONTES-DE-OCA, E. T. Observaciones sobre algunos factores microambientales y El ciclo biológico de dos especies de escarabajos rodadores (Coleoptera, Scarabaeidae, Canthon). **Folia Entomologica Mexicana**, Jalapa, v.91, p.47-59, 1994.

MELILLO, J. M.; HOUGHTON, R. A.; KICKLIGHTER, D. W.; MCGUIRE, A. D. Tropical deforestation and the global carbon budget. **Annual Review of Energy and the Environment**, Palo Alto, v. 21, p. 293–310, 1996.

MENENDEZ, R.; GUTIERREZ, D. Shifts in habitat associations of dung beetles in northern Spain: climate change implications. **Ecoscience**, Quebec, v.11, n.3, p.329–337, 2004.

METCALFE, D. B. et al. A method for extracting plant roots from soil which facilitates rapid sample processing without compromising measurement accuracy. **New Phytologist**, Malden, v.174, n.3, p.697-703, 2007.

MYERS, N. Environmental services of biodiversity. **Proceefings National Academy Science, United States of American**, Washington, v.93, p.2764-2769, Apr. 1996.

MYERS, N. The world's forests and their ecosystem services. In: DAILY, G.C. (Ed). **Nature's services: societal dependence on natural ecosystems**. Washington: Island Press, 1997.

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

NICHOLS, E ; GARDNER, T. A. Dung beetles as a candidate study taxon in applied biodiversity conservation research. In: SIMMONS, L. W.; RIDSDILL-SMITH, J. (Org.). **Dung beetle ecology and evolution**. New York: Wiley-Blackwell, 2011.

NICHOLS, E.; GARDNER, T. A.; PERES, C. A.; SPECTOR, S. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. **Oikos**, Malden, v. 118, n.4, p. 481-487, Apr. 2009.

NICHOLS, E.; SPECTOR, S.; LOUZADA, J.; LARSEN, T.; AMEZQUITA, S.; FAVILA, M.E. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. **Biological Conservation**. 141(6), 1461-1474, June. 2008.

NICHOLSON, E.; MACE, G. M.; ARMSWORTH, P. R.; ATKISON, G.; BUCKLE, S.; CLEMENTS, T.; EWERS, R. N.; FA, J. E.; GARDNER, T. A.; GIBBONS, J.; GRENYER, R.; METCALFE, R.; MOURATO, S.; MUÛLS, M.; OSBORN, D.; REUMAN, D. C.; WATSON, C.; MILNER-GULLAND, E. J. Priority research areas for ecosystem services in a changing world. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v.46, n.6, p.1139–1144, Dec. 2009.

NOBRE, C. A.; SELLERS P. J.; SHUKLA, J. Amazonian deforestation and regional climate change. **Journal of Climate**, Boston, v. 4, n.10, p. 957–87, Oct. 1991.

NYEKO, P. Dung beetle assemblage and seasonality in primary forest and forest fragments on agricultural landscapes in Budongo, Uganda. **Biotropica**, Washington, v. 41, n. 4, p. 476-489, July. 2009.

RANGANATHAN, J.; RAUDSEPP-HEARNE, C.; LUCAS, N.; IRWIN, F.; ZUREK, M.; BENNETT, K.; ASH, N.; WEST, P. **Ecosystem services: a guide for decision makers**. Washington: World Resources Institute, 2008. 80p.

REISS, J.; BAILEY, R. A.; PERKINS, D. M.; PLUCHINOTTA, A.; WOODWARD, G. Testing effects of consumer richness, evenness and body size on ecosystem functioning. **Journal of Animal Ecology**, Malden, v. 80, n. 6, p. 1145-1154, Nov. 2011.

REISS, J.; BRIDLE, J. R.; MONTOYA, J. M. ; WOODWARD, G. Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. **Trends in Ecology and Evolution**, New York, v. 24, n. 9, p. 505-514, July 2009.

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

SLADE, E.M.; DARREN, J.M.; VILLANUEVA, J.F.; LEWIS, O.T. Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 76, n. 6, p. 1094-1104, Nov. 2007.

SMITH, M. D.; KNAPP, A. K. Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. **Ecology Letters**, Malden, v. 6, n. 6, p. 509–517, June 2003.

SOUZA, Z. M.; LEITE, J. A.; BEUTLER, A. N. Comportamento de atributos físicos de um Latossolo Amarelo sob agroecossistemas do Amazonas. **Engenharia Agrícola**, Jaboticabal, v. 24, n. 4, p. 654-662, dez. 2004.

STONE, A. I. ; LIMA, E. M. ; AGUIAR, G. F. S.; CAMARGO, C. C.; FLORES, T. A.; KELT, D. A.; MARQUES-AGUIAR, S. A.; QUEIROZ, J. A. L.; RAMOS, R. M.; SILVA JÚNIOR, J. S. Non-volant mammalian diversity in fragments in extreme eastern Amazonia. **Biodiversity and Conservation**, Dordrecht, v. 18, n. 6, p. 1685-1694, Jun. 2009.

WRIGHT, S. Correlation and causation. **Journal of Agricultural and Research**, Washington, v.20, p.557-585, 1921.

CONCLUSÃO GERAL

A simplificação do habitat na Floresta Amazônica nem sempre atuará de maneira negativa sobre as funções ambientais. Quantitativamente, algumas funções até são beneficiadas com a simplificação do habitat. Isso se deve ao fato de que algumas espécies possam ser beneficiadas dentro de alguns sistemas perturbados e, associadas a essas espécies, características importantes na realização das funções como tamanho e guilda funcional também são beneficiadas.

Apesar do efeito positivo sobre algumas funções, a perda do habitat faz com que a correlação entre a realização das funções seja perdida, e isso é preocupante, pois elas se complementam para a total funcionalidade dos ecossistemas. Ambiente de florestas primárias mantém essas correlações que são perdidas conforme o habitat é simplificado. Medir apenas uma função de um gama de funções que se completam deve ser avaliado com moderação, já que o aumento na realização de uma função ambiental pode mascarar um efeito negativo sobre outra, colocando em risco a manutenção de um ecossistema.

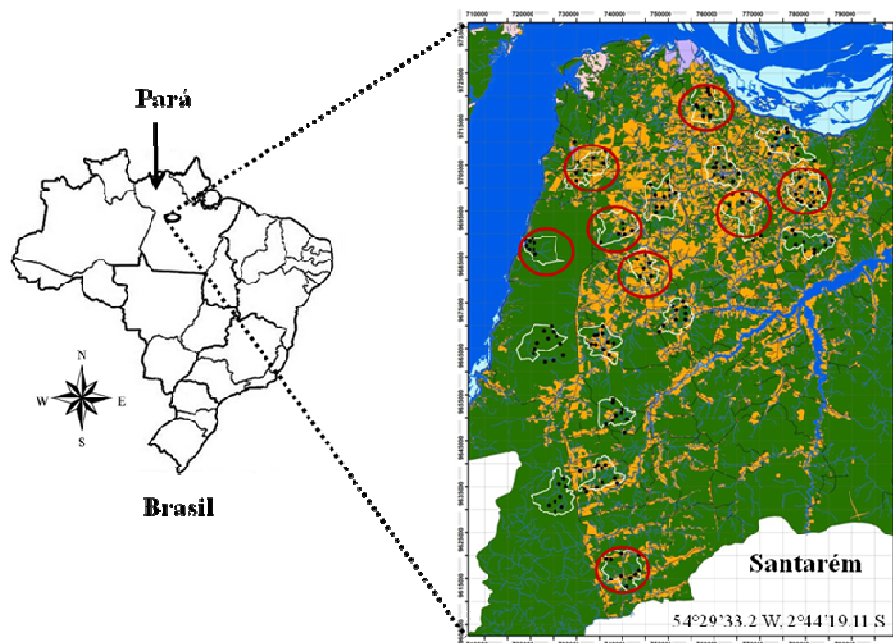
Dentre as métricas da comunidade avaliada, os índices de diversidade funcional não foram bons preditores na realização das funções ambientais. A riqueza, biomassa e abundância se mostram importantes quando associados às características das espécies importantes na realização das funções. Os grandes e os paracoprídeos foram as características mais importantes associadas às funções ambientais. Dentre as métricas da comunidade por nós avaliadas, os grupos funcionais mostraram maior poder de explicação para a realização das funções ambientais.

A execução das funções ambientais, além de ser influenciada pela ação direta das métricas da comunidade dos besouros escarabeíneos, sofre ação direta e indireta das variáveis do ambiente. Devido a isso, as variáveis ambientais

devem ser avaliadas junto com as métricas da comunidade para obter um resultado preciso sobre os impactos no ambiente e seus resultados na realização das funções ecológicas. Entender a interação entre uma gama de variáveis em sistemas naturais é um trabalho complexo e deve ser avaliado com cautela, já que nem todas as variáveis que podem influenciar o nosso modelo foram mensuradas. Mesmo assim, podemos obter valiosos resultados que nos mostram como pode se comportar a realização de algumas funções ambientais sobre a influência do meio ambiente e suas interações com as comunidades naturais.

APÊNDICES

- APÊNDICE A. Área de estudo do projeto “Sustentabilidade dos usos da terra na Amazônia Oriental – Rede Amazônia Sustentável (RAS)”, município de Santarém, estado do Pará, norte do Brasil. As microbacias são delimitadas por linhas brancas. Microbacias estudadas neste trabalho estão circuladas em vermelho. Em verde áreas de floresta (primária e secundária), em amarelo sistemas de uso do solo não florestal (pastagem, agricultura). Cursos de água são representados por áreas azuis e as estradas pelas linhas pretas. Os pontos pretos representam a localização dos transectos. 153
- APÊNDICE B. Número de transectos marcados em 4 sistemas de uso do solo dentro do projeto: “Sustentabilidade dos usos da terra na Amazônia Oriental – Rede Amazônia Sustentável (RAS)” em Santarém, Pará, Brasil..... 154
- APÊNDICE C. Número de indivíduos por espécie, tribos e grupo funcional de escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae), coletados em coletados em quatro sistemas de uso da terra, Santarém, Pará, Brasil. FP = floresta primária, FS = floresta secundária, PA = pastagem, AM = agricultura mecanizada. PT = pequeno telecoprídeo, PP = pequeno paracoprídeo, PE = pequeno endocoprídeo, MT = médio telecoprídeo, MP = médio paracoprídeo, GT = grande telecoprídeo, GP = grande paracoprídeo..... 155
- APÊNDICE D. A. Média do solo revolvido e fezes removidas (\pm SE) e B. Média do número de semente removida (%) pelos besouros escarabeíneos, coletados em quatro sistemas de uso da terra, Santarém, Pará, Brasil. FP = floresta primária, FS = floresta secundária, PA = pastagem, AM = agricultura mecanizada. Letras diferentes em barras de mesma cor apresentam diferença significativa pelo análise de contraste de médias $p < 0.05$ 159



APÊNDICE A. Área de estudo do projeto “Sustentabilidade dos usos da terra na Amazônia Oriental – Rede Amazônia Sustentável (RAS)”, município de Santarém, estado do Pará, norte do Brasil. As microbacias são delimitadas por linhas brancas. Microbacias estudadas neste trabalho estão circuladas em vermelho. Em verde áreas de floresta (primária e secundária), em amarelo sistemas de uso do solo não florestal (pastagem, agricultura). Cursos de água são representados por áreas azuis e as estradas pelas linhas pretas. Os pontos pretos representam a localização dos transectos.

APÊNDICE B. Número de transectos marcados em quatro sistemas de uso do solo dentro do projeto: “Sustentabilidade dos usos da terra na Amazônia Oriental – Rede Amazônia Sustentável (RAS)” em Santarém, Pará, Brasil

Bacia	Número de transectos por sistema de uso do solo				Número total de transectos
	Floresta primária	Floresta secundária	Agricultura Mecanizada	Pastagem	
1	2	3	2	2	9
2	5	0	2	3	10
3	3	1	2	2	8
4	3	2	1	3	9
5	1	4	0	1	6
6	8	0	0	0	8
7	6	2	0	0	8
Total	28	12	7	11	58

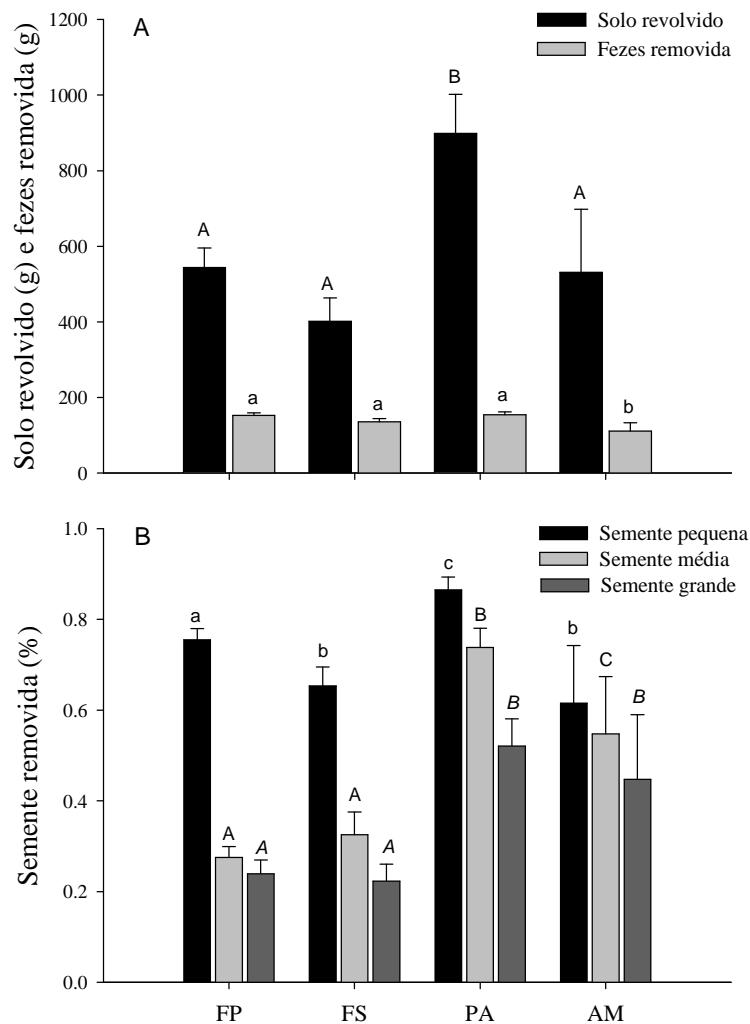
APÊNDICE C. Número de indivíduos por espécie, tribos e grupo funcional de escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae), coletados em coletados em quatro sistemas de uso da terra, Santarém, Pará, Brasil. FP = floresta primária, FS = floresta secundária, PA = pastagem, AM = agricultura mecanizada. PT = pequeno telecoprídeo, PP = pequeno paracoprídeo, PE = pequeno endocoprídeo, MT = médio telecoprídeo, MP = médio paracoprídeo, GT = grande telecoprídeo, GP = grande paracoprídeo.

Tribo/Espécie	Número de indivíduos					
	Grupo Funcional	FP	FS	PA	AM	Total
ATEUCHINI						
<i>Ateuchus</i> aff. <i>candezei</i> (Harold, 1868)	pp	252	28	0	0	280
<i>Ateuchus</i> aff. <i>murrayi</i> (Harold, 1868)	pp	252	13	0	0	265
<i>Ateuchus</i> aff. <i>romani</i> (Boucamont, 1927)	pp	6	0	0	0	6
<i>Ateuchus</i> aff. <i>striatulus</i> (Borre, 1886)	pp	0	2	0	0	2
<i>Ateuchus connexus</i> (Harold, 1868)	pp	29	4	0	0	33
<i>Ateuchus</i> sp.1	pp	35	22	0	0	57
<i>Ateuchus</i> sp.2	pp	66	1	0	0	67
<i>Canthidium</i> (<i>Canthidium</i>) aff. <i>deyrollei</i> (Harold, 1867)	pp	1489	94	0	0	1583
<i>Canthidium</i> (<i>Canthidium</i>) aff. <i>gerswtcheri</i> (Harold, 1867)	pp	21	5	0	0	26
<i>Canthidium</i> (<i>Canthidium</i>) aff. <i>lentum</i> (Erichson, 1847)	pp	10	2	0	1	13
<i>Canthidium</i> (<i>Canthidium</i>) <i>barbacenicum</i> (Borre, 1886)	pp	48	135	609	27	819
<i>Canthidium</i> (<i>Canthidium</i>) <i>multipunctatum</i> (Balthasar, 1939)	pp	0	8	23	6	37
<i>Canthidium</i> (<i>Canthidium</i>) sp.1	pp	86	29	1	0	116
<i>Canthidium</i> (<i>Canthidium</i>) sp.2	pp	39	16	0	0	55
<i>Canthidium</i> (<i>Canthidium</i>) sp.3	pp	3	15	0	0	18
<i>Canthidium</i> (<i>Canthidium</i>) sp.4	pp	11	1	0	0	12
<i>Canthidium</i> (<i>Canthidium</i>) sp.7	pp	5	0	0	0	5
<i>Canthidium</i> (<i>Eucanthidium</i>) aff. <i>ardens</i> (Bates, 1887)	pp	573	287	183	75	1118

<i>Canthidium (Eucanthidium) aff. collare</i> (Castelnau, 1840)	pp	88	117	0	0	205
<i>Canthidium (Eucanthidium) sp.5</i>	pp	51	1	0	0	52
<i>Canthidium (Eucanthidium) sp.8</i>	pp	16	0	0	0	16
<i>Canthidium humerale</i> (Gemar, 1813)	pp	1	0	5	0	6
<i>Trichillum externepunctatum</i> (Borre, 1880)	pe	2	15	1635	92	1744
<i>Uroxys sp.1</i>	pe	102	0	1	0	103
<i>Uroxys sp.2</i>	pe	11	0	0	0	11
<i>Uroxys sp.3</i>	pe	4	2	0	0	6
CANTHONINI						
<i>Canthon aff. acutus</i> (Harold, 1868)	pt	0	22	133	369	524
<i>Canthon aff. angustatus</i> (Harold, 1867)	pt	36	7	0	0	43
<i>Canthon aff. chalybaeus</i> (Blanchard, 1843)	pt	1	116	78	33	228
<i>Canthon aff. hevrowskyi</i> (Balthasar, 1939)	pt	1	69	255	112	437
<i>Canthon aff. quadrimaculatus</i> (Schmidt, 1922)	pt	36	85	0	0	121
<i>Canthon aff. sericatus</i> (Schmidt, 1922)	pt	22	7	0	0	29
<i>Canthon aff. simulans</i> (Martinez, 1950)	pt	0	2	12	1	15
<i>Canthon fulgidus</i> (Redtenbacher, 1867)	pt	768	267	0	0	1035
<i>Canthon histrio</i> (Redtenbacher, 1867)	pt	4	346	2	2	354
<i>Canthon lituratus</i> (Germar, 1813)	pt	0	8	38	14	60
<i>Canthon obscuriellus</i> (Schmidt, 1922)	pt	0	2	25	5	32
<i>Canthon proseni</i> (Martinez, 1949)	pt	427	294	0	0	721
<i>Canthon semiopacus</i> (Harold, 1868)	pt	4	0	0	0	4
<i>Deltochilum amazonicum</i> (Bates, 1887)	mt	12	0	0	0	12
<i>Deltochilum enceladum</i> (Kolbe, 1893)	gt	24	0	0	0	24
<i>Deltochilum orbiculare</i> (Lansberge, 1874)	mt	14	0	0	0	14
<i>Deltochilum sp.1</i>	pt	49	7	0	0	56
<i>Deltochilum sp.2</i>	pt	305	67	0	0	372
<i>Pseudocanthon aff. xanthurum</i> (Blanchard, 1843)	pt	0	5	581	630	1216
<i>Scybalocanthon sp.1</i>	pt	15	2	0	0	17

<i>Sylvicanthon</i> sp.1	pt	34	162	0	0	196
COPRINI						
<i>Dichotomius</i> aff. <i>fortestriatus</i> (Luederwaldt, 1924)	pp	331	156	0	0	487
<i>Dichotomius</i> aff. <i>lucasi</i> (Harold, 1869)	pp	892	75	1	0	968
<i>Dichotomius carinatus</i> (Luederwaldt, 1925)	mp	75	13	0	0	88
<i>Dichotomius imitator</i> (Felsche, 1901)	mp	11	13	0	0	24
<i>Dichotomius mamillatus</i> (Felsche, 1901)	mp	3	1	0	0	4
<i>Dichotomius melzeri</i> (Luederwaldt, 1922)	mp	45	14	0	0	59
<i>Dichotomius nisus</i> (Olivier, 1789)	mp	6	14	479	19	518
<i>Dichotomius prietoi</i> (Martinez & Martinez, 1982)	mp	0	1	0	0	1
<i>Dichotomius robustus</i> (Luederwaldt, 1935)	pp	4	2	0	0	6
<i>Dichotomius worontzowi</i> (Pereira, 1942)	pp	57	32	0	0	89
<i>Ontherus appendiculatus</i> (Mannerheim, 1829)	pp	2	0	272	2	276
<i>Ontherus carinifrons</i> (Luederwaldt, 1930)	pp	40	3	0	0	43
ONTICELLINI						
<i>Eurysternus arnaudi</i> (Génier, 2009)	pe	6	0	0	0	6
<i>Eurysternus atrosericus</i> (Génier, 2009)	pe	502	235	0	0	737
<i>Eurysternus balachowskyi</i> (Halfpter & Halfpter, 1976)	pe	11	3	0	0	14
<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst 1789)	pe	422	115	0	0	537
<i>Eurysternus cayannensis</i> (Castelnau, 1840)	pe	15	2	0	0	17
<i>Eurysternus cyclops</i> (Génier, 2009)	pe	5	0	0	0	5
<i>Eurysternus hamaticollis</i> (Balthasar, 1939)	pe	19	1	0	0	20
<i>Eurysternus plebejus</i> (Harold, 1880)	pe	15	0	0	0	15
<i>Eurysternus vastiorum</i> (Martinez, 1988)	pe	1	0	0	0	1
<i>Eurysternus wittmerorum</i> (Martinez, 1988)	pe	195	20	0	0	215
ONTHOPHAGINI						
<i>Digitonthophagus gazella</i> (Fabricius, 1787)	pp	0	0	10	0	10
<i>Onthophagus</i> aff. <i>hirculus</i> (Mannerheim, 1829)	pp	1	8	23	6	38

<i>Onthophagus aff. onorei</i> (Zunino & Halfter, 1947)	pp	2	1	0	0	3
<i>Onthophagus onthochromus</i> (Arrow, 1913)	pp	1	0	0	0	1
<i>Onthophagus</i> sp.1	pp	793	101	0	0	894
PHANAEINI						
<i>Coprophanæus degallieri</i> (Arnaud, 1997)	mp	3	0	0	0	3
<i>Coprophanæus jasius</i> (Oliver, 1789)	gp	2	0	0	0	2
<i>Coprophanæus lancifer</i> (Linnaeus, 1767)	gp	55	17	0	0	72
<i>Diabroctis mimas</i> (Linnaeus, 1758)	gp	0	4	12	11	27
<i>Oxysternon macleayi</i> (Nevinson, 1892)	mp	67	27	0	0	94
<i>Oxysternon silenus</i> (Castelnau, 1840)	mp	3	0	0	0	3
<i>Phanaeus alvarengai</i> (Arnaud, 1984)	pp	2	0	0	0	2
Total number of individuals		8538	3123	4378	1405	17444
Total number of species		71	60	21	17	



APÊNDICE D. A. Média do solo revolvido e fezes removidas (\pm SE) e B. Média do número de semente removida (%) pelos besouros escarabeíneos, coletados em quatro sistemas de uso da terra, Santarém, Pará, Brasil. FP = floresta primária, FS = floresta secundária, PA = pastagem, AM = agricultura mecanizada. Letras diferentes em barras de mesma cor apresentam diferença significativa pelo análise de contraste de médias $p < 0.05$.