



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
EMBRAPA AMAZÔNIA ORIENTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

PAULO TARCISIO DE SOUSA

**Variação regional nas comunidades de besouros escarabeíneos (Coleoptera:
Scarabaeidae) em florestas primárias e secundárias da Amazônia Oriental**

Belém
2019

PAULO TARCISIO DE SOUSA

Variação regional nas comunidades de besouros escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae) em florestas primárias e secundárias da Amazônia Oriental

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do convênio da Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Área de concentração: Ecologia.

Linha de Pesquisa: Ecologia de Comunidades e Ecossistemas

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Joice Nunes Ferreira
Coorientadores: Prof. Dr. Fernando Augusto Barbosa Silva
Dr. Filipe Machado França

Belém
2019

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

S725v Sousa, Paulo Tarcisio de
Variação regional nas comunidades de besouros escarabeíneos
(Coleoptera: Scarabaeidae) em florestas primárias e secundárias da
Amazônia Oriental / Paulo Tarcisio de Sousa. — 2019.
ix, 33 f. : il. color.

Orientador(a): Prof^a. Dra. Joice Nunes Ferreira
Coorientador(a): Prof. Dr. Filipe Machado França
Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em
Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do
Pará, Belém, 2019.

1. Bioindicadores, besouros, florestas, biodiversidade
tropical, florestas em regeneração.. 3. Universidade Federal do
Pará. I. Título.

CDD 577.09811

PAULO TARCISIO DE SOUSA

Variação regional nas comunidades de besouros escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae) em florestas primárias e secundárias da Amazônia Oriental

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do convênio da Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof.^a Dr.^a Ana Cristina Mendes de Oliveira
Universidade Federal do Pará

Prof. Dr. José Max Barbosa de Oliveira Junior
Universidade Federal do Oeste do Pará

Prof. Dr. Leandro Juen
Universidade Federal do Pará

Prof.^a Maria Aparecida Lopes, Ph.D.
Universidade Federal do Pará

Prof. Dr. Raphael Ligeiro Barroso Santos
Universidade Federal do Pará

Aprovada em: 25 de abril de 2019

Local de defesa: Pavilhão de aulas teóricas (PAT) – Sala 5 – Instituto de Ciências Biológicas – Universidade Federal do Pará

À minha mãe, aos assistentes de campo,
sem os quais esta pesquisa não teria sido possível, e
aos moradores de Bragança e Marabá, pela acolhida.
Guardarei ótimas recordações.

AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia (PPGECO); à Universidade Federal do Pará (UFPA); à Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa); à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo financiamento da bolsa de mestrado, no âmbito do projeto “Pesquisa Ecológica de Longa Duração – Rede Amazônia Sustentável” (PELD-RAS), e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (Processo 441659/2016-0).

À minha orientadora, prof.^a Dr.^a Joice Nunes Ferreira, por toda dedicação e paciência; aos meus coorientadores, Dr. Filipe Machado França e Prof. Dr. Fernando Augusto Barbosa Silva, pelo auxílio imprescindível.

À Laís Maia, Fernando Elias, Marcely Valois e Everton Silva, pela colaboração.

E a todos que contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho.

*“Primeiro foi necessário civilizar o homem em relação ao próprio homem.
Agora é necessário civilizar o homem em relação à natureza e aos animais”*
Victor Hugo

Variação regional nas comunidades de besouros escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae) em florestas primárias e secundárias da Amazônia Oriental

RESUMO

As florestas secundárias tem grande potencial para conservação da biodiversidade em áreas antropizadas nos trópicos. Estes ecossistemas podem reduzir as extinções em massa de espécies associadas a perdas de florestas primárias. Porém, nossa compreensão sobre o papel das florestas secundárias para a conservação da biodiversidade tropical em diferentes contextos regionais, ainda é limitada. Os besouros escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae) constituem um grupo de organismos bioindicadores sensíveis à degradação florestal, com ampla utilização em pesquisas ecológicas. Estes insetos apresentam uma relação próxima com a estrutura da vegetação, além de serem muito sensíveis à degradação florestal e apresentarem respostas a distúrbios antrópicos que coincidem com outros grupos da fauna e flora. Este trabalho investigou a diversidade de besouros escarabeíneos em florestas secundárias em três municípios (Bragança, Marabá e Parauapebas), englobando duas diferentes regiões da Amazônia Brasileira (Nordeste e Sudeste do Pará), visando compreender a variação inter-regional e a diferença entre florestas primárias e secundárias. Os besouros foram amostrados com armadilhas de queda, distribuídas ao longo de 20 transectos de 300 m. Foram coletados 678 besouros, pertencentes a 41 espécies, divididas em 14 gêneros. Encontrou-se evidências de que florestas em diferentes regiões do estado do Pará apresentam comunidades de besouros significativamente distintas. Embora a riqueza de espécies nas florestas secundárias tenha sido similar às florestas primárias, a composição de espécies entre as duas classes florestais foi distinta. Das 41 espécies coletadas, 12% foram encontradas somente em Bragança (7% em florestas primárias e 5% em florestas secundárias), 19% somente em Marabá (7% em florestas primárias e 12% em florestas secundárias) e 24% foram encontradas somente nas florestas secundárias de Parauapebas. Finalmente, a idade das florestas secundárias nos três municípios de estudo não foi um fator que explicou mudanças nas comunidades de besouros. Enquanto se destaca o papel insubstituível das florestas primárias para a manutenção da biodiversidade, esse estudo demonstra que as florestas secundárias da Amazônia também apresentam um importante valor de conservação da diversidade de besouros.

Palavras-chave: bioindicadores, besouros, florestas, biodiversidade tropical, florestas em regeneração.

Regional variation in dung beetle communities (Coleoptera: Scarabaeidae) between primary and secondary forests in the eastern Amazonia

ABSTRACT

Secondary forests have great potential for biodiversity conservation in anthropogenic areas in the tropics. These ecosystems can reduce the mass extinctions of species associated with loss of primary forests. However, our understanding of the role of secondary forests for the conservation of tropical biodiversity in different regional contexts is still limited. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) are a group of bioindicator organisms susceptible to forest degradation, widely used in ecological research. These insects have a close relationship with vegetation structure, besides being very sensitive to forest degradation and presenting responses to anthropic disturbances that coincide with other groups of fauna and flora. This work investigated the diversity of beetle beetles in secondary forests in three municipalities (Bragança, Marabá and Parauapebas), encompassing two different regions of the Brazilian Amazon (Northeast and Southeast of Pará). We aim to understand the interregional variation and compare species diversity between primary and secondary forests. The beetles were sampled with fall traps, distributed along 20 transects of 300 m. A total of 678 beetles were collected, belonging to 41 species, divided into 14 genera. There was evidence that forests in different regions of the state of Pará have communities of distinctly different beetles. Although species richness in secondary forests was similar to primary forests, species composition between the two forest classes was distinct. Of the 41 species collected, 12% were found only in Bragança (7% in primary forests and 5% in secondary forests), 19% in Marabá alone (7% in primary forests and 12% in secondary forests) and 24% in the secondary forests of Parauapebas. Finally, age of secondary forests in the three study municipalities was not a factor that explained changes in beetle communities. While highlighting the irreplaceable role of primary forests in maintaining biodiversity, this study demonstrates that the Amazonian secondary forests also have an important conservation value for beetle diversity.

Keywords: bioindicators, beetles, forests, tropical biodiversity, regenerating forests.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	10
2. MATERIAIS E MÉTODOS	12
2.1. Áreas de estudo	12
2.2. Desenho experimental	14
2.3. Análise de dados	16
3. RESULTADOS	17
3.1. Comunidades de besouros escarabeíneos	17
3.2. Eficiência amostral	19
3.3. Diferenças entre classes florestais e regiões de estudo	19
3.4. Estrutura e composição das comunidades	21
3.5. Efeito da idade das florestas secundárias	22
4. DISCUSSÃO	22
4.1. Diversidade de besouros escarabeíneos	23
5. CONCLUSÃO	25
6. REFERÊNCIAS	26
7. APÊNDICE	32

1. INTRODUÇÃO

A perda e fragmentação de habitats naturais estão entre as principais causas de extinção de espécies ao redor do mundo (Krauss et al., 2010; Gardner et al., 2007; Wright e Muller-Landau, 2006). Análises realizadas nas regiões tropicais e subtropicais identificaram mais de 130 milhões de fragmentos florestais nas Américas, África, Ásia e Austrália (Taubert et al., 2018). É esperado que essa perda de habitat e, conseqüentemente, de biodiversidade, continue ao longo dos próximos anos (Pereira et al., 2010). Isso é algo preocupante, pois as regiões tropicais, em particular, apresentam altos níveis de diversidade biológica e endemismo, coexistindo com as maiores taxas de degradação ambiental e mudanças no uso do solo (Lambin et al., 2003; Romdal et al., 2012).

Apesar da redução das taxas de desmatamento na Amazônia Brasileira na última década, a área desmatada ainda é extensa, e recentemente o desmatamento voltou a aumentar. Somente em 2016, foram desmatados um total de 7.893 km². Na Amazônia Brasileira, o Pará continua sendo o estado que mais desmata, correspondendo a mais de um terço do desmatamento na Amazônia Legal Brasileira (INPE, 2017). Cerca de 2.992 km² e 2.413 km² de florestas primárias foram perdidas em 2016 e 2017, respectivamente (INPE, 2017). Um fator a ser considerado é que grande parte da área de uso agrícola na Amazônia Legal Brasileira é posteriormente abandonada, e um mapeamento recente da dinâmica do uso e cobertura da terra mostra que a vegetação secundária na região passou de 100.674 km² em 2004, para 173.387 km² em 2014 (INPE e EMBRAPA, 2016).

As florestas secundárias tem grande potencial para a conservação da biodiversidade tropical em áreas antropizadas (Wright e Muller-Landau, 2006). Um amplo debate vem sendo realizado sobre considerar as florestas secundárias como uma alternativa para reduzir as extinções em massa de espécies associadas a perdas de florestas primárias (Brook et al., 2006, Chazdon et al., 2009). Uma pesquisa recente evidenciou uma alta resiliência das florestas secundárias na Amazônia Oriental, que apresentaram taxas de recuperação de riqueza e composição de espécies de até 85% e 88%, respectivamente, em relação às florestas primárias, após 40 anos de regeneração (Lennox et al., 2018). No entanto, apesar do crescente número de estudos, a compreensão da influência do contexto regional sobre o papel das florestas secundárias para a conservação da biodiversidade tropical ainda é limitada, principalmente porque a maioria dos estudos foca em comunidades vegetais (por ex.: Chazdon, 2012), e os poucos estudos com fauna não abrangem variações inter-regionais na Amazônia Brasileira (Gardner et al., 2008a; Korasaki et al., 2012). Os besouros escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae) constituem um grupo de estudo muito útil para o desenvolvimento de pesquisas ecológicas, e vêm sendo usados para indicar valores de conservação florestal (Barlow et al., 2016; França et al., 2018). Considerados ótimos organismos bioindicadores (Gardner et al., 2008b), estes animais apresentam

taxonomia relativamente estável (Philips et al., 2004) e uma relação próxima com a estrutura da vegetação (Spector e Ayzama, 2003; Horgan, 2005). Além disso, os besouros escarabeíneos são muito sensíveis à degradação florestal (Bicknell et al., 2014; França et al., 2016, 2017), apresentam respostas rápidas a distúrbios antrópicos, que coincidem com outros grupos da fauna e flora (Lennox et al., 2018; Barlow et al., 2016) e, juntamente com as aves, possuem uma melhor relação custo-benefício quando comparados a outros táxons (Gardner et al., 2008b). Através do consumo de fezes para alimentação e nidificação (Hanski e Cambefort, 1991), estes animais realizam importantes funções ecológicas, tais como: dispersão secundária de sementes – que pode influenciar no estabelecimento de plântulas em florestas tropicais (Griffiths et al., 2016) –, ciclagem de nutrientes e aeração do solo – a partir do enterro das fezes – (França et al., 2018), e até controle indireto de parasitas em vertebrados – destruindo os parasitas durante a alimentação ou enterrando-os com as fezes (Mathison e Ditrich, 1999; Andresen e Feer, 2005; Horgan, 2005). Esse conjunto de fatores faz destes besouros um excelente grupo de estudo para avaliar a importância das florestas secundárias para conservação da biodiversidade.

Em geral, florestas secundárias apresentam um número crescente de espécies, ao longo de um gradiente de idade, de maneira que, quanto maior a idade destas florestas, mais a riqueza de espécies se aproxima dos valores encontrados em florestas primárias (Dunn, 2004). Assim como a riqueza, abundância e composição, a biomassa dos besouros também é uma variável resposta importante, pois há estudos que mostram que florestas primárias costumam apresentar uma média significativamente maior de espécies com maior peso e tamanho corporal, em relação às florestas secundárias (Gardner et al., 2008a).

Neste contexto, este trabalho investigou as comunidades de besouros escarabeíneos entre florestas primárias e secundárias, com o propósito de responder as seguintes perguntas: (1) Como se dá a diversidade de besouros nas florestas secundárias em relação às primárias, no leste da Amazônia? (2) Existe variação inter-regional entre as comunidades de besouros amostradas? (3) Como as comunidades variam em relação à idade das florestas secundárias? Para isso, foram avaliadas respostas em nível de riqueza e composição de espécies, abundância e biomassa nas comunidades de besouros amostradas em florestas primárias, e em florestas secundárias com diferentes idades (entre 6 e 58 anos) nos municípios de Bragança, Marabá e Parauapebas. As florestas primárias, foram utilizadas como áreas de referência, para avaliação das florestas secundárias.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Áreas de estudo

O presente estudo foi realizado em áreas florestais da Amazônia Oriental, em diferentes regiões do estado do Pará, localizadas nos municípios de Bragança (região nordeste), Marabá e Parauapebas (região sudeste) (Figura 1). Regiões com florestas secundárias foram identificadas no mapa, possíveis sítios foram selecionados para posterior visita em campo. A inclusão do sítio de estudo ocorreu mediante autorizações dos proprietários da terra. As coletas foram realizadas em florestas secundárias com diferentes níveis de regeneração e em florestas primárias, que foram consideradas áreas de referência. Apesar de certo grau de antropização nas florestas primárias utilizadas como áreas de referência, estas foram as florestas encontradas com melhor status de conservação. Com temperaturas médias variando em torno de 26° C (ver apêndice, tabela 3), os três municípios de estudo apresentam maior precipitação média acumulada entre janeiro e março (1093,8 mm para Bragança; 921,8 mm para Marabá, e 818,3 mm para Parauapebas); enquanto o período mais seco corresponde a outubro-dezembro para Bragança (96,3 mm) e julho-setembro para Marabá e Parauapebas (79,9 mm e 89,7 mm, respectivamente) (Dados a partir do INMET, 2018 - Ver apêndice, tabela 3).

A escolha dos três municípios buscou abranger contrastes na cobertura da terra, bem como no histórico de uso, além de pertencerem a duas diferentes zonas de endemismo da biodiversidade. Bragança e Marabá apresentam um predomínio de florestas secundárias e áreas de pastagem (Figuras 2 e 3, respectivamente), enquanto que em Parauapebas predomina a ocorrência de áreas florestais (Figura 3). Marabá apresenta uma baixa cobertura florestal, associada, principalmente, à ampla expansão da pecuária na região (Souza-Filho et al., 2016), enquanto Bragança é a região mais antropizada do chamado arco do desmatamento, além de ser também uma das regiões de colonização mais antiga da Amazônia (Maués, 1967). Bragança localiza-se na zona de endemismo amazônico com os maiores níveis de desmatamento (zona Belém), enquanto Marabá e Parauapebas pertencem à zona de endemismo Xingu, que é considerada a segunda zona de endemismo mais desmatada, ambas com mais de 50% de sua área desmatada (Almeida e Vieira, 2010; Braz et al., 2016).

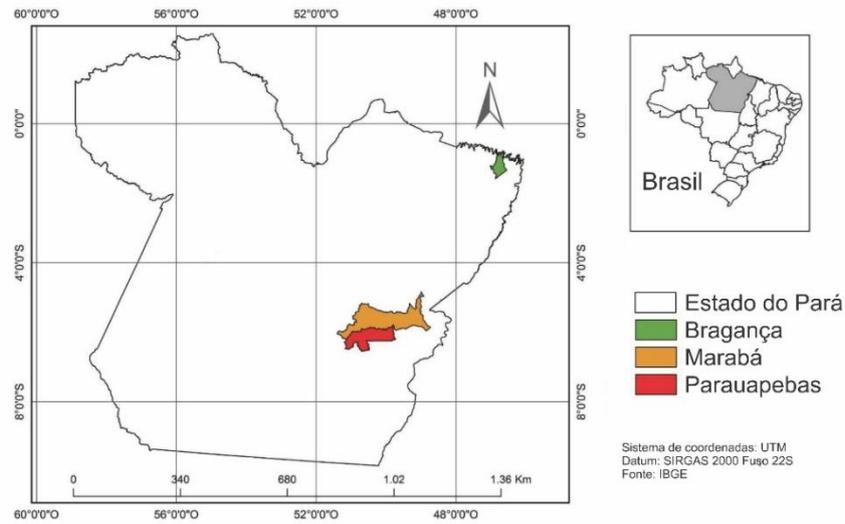


Figura 1: Localização dos municípios de estudo.

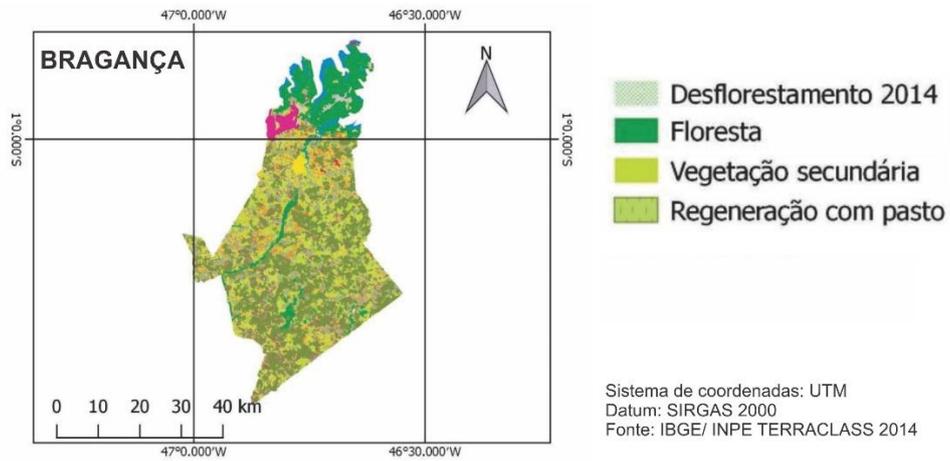


Figura 2: Tipos de uso e cobertura da terra em Bragança.

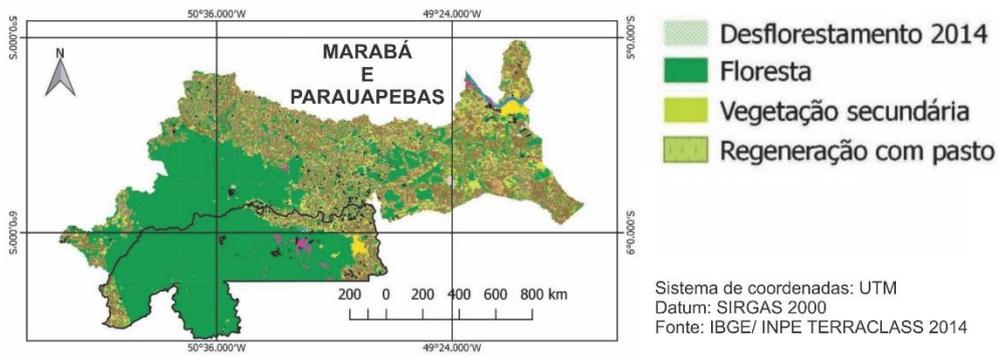


Figura 3: Tipos de uso e cobertura da terra em Marabá e Parauapebas.

2.2. Desenho Experimental

Nos municípios de estudo, foram selecionados sítios de floresta secundária com diferentes idades que, variavam de 6 a 58 anos, e com diferentes tamanhos, que variam de 5 a 500 ha (Tabela 1). As idades das florestas foram obtidas a partir de entrevistas com os proprietários das terras. Em Bragança e Marabá, também foram selecionadas áreas de floresta primária para serem usadas como áreas de referência. As coletas foram realizadas no ano de 2017, nos meses de outubro em Bragança, e novembro em Marabá e Parauapebas.

Os besouros foram amostrados em um total de 20 transectos nos três municípios de estudo (Bragança: Três transectos em florestas primárias e cinco em florestas secundárias; Marabá: Três transectos em florestas primárias e cinco em florestas secundárias; Parauapebas: Quatro transectos em florestas secundárias) (Figura 4). Cada transecto tinha 300 m de comprimento e três pontos amostrais (0, 150, e 300 m), com três armadilhas do tipo *pitfall* em cada ponto, dispostas nas extremidades de um triângulo de 2 m (Figuras 5A e 5B). O espaçamento de 150 m entre cada ponto amostral assegura a independência amostral entre as armadilhas (Silva e Hernández, 2015), bem como uma cobertura espacial mais uniforme da área de floresta amostrada. No total foram instaladas 180 armadilhas, 54 em floresta primária e 126 em floresta secundária.

Tabela 1: Localidades, idades e tamanhos (aproximados) das áreas de estudo onde foram estabelecidos os transectos.

Transecto	Município	Idade das áreas de estudo (anos)	Tamanho aprox. das áreas de estudo (ha)
1	Bragança	6	50
2	Bragança	10	50
3	Bragança	15	500
4	Bragança	22	100
5	Bragança	58	60
6	Bragança	Primária	40
7	Bragança	Primária	50
8	Bragança	Primária	50
9	Marabá	9	50
10	Marabá	10	30
11	Marabá	16	5
12	Marabá	17	30
13	Marabá	22	100
14	Marabá	Primária	50
15	Marabá	Primária	100
16	Marabá	Primária	400
17	Parauapebas	11	60
18	Parauapebas	12	30
19	Parauapebas	23	50
20	Parauapebas	23	50

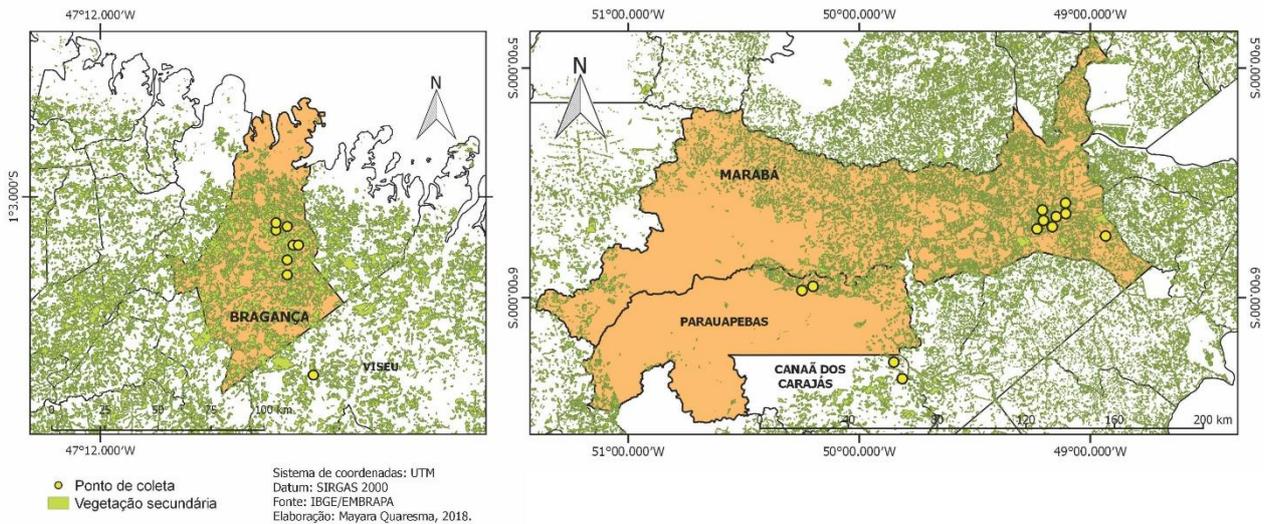


Figura 4: Pontos de coleta nos três municípios de estudo.

Cada armadilha foi composta por um pote plástico de 1 litro (15 cm de diâmetro por 9 cm de profundidade), enterrados com sua abertura ao nível do solo, e contendo aproximadamente 250 ml de uma solução salina. Uma tampa de plástico foi colocada acima de cada armadilha, para protegê-las da chuva. Um pequeno pote de plástico contendo 35 g de fezes (na proporção 4:1 de fezes suínas:humanas, respectivamente, adaptado de Marsh et al., 2013) e coberto por um pedaço de gaze, foi preso a um arame acima de cada armadilha para atrair os besouros (Figura 5C). Todas as armadilhas ficaram expostas em campo durante 48 horas. Os dados das nove armadilhas *pitfall* de cada transecto foram agrupados para melhorar a representação das medidas dos besouros dentro de cada floresta secundária.

Os besouros coletados em cada *pitfall* foram armazenados em sacos plásticos de 100 ml e preservados em álcool 70%. Foi colocado em cada saco plástico, uma etiqueta de plástico descrevendo o local onde foi realizada a coleta, o número do transecto, o ponto no transecto (0 m, 150 m ou 300 m), o número do *pitfall* de cada ponto do transecto (1, 2, ou 3) e a data da coleta. Os espécimes foram triados no Laboratório de Invertebrados da Universidade Federal do Pará e levados à estufa, a 50 °C, onde permaneceram durante 48 horas. Em seguida, os animais foram identificados, com o auxílio de especialistas, chaves taxonômicas, fotografias e a coleção de escarabeíneos do Museu de Zoologia da Universidade Federal do Pará. Após estes procedimentos, uma parte dos besouros foi incorporada à coleção do Museu de Zoologia da Universidade Federal do Pará, e outra parte foi enviada para a coleção do Museu de Zoologia da Universidade Federal do Mato Grosso.

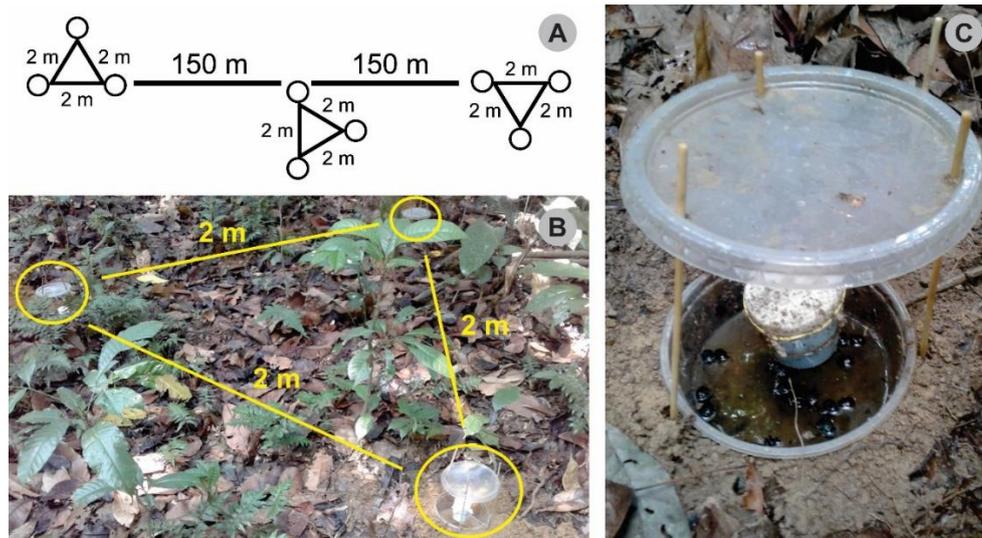


Figura 5: Desenho esquemático com a disposição das armadilhas para a coleta de besouros escarabeíneos (A), disposição das armadilhas instaladas em campo (B) e armadilha do tipo *pitfall*, usada para a captura dos besouros (C).

2.3. Análise de Dados

Para examinar a robustez da amostragem e comparar os padrões de riqueza entre as regiões de coleta e classes florestais, foram geradas curvas de acumulação baseadas nas amostras e nos indivíduos. Curvas e intervalos de confiança (IC 95%) foram gerados utilizando a função *specaccum* do pacote *vegan* (Oksanen et al., 2015), com 1000 permutações e método = rarefação. Modelos lineares generalizados (GLM), seguidos de análises de variância (ANOVA), através das funções *glm* e *anova* no pacote *stats* (R Core Team, 2018), também foram utilizados para avaliar como a riqueza, biomassa e abundância total das comunidades de besouros variam entre as regiões e classes florestais amostradas, e em relação à idade das florestas secundárias. Quando diferenças significativas foram identificadas, utilizou-se a função *lsmeans* para realizar as comparações par-a-par e determinar a significância na diferença (quando existente) entre os níveis das variáveis explicativas. Essa função tem a vantagem de estimar as diferenças entre médias de um fator fixo, levando em consideração a existência de outras variáveis explicativas presentes no modelo (Lenth, 2016). Para a obtenção dos valores referentes à biomassa, foi feita a pesagem de cada um dos espécimes coletados, em uma balança de precisão eletrônica e digital, com capela de proteção em acrílico. Os valores foram obtidos até a terceira casa decimal e foi extraída uma média para cada grupo de indivíduos da mesma espécie.

Para avaliar a estrutura da comunidade de besouros entre as diferentes regiões e entre as classes florestais, foi utilizado o rank de abundância das espécies (Magurran, 2004). Essa análise permite a determinação das espécies mais abundantes na comunidade e demonstra a contribuição individual de cada espécie nas florestas primárias e secundárias. Finalmente, realizou-se uma PERMANOVA (Análise de Variância Multivariada Permutacional) para investigar diferenças na

composição de espécies das comunidades de besouros entre as florestas secundárias e primárias, e entre as regiões amostradas (Bragança, Marabá e Parauapebas). A PERMANOVA foi realizada através da função *adonis* no pacote *vegan* (Oksanen et al., 2015), utilizando a matriz de distâncias de Bray-Curtis como variável resposta e 1000 randomizações. Esses resultados estão representados através de um NMDS (*Non-metric multidimensional scaling*), que também foi baseado numa matriz de similaridade de Bray-Curtis.

3. RESULTADOS

3.1. Comunidades de besouros escarabeíneos

Foram coletados 678 indivíduos, pertencentes a 41 espécies e 14 gêneros. Das espécies coletadas, a maioria foi encontrada nos sítios de floresta secundária (Figura 6) De maneira geral, *Dichotomius* aff. *lucasi* sp. 2 foi a única espécie encontrada tanto nas florestas primárias quanto nas secundárias dos três municípios de estudo; enquanto que *Dichotomius* aff. *batesi* foi a espécie mais abundante, com o maior número de indivíduos coletados nas florestas primárias e secundárias de Marabá (Tabela 2).

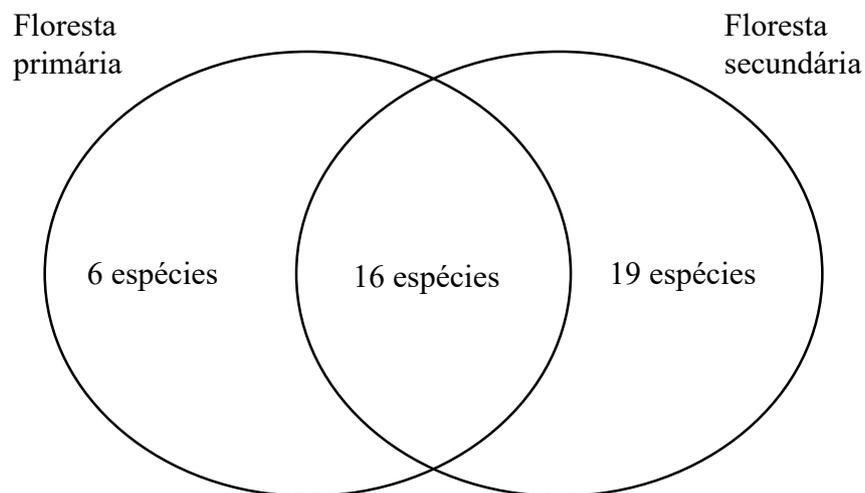


Figura 6: Diagrama de Venn, mostrando a quantidade de espécies de besouros coletadas exclusivamente em florestas primárias, exclusivamente em florestas secundárias, e em ambas as classes florestais.

Tabela 2: Abundância de besouros escarabeíneos amostrados em florestas primárias e secundárias nos municípios de Bragança, Marabá e Parauapebas, Pará, Brasil.

Nº	Espécies	Classe florestal por município					Total
		FP-BR	FS-BR	FP-MB	FS-MB	FS-PB	
1	<i>Anomiopus</i> sp. 3 (Westwood, 1842)	-	-	-	-	1	
2	<i>Ateuchus</i> aff. <i>pygidialis</i> (Harold, 1868)	-	-	-	-	2	
3	<i>Ateuchus pygidialis</i> (Harold, 1868)	-	-	1	1	-	
4	<i>Ateuchus semicribratus</i> (Harold, 1868)	-	-	-	3	-	
5	<i>Ateuchus</i> sp. 10 (Weber, 1801)	-	-	-	1	-	
6	<i>Ateuchus</i> sp. 4 (Weber, 1801)	-	-	1	-	-	
7	<i>Ateuchus</i> sp. 9 (Weber, 1801)	-	-	7	-	-	
8	<i>Ateuchus substriatus</i> (Harold, 1868)	-	-	-	-	3	
9	<i>Canthidium</i> (<i>Canthidium</i>) aff. <i>gerstaeckeri</i> (Harold, 1867)	2	-	-	-	1	
10	<i>Canthidium</i> sp. 26 (Erichson, 1847)	1	-	-	-	-	
11	<i>Canthidium</i> sp. 27 (Erichson, 1847)	-	-	2	88	4	
12	<i>Canthidium</i> sp. 28 (Erichson, 1847)	-	-	-	23	45	
13	<i>Canthidium</i> aff. <i>lentum</i> (Erichson, 1847)	-	-	-	1	2	
14	<i>Canthon</i> aff. <i>maldonadoi</i> (Martinez, 1951)	-	-	-	-	10	
15	<i>Canthon</i> aff. <i>subhyalinus</i> (Harold, 1867)	1	-	-	2	-	
16	<i>Canthon</i> aff. <i>xanthopus</i> (Blanchard, 1846)	-	-	2	1	1	
17	<i>Canthon conformes</i> (Harold, 1868)	-	-	-	1	-	
18	<i>Canthon fulgidus</i> (Redtenbacher, 1867)	-	-	1	-	3	
19	<i>Canthon</i> sp. 2 (Hoffmannsegg, 1817)	-	-	12	2	23	
20	<i>Canthonela</i> sp. 1 (Chapin 1930)	2	-	-	-	-	
21	<i>Deltochilum</i> aff. <i>diringshofeni</i> (Pereira & Martinez, 1956)	-	-	3	-	-	
22	<i>Deltochilum</i> aff. <i>peruanum</i> (Paulian, 1938)	1	-	-	-	-	
23	<i>Deltochilum</i> sp. 3 (Eschscholtz 1822)	1	-	2	19	1	
24	<i>Dichotomius</i> aff. <i>batesi</i> (Harold, 1869)	1	-	150	130	4	
25	<i>Dichotomius</i> aff. <i>lucasi</i> sp. 2 (Harold, 1869)	18	2	5	4	2	
26	<i>Dichotomius apicalis</i> (Luederwaldt, 1931)	-	-	-	-	27	
27	<i>Dichotomius carinatus</i> (Luederwaldt, 1925)	-	-	-	-	2	
28	<i>Dichotomius mamillatus</i> (Felsche, 1901)	-	-	1	-	1	
29	<i>Dichotomius nisus</i> (Olivier, 1789)	-	-	-	-	6	
30	<i>Dichotomius worontzowi</i> (Pereira 1942)	-	-	1	-	1	
31	<i>Eurysternus atrosericus</i> (Génier 2009)	-	3	-	-	-	
32	<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst, 1789)	-	-	-	-	2	
33	<i>Eurysternus fallaciosus</i> (Génier 2009)	-	1	-	-	-	
34	<i>Eurysternus wittmerorum</i> (Martínez 1988)	-	-	3	-	1	
35	<i>Hansreia oxygona</i> (Perty, 1830)	-	-	1	-	2	
36	<i>Ontherus appendiculatus</i> (Mannerhein, 1829)	-	-	-	1	-	
37	<i>Onthophagus bidentatus</i> (Drapiez 1819)	-	-	9	10	4	
38	<i>Oxysternon silenus</i> (Castelnau, 1840)	-	-	-	-	1	
39	<i>Trichillum externepunctatum</i> (Borre, 1880)	-	-	-	-	2	
40	<i>Trichillum pauliani</i> (Balthasar, 1939)	-	-	-	1	-	
41	<i>Uroxys</i> sp. 5 (Westwood 1842)	-	-	1	4	-	
Abundância total		27	6	202	292	151	678
Total de espécies		8	3	17	17	25	

FP = Florestas Primárias; FS = Florestas Secundárias; BR = Bragança; MB = Marabá, e PB = Parauapebas.

3.2. Eficiência amostral

As curvas de acumulação baseadas nas amostras não atingiram a assíntota, demonstrando que futuras amostragens poderão complementar a riqueza de espécies aqui amostradas. Dessa forma, espera-se que a diversidade de besouros escarabeíneos em florestas primárias e secundárias na Amazônia Oriental seja maior que o observado (Figura 7A e 7B). Em relação aos municípios de estudo, Bragança e Parauapebas apresentaram a menor e maior riqueza observada, respectivamente (Figura 7C e 7D).

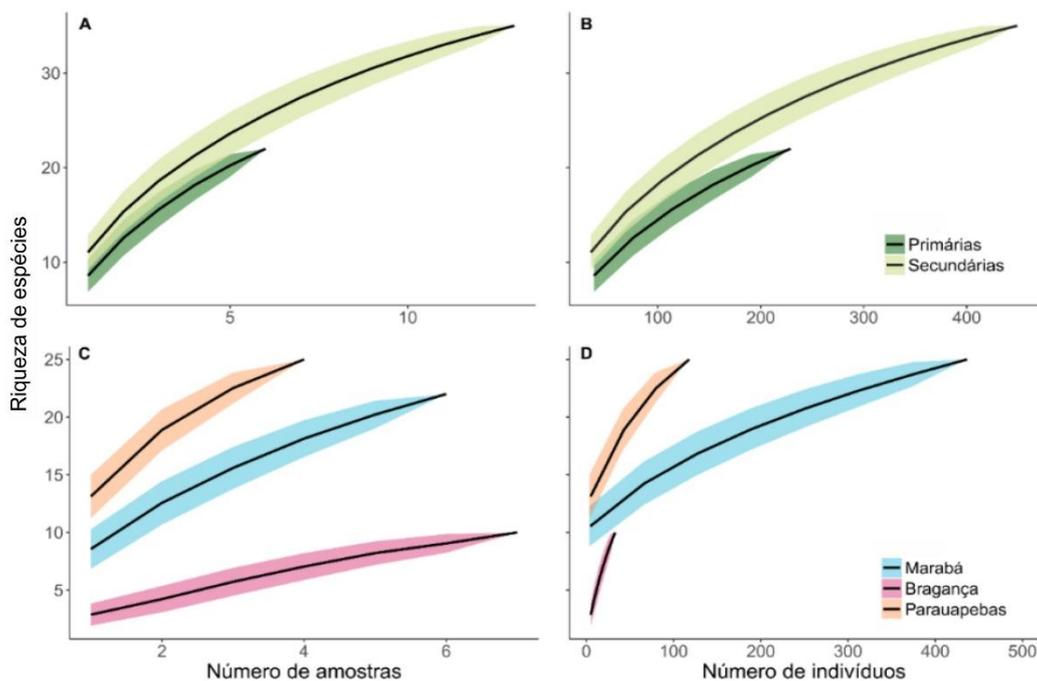


Figura 7: Curvas de acumulação de espécies baseadas no número de amostras (A e C) e de indivíduos (B e D) de besouros escarabeíneos coletados em florestas primárias e secundárias da Amazônia Oriental. A área colorida representa o intervalo de confiança (95%).

3.3. Diferenças entre classes florestais e regiões de estudo

A riqueza de espécies de besouros variou significativamente entre os municípios amostrados (ANOVA $F_{2,15} = 14,0$; $p = 0,0003$; Figura 7C), mas não entre as classes florestais estudadas (ANOVA $F_{1,16} = 0,03$; $p = 0,85$; Figura 7A). Esses resultados foram confirmados pelas comparações par-a-par, que demonstraram diferenças significativas na riqueza entre todas as florestas primárias (*lsmeans* Bragança vs. Marabá $t\text{-ratio} = -3,8$; Bragança vs. Parauapebas $t\text{-ratio} = -4,0$; todos valores de $p \leq 0,01$), e entre as secundárias de Bragança em relação à Marabá e Parauapebas (*lsmeans* Bragança vs. Marabá $t\text{-ratio} = -3,8$; Bragança vs. Parauapebas $t\text{-ratio} = -4,9$; valores de $p \leq 0,01$; Figura 8A); mas não entre as florestas secundárias de Marabá e Parauapebas (*lsmeans* Marabá vs. Parauapebas $t\text{-ratio}$

= - 4,9; $p = 0,36$). O mesmo padrão foi observado para a abundância, que mudou significativamente entre as regiões amostrais (ANOVA $F_{1,15} = 5,03$, $p = 0,01$; Figura 8C), mas não entre as classes florestais primárias e secundárias (ANOVA $F_{1,17} = 0,22$, $p = 0,63$). Não foi encontrado evidências de variação significativa na biomassa das comunidades de besouros ($p > 0,05$; Figura 8B).

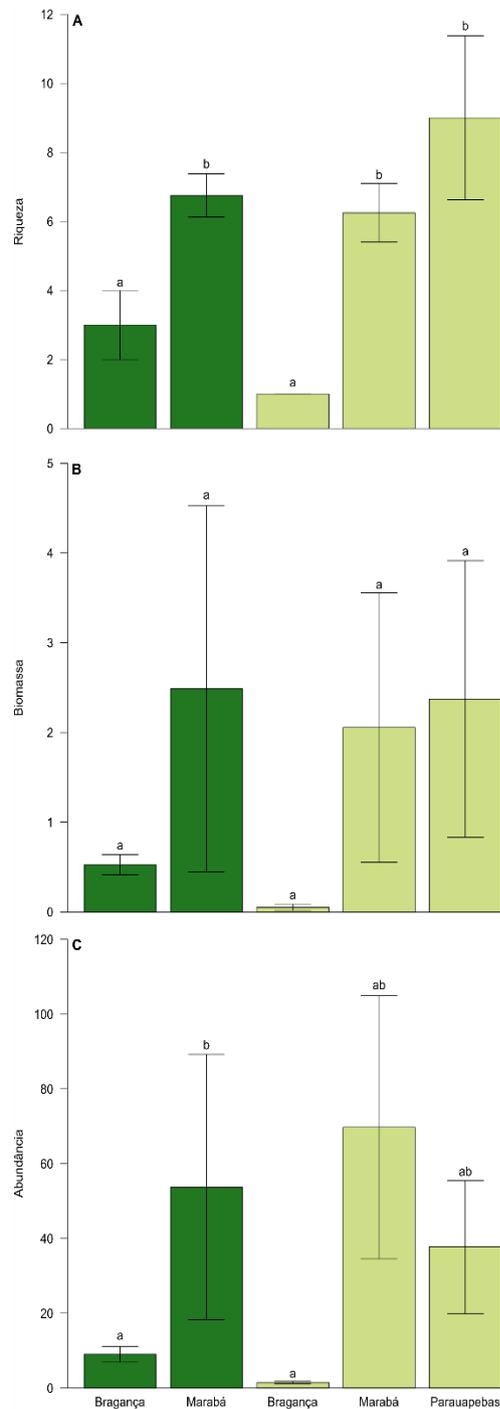


Figura 8: Variação na riqueza (A), biomassa (B) e abundância (C) de besouros escarabeíneos amostrados em florestas primárias (colunas verde escuro) e secundárias (colunas verde claro) da Amazônia Oriental. Média \pm erro padrão, seguidos por letras distintas, demonstram diferenças significativas (*LsMeans post-hoc* $\alpha \leq 0.05$).

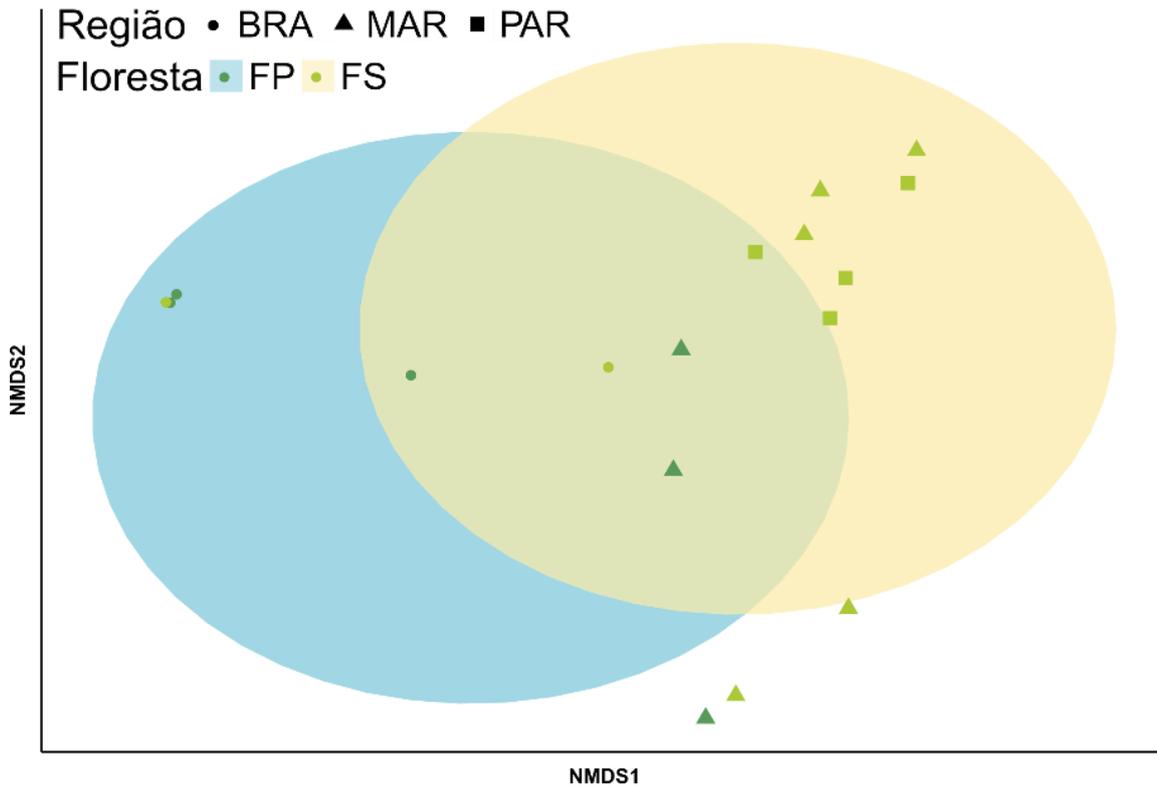


Figura 10: NMDS (*Non-metric multidimensional scaling*) para análise da composição das espécies nas diferentes regiões e classes florestais. BRA = Bragança; MAR = Marabá; PAR = Parauapebas; FP = Floresta Primária; FS = Floresta Secundária.

3.5. Efeito da idade das florestas secundárias

A riqueza, biomassa e abundância de besouros escarabeíneos nas regiões amostradas não foi influenciada pela idade das florestas secundárias (todos valores de $p > 0,05$).

4. DISCUSSÃO

Nossos resultados mostraram uma riqueza de espécies relativamente baixa no nordeste (Bragança) e sudeste (Marabá e Parauapebas) da Amazônia paraense. Foram encontradas evidências de variação de riqueza entre as regiões de estudo, sendo que Bragança apresentou menor riqueza de espécies de besouros escarabeíneos em relação às demais regiões. Por outro lado, exceto pela composição de espécies, não encontramos diferenças marcantes na riqueza, abundância e biomassa dos besouros entre florestas primárias e secundárias e/ou efeito da idade de recuperação das florestas secundárias. De maneira geral, estes resultados diferiram da literatura referente às florestas tropicais, a qual vem mostrando que florestas secundárias são mais depauperadas em espécies, em relação às florestas primárias, e que a riqueza tende a aumentar progressivamente com a evolução da sucessão

ecológica (Dunn, 2004; Gardner et al., 2008a; Oliveira, 2011; Braga, 2013). Discutimos, a seguir, os possíveis fatores relacionados aos padrões encontrados nesse estudo.

4.1. Diversidade de besouros escarabeíneos

Embora a composição de espécies tenha variado significativamente entre as florestas primárias e secundárias nas regiões de estudo, não houve diferenças significativas na riqueza, biomassa e abundância das comunidades. Tais resultados contrastam com a maioria das pesquisas, que mostram que a riqueza e a diversidade dos besouros escarabeíneos em florestas sucessionais são menores, em comparação com florestas primárias (Oliveira, 2011; Braga, 2013). Mesmo em florestas secundárias mais antigas a riqueza pode ser baixa e a diferença na composição significativamente diferente, em relação às florestas primárias, se o uso da terra tiver sido muito intenso antes do abandono (Guariguata e Ostertag, 2001).

Neste estudo, tanto as florestas primárias quanto as secundárias, apresentaram baixa riqueza de espécies, variando entre 22 espécies nas florestas primárias e 35 nas florestas secundárias (Tabela 2). No caso das florestas primárias, a riqueza é muito baixa em comparação com outras áreas da região Amazônica (França et al., 2017; Korasaki et al., 2012). Em florestas primárias, em diferentes regiões da Amazônia, incluindo o oeste e nordeste do Pará, a riqueza de besouros escarabeíneos foi de três a quatro vezes maior que o número registrado no presente estudo (Gardner et al., 2008a; Oliveira, 2011; Braga, 2013). Esta baixa riqueza de besouros, mesmo nas florestas primárias, pode ser um reflexo dos municípios de Marabá e Bragança serem regiões muito antropizadas, ambas localizadas no arco do desmatamento da Amazônia brasileira e caracterizadas por baixa cobertura florestal primária remanescente (Aguiar et al., 2016). Mesmo as florestas primárias usadas como referência no presente estudo possuíam algum grau de degradação por queimadas ou exploração madeireira, devido a região ser altamente antropizada. Este fator contribui para diminuir as diferenças de riqueza, biomassa e abundância de besouros entre as florestas primárias e as florestas secundárias (Figura 8). A magnitude do impacto dos distúrbios em florestas primárias amazônicas foi demonstrada para vários grupos de fauna, incluindo os besouros escarabeíneos (*e.g.* Barlow et al., 2016; Solar et al., 2015)

Embora não tenham sido encontradas diferenças marcantes na riqueza, a composição de espécies variou significativamente entre as regiões e classes florestais. Isso quer dizer que, embora o número de espécies possa ser baixo e semelhante entre regiões ou classes florestais, a composição (isto é, quais espécies compõem essas comunidades) são diferentes. Além do mais, Bragança apresentou riqueza ainda menor em comparação com os demais municípios, muito provavelmente

refletindo o histórico de uso mais antigo dessa região. Essas diferenças entre regiões devem estar relacionadas a diferenças biogeográficas (Silva e Garda, 2011) e também ao histórico de uso da terra nos os três municípios.

As amostras de Parauapebas apresentaram a maior riqueza observada, enquanto que as amostras de Bragança, apresentaram a menor riqueza entre os três municípios estudados, Marabá apresentou uma riqueza intermediária. Este resultado era esperado, considerando que Bragança é um município com mais de 400 anos, sendo, portanto, uma das regiões colonizadas mais antigas da Amazônia (IBGE, 2018; Câmara Municipal de Bragança, 2018), enquanto Parauapebas tem pouco mais de 40 anos e conta ainda com grande cobertura florestal protegida na Floresta Nacional de Carajás (ICMBIO, 2019). O longo e intenso processo de antropização de Bragança (Almeida e Vieira, 2010), compromete a qualidade do habitat das espécies, como os besouros escarabeíneos. No caso de Parauapebas, a existência da Floresta Nacional de Carajás deve contribuir para a conservação da riqueza nas comunidades de besouros na escala de paisagem daquela região. Por exemplo, estudo recente no Panamá demonstrou que a conectividade das florestas secundárias com áreas extensas de florestas primárias é um determinante mais importante para riqueza de aves, do que a idade das florestas (Mayhew et al. 2019). Os impactos do uso da terra afetam as diversas espécies, incluindo os besouros escarabeíneos, e quanto mais intenso o uso da terra em uma região, menores são as diversidades encontradas (Gardner et al., 2008a; Oliveira, 2011; Braga, 2013). Entre os fatores que influenciam a diversidade de espécies de escarabeíneos em determinada região, estão os fatores naturais, como o clima (Halfpter, 1991), além de perturbações antrópicas (Gardner et al., 2008a). Diversos fatores, portanto, se superpõem para explicar as diferenças inter-regionais aqui encontradas.

Neste estudo, a idade das florestas secundárias não exerceu influência significativa na variação da riqueza nas comunidades de besouros. Ou seja, pode-se observar que florestas secundárias mais antigas não diferiram na riqueza de espécies em relação às florestas secundárias mais novas. Este resultado contrariou nossas expectativas, uma vez que estudos anteriores vêm demonstrando que a riqueza nas comunidades tende a aumentar ao longo do tempo, na trajetória de sucessão das florestas secundárias (Finegan, 1996; Guariguata e Ostertag, 2001). Diversos estudos usando cronossequência de sucessão florestal vem demonstrando que o número de espécies aumenta ao longo da sucessão, seja para árvores (Saldarriaga et al. 1988), grupos de invertebrados (Gilroy et al., 2014) ou vertebrados (Acevedo-Charry e Aide, 2019).

Buscou-se incluir nesse estudo, uma faixa de idade relativamente ampla das florestas secundárias (entre 6 e 58 anos). O fragmento mais antigo amostrado situa-se no município de Bragança, onde a diversidade regional encontrada foi a menor entre os três municípios estudados, e a riqueza de espécies foi muito baixa. Apesar da idade ser uma importante variável que influencia na

recuperação da diversidade de diferentes grupos taxonômicos nas florestas secundárias (Lugo, 1992; Chazdon et al., 2009), outros fatores, não avaliados no presente estudo, também exercem considerável influência, mais especificamente na diversidade de besouros escarabeíneos, tais como temperatura, níveis de precipitação (Halffter, 1991), histórico de uso da terra (Carim et al., 2007; Moreira, 2008) e disponibilidade de recursos alimentares a partir das fezes e carcaças de vertebrados terrestres (Silva et al., 2010). Finalmente, os resultados deste estudo devem ser interpretados com cautela, pois a coleta de dados foi realizada em um número limitado de sítios e em períodos de menor precipitação (outubro em Bragança, e novembro em Marabá e Parauapebas). Dessa forma, pode ser que os baixos níveis de precipitação nas regiões de estudo, durante o período de coleta seja um fator que explique a baixa diversidade aqui observada. Sabe-se que a diversidade de besouros escarabeíneos é bem menor na estação seca (Halffter, 1991), o que diminui as chances de se capturar uma maior quantidade de espécies. Nesse caso, é importante a realização de estudos mais abrangentes (maior número de sítios amostrais) e que incluam a variação sazonal (coletas realizadas também na estação chuvosa) para que se possa confirmar ou refutar os padrões aqui encontrados.

Apesar das limitações existentes, os resultados aqui descritos são importantes, pois, até onde sabemos, consistem nos primeiros estudos da escarabeofauna nas regiões estudadas, além de servirem de base para um levantamento de novas hipóteses em relação à diversidade de besouros nas regiões de estudo, especialmente com foco comparativo entre regiões da Amazônia com diferentes níveis de antropização. É importante que pesquisas mais abrangentes, e de longo prazo, sejam desenvolvidas nestas regiões, com um número maior de amostras, e com análises de outras variáveis preditoras, além da idade das florestas secundárias, como a temperatura, níveis de precipitação, histórico de uso da terra e disponibilidade de recursos alimentares para os besouros. Se tais estudos forem realizados e confirmarem os resultados obtidos nesta pesquisa, teremos evidências de que impactos ambientais de proporções preocupantes podem estar causando um empobrecimento das comunidades de besouros escarabeíneos nestas regiões e, conseqüentemente, uma considerável perda de biodiversidade.

5. CONCLUSÃO

Não foi encontrada variação significativa de riqueza entre florestas secundárias e primárias, e entre florestas secundárias de diferentes idades. Por outro lado, este estudo demonstra que a composição de espécies variou entre as classes florestais e entre as regiões avaliadas. Além disso, demonstrou-se que existe uma importante variação inter-regional de riqueza entre os três municípios

de estudo, sendo que o nordeste do Pará apresenta uma riqueza muito baixa de espécies de besouros escarabeíneos, em relação ao sudeste do estado. Também foi observada uma baixa riqueza de besouros, tanto nas florestas primárias, quanto nas secundárias. A baixa riqueza e diversidade de espécies nas florestas mais antropizadas tem importantes implicações para a conservação da diversidade regional dos besouros escarabeíneos, que desempenham importantes funções ecológicas nas florestas amazônicas. Tais efeitos podem resultar na redução de relevantes processos ecossistêmicos realizados por estes animais na trajetória de recuperação das florestas secundárias.

5. REFERÊNCIAS

ACEVEDO-CHARRY, O.; AIDE, T. M. Recovery of amphibian, reptile, bird and mammal diversity during secondary forest succession in the tropics. **Oikos**, v. 00: n. 1-14, 2019. doi: 10.1111/oik.06252,

AGUIAR, A. P. D. et al. Land use change emission scenarios: anticipating a forest transition process in the Brazilian Amazon. **Global Change Biology**, University of Illinois, USA, v. 22, n. 5, p. 821-1840, 2016. doi:10.1111/gcb.13134, 2015.

AIDE, T. M. et al. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. **Forest Ecology and Management**, v. 77, n. 1-3, p. 77-86, 1995. doi.org/10.1016/0378-1127(95)03576-V.

ALMEIDA, A. S.; VIEIRA, I. C. G. Centro de endemismo Belém: Status da vegetação remanescente e desafios para a conservação da biodiversidade e restauração ecológica. **Revista de Estudos Universitários**, Sorocaba, SP, v. 36, n. 3, p. 95-111, 2010.

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. et al. (Eds.). **Seed Fate: Predation, Dispersal and Seedling Establishment**. CABI International, Oxon, UK, p. 331–349, 2005.

BARLOW, J. et al. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, 535 (7610), p. 144-147, 2016. doi: 10.1038/nature18326.

BICKNELL, J. E. et al. Dung beetles as indicators for rapid impact assessments: evaluating best practice forestry in the neotropics. **Ecological Indicators**, 43, p. 154–161, 2014.

BRAGA, R. F. **Scarabaeinae como modelo para avaliação do funcionamento do ecossistema amazônico**. 2013. Tese (Doutorado em Ecologia) - Universidade Federal de Lavras, Minas Gerais.

BRAGANÇA, Câmara Municipal. **O Município**. Disponível em: <http://www.braganca.pa.leg.br/sobre-a-camara/o-municipio>. Acesso em: 05 jan. 2018.

BRAZ, L. C. et al. A situação das áreas de endemismo da Amazônia com relação ao desmatamento e às áreas protegidas. **Boletim Geográfico**, Maringá, v. 34, n. 3, p. 45-62, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.4025/bolgeogr.v34i3.30294>.

BROOK, B. W. et al. Momentum drives the crash: mass extinction in the tropics.2006. **Biotropica** v. 38, 302-305. doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00141.x.

CARIM, S.; SCHWARTZ, G.; SILVA, M. F. F. Riqueza de espécies, estrutura e composição florística de uma floresta secundária de 40 anos no leste da Amazônia. **Acta Botanica Brasilica**, Belo Horizonte, MG, v. 21, n. 2, p. 293-308. 2007.

CHAZDON L. R. et al. The Potential for species conservation in tropical secondary forests. **Conservation Biology**, v. 23, n. 6, p. 1406-1417, 2009. doi: 10.1111/J.1523-1739.2009.01338.X

CHAZDON, R. L. Regeneração de florestas tropicais. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais**, Belém, PA, v. 7, n. 3, p. 195-218, 2012.

Coordenação-Geral de Observação da Terra, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. INPE estima 6.624 km² de desmatamento por corte raso na Amazônia em 2017. Disponível em: <http://www.obt.inpe.br/OBT/noticias/INPE-estima-desmatamento-por-corte-raso-na-Amazonia-em-2017>. Acesso em: 10 ago. 2018.

DUNN, R. R. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. **Conservation Biology**, v. 8, n. 2, p. 302-309, 2004.

FINEGAN, B. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 11, n. 3, p. 119-124, 1996.

FRANÇA, F. et al. Do space-for-time assessments underestimate the impacts of logging on tropical biodiversity? An Amazonian case study using dung beetles. **Journal of Applied Ecology**, v. 53, n. 4, p. 1098-1105, 2016. doi: 10.1111/1365-2664.12657.

FRANÇA, F. et al. Identifying thresholds of logging intensity on dung beetle communities to improve the sustainable management of Amazonian tropical forests. **Biological Conservation**, v. 216, p. 115-122, 2017. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2017.10.014>.

FRANÇA, F.; LOUZADA, J.; BARLOW, J. Selective logging effects on ‘brown world’ faecal-detritus pathway in tropical forests: A case study from Amazonia using dung beetles. **Forest Ecology and Management**, v. 410, p. 136-143, 2018. doi.org/10.1016/j.foreco.2017.12.027.

GARDNER, T. A. et al. Predicting the uncertain future of tropical forest species in a data vacuum. **Biotropica**, v. 39, n. 1, p. 25–30, 2007. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00228.x>.

- GARDNER, T. A. et al. Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetle. **Journal of Applied Ecology**, v. 45, n. 3, p. 883-893, 2008a. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01454.x>.
- GARDNER, T. A. et al. The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. **Ecology Letters**, v. 11, p. 139–150, 2008b. <https://doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01133.x>.
- 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 B**, v. 368, 20120166, 2013. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2012.0166>
- GILROY J. J. et al. Cheap carbon and biodiversity co-benefits from forest regeneration in a hotspot of endemism. **Nature Climate Change**, v. 4 , p. 503–507, 2014. DOI: 10.1038/NCLIMATE2200.
- GRIFFITHS, H. M. et al. The value of trophic interactions for ecosystem function: dung beetle communities influence seed burial and seedling recruitment in tropical forests. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 283, n. 1844, p. 1-9, 2016. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1634>.
- GUARIGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 148, n. 1-3, p. 185-206, 2001. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00535-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00535-1).
- HALFFTER, G. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). **Folia Entomológica Mexicana**, México, v. 82, p. 195-238, 1991.
- HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. **Dung Beetle Ecology**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1991. 514 p.
- HORGAN, F. G. Effects of deforestation on diversity, biomass and function of dung beetles on the eastern slope of the Peruvian Andes. **Forest Ecology and Management**, v. 216, n 1-3, p. 117-133, 2005. doi.org/10.1016/j.foreco.2005.05.049.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Cidades. Disponível em: <https://cidades.ibge.gov.br/>. Acesso em: 08 jan. 2018.
- Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, Ministério do Meio Ambiente. Floresta Nacional de Carajás. Disponível em: <http://www.icmbio.gov.br/portal/visitacao1/unidades-abertas-a-visitacao/4061-floresta-nacional-de-carajas>. Acesso em: 12 jan. 2019.
- Instituto Nacional de Meteorologia. Disponível em: <http://www.inmet.gov.br/portal/>. Acesso em: 08 jan. 2018.

Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. TerraClass 2004 a 2014: Avaliação da dinâmica do uso e cobertura da terra no período de 10 anos nas áreas desflorestadas da Amazônia legal Brasileira. Belém, PA; 2016.

KORASAKI, V. et al. Taxocenose de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) em Benjamin Constant, AM. **Acta Amazonica**, v. 42, n. 3 p. 423-432, 2012.

KRAUSS, J. et al. Habitat fragmentation causes immediate and time delayed biodiversity loss at different trophic levels. **Ecology Letters**, v. 13, n. 5, p. 597-605, 2010. doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01457.x.

LAMBIN, E. F.; GEIST, H. J.; LEPEERS, E. Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 28, p. 205-41, 2003. doi: 10.1146/annurev.energy.28.050302.105459.

LENNOX, G. D. et al. Second rate or a second chance? Assessing biomass and biodiversity recovery in regenerating Amazonian forests. **Global Change Biology**, v. 24, n. 12, p. 5680-5694, 2018. doi: 10.1111/gcb.14443.

LENTH, R. V. Least-Squares Means: The R Package lsmeans. **Journal of Statistical Software**, v. 69, n. 1, p. 1-33, 2016. doi: 10.18637/jss.v069.i01.

LUGO, A. E. Comparison of tropical tree plantations with secondary forests of similar age. **Ecological Monographs**, v. 62, n. 1, p. 1-41, 1992. doi.org/10.2307/2937169.

MAGURRAN, A. E. **Ecological Diversity and its Measurement**. Wiley-Blackwell, New Jersey, USA, 2004. 264 p.

MARSH, C. J. et al. Optimising bait for pitfall trapping of Amazonian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). **Plos One**, v. 8, n. 8, p. 1-8, 2013.

MATHISON, B. A.; DITRICH, O. The fate of *Cryptosporidium parvum* oocysts ingested by dung beetles and their possible role in the dissemination of cryptosporidiosis. **Journal of Parasitology**, v. 85, n. 4, p. 678-681, 1999.

MAUÉS, H. Origens históricas da cidade de Bragança. **Revista de História**. v. 35, n. 72, p. 377-392, 1967. doi.org/10.11606/issn.2316-9141.rh.1967.126795.

MAYHEW, R. J.; TOBIAS, J. A.; BUNNEFELD, L. DENT; D. H. Connectivity with primary forest determines the value of secondary tropical forests for bird. **Biotropica**. v. 51, n. 1, p. 1-15, 2019. doi.org/10.1111/btp.12629

MOREIRA, A. M. **Estudo comparativo do uso da terra em unidades de produção familiar no nordeste paraense**. 2008. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais) - Universidade Federal do Pará, Belém, PA.

OKSANEN, J. et al. Vegan: Community Ecology Package. R package version 22-1. 2015. Disponível em: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Acesso em: 04 fev. 2018.

OLIVEIRA, V. H. F. **Usos múltiplos da paisagem amazônica e a comunidade de escarabeíneos**. 2011. Dissertação (Mestrado em Ecologia) - Universidade Federal de Lavras, Minas Gerais.

PEREIRA, H. M. et al. Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. **Science**, v. 330, n. 6010, p. 1496-1501, 2010. doi: 10.1126/science.1196624.

PHILIPS, T. K.; PRETORIUS, E.; SCHOLTZ, C. H. A phylogenetic analysis of dung beetles (Scarabaeinae: Scarabaeidae): unrolling an evolutionary history. **Invertebrate Systematics**, v. 18, n. 1, p. 53-88, 2004.

R CORE TEAM. R: A Language and Environment for Statistical Computing. **R Foundation for Statistical Computing**, [Programa de computador]. Vienna, 2018. Disponível: <https://www.R-project.org>. Acesso em: 17 jan. 2019.

ROMDAL, T. S.; ARAÚJO, M. B.; RAHBK, C. Life on a tropical planet: niche conservatism and the global diversity gradient. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 3, p. 344-350, 2012. doi: 10.1111/j.1466-8238.2012.00786.x.

SALDARRIAGA, J. G. et al. Long-Term Chronosequence of Forest Succession in the Upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. **Journal of Ecology**, v. 76, n. 4, p. 938-958, 1988.

SILVA, J. M. C.; GARDA, A. A. Padrões e Processos Biogeográficos na Amazônia. In: CARVALHO, C. J. B.; ALMEIDA, E. A. B. **Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos**. São Paulo: Roca, 2011. p. 189-197.

SILVA, P. G.; HERNÁNDEZ, M. I. M. Spatial patterns of movement of dung beetle species in a tropical forest suggest a new trap spacing for dung beetle biodiversity studies. **Plos One**, v. 10, n. 5, p. 1-18, 2015. e0126112. doi:10.1371/journal.pone.0126112.

SILVA, R. J.; DINIZ, S.; VAZ-DE-MELLO, F. Z. Heterogeneidade do habitat, riqueza e estrutura da assembleia de besouros rola-bosta (Scarabaeidae: Scarabaeinae) em áreas de cerrado na Chapada dos Parecis, MT. **Neotropical Entomology**, v. 39, n.6, p. 934-940, 2010.

SOLAR, R. R. C. et al. How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? **Ecology Letters**, v. 18, n. 10, p. 1108-1118, 2015. doi.org/10.1111/ele.12494.

SOUZA-FILHO, P. W. M. et al. Four decades of land-cover, land-use and hydroclimatology changes in the Itacaiúnas River watershed, southeastern Amazon. **Journal of Environmental Management**, v. 167, p. 175-184, 2016. doi.org/10.1016/j.jenvman.2015.11.039.

SPECTOR, S.; AYZAMA, S. Rapid turnover and edge effects in dung beetle assemblages (Scarabaeidae) at a bolivian neotropical forest-savanna ecotone. **Biotropica**, v. 35, n. 3, p. 394-404, 2003. doi.org/10.1646/02102.

TAUBERT, F. et al. Global patterns of tropical forest fragmentation. **Nature**, v. 554, p. 519–522, 2018. doi:10.1038/nature25508.

WRIGHT, S. J.; MULLER-LANDAU, H. C. The future of tropical forest species. **Biotropica**, v. 38, n. 3, p. 287-301, 2006. doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00154.x.

5. APÊNDICE

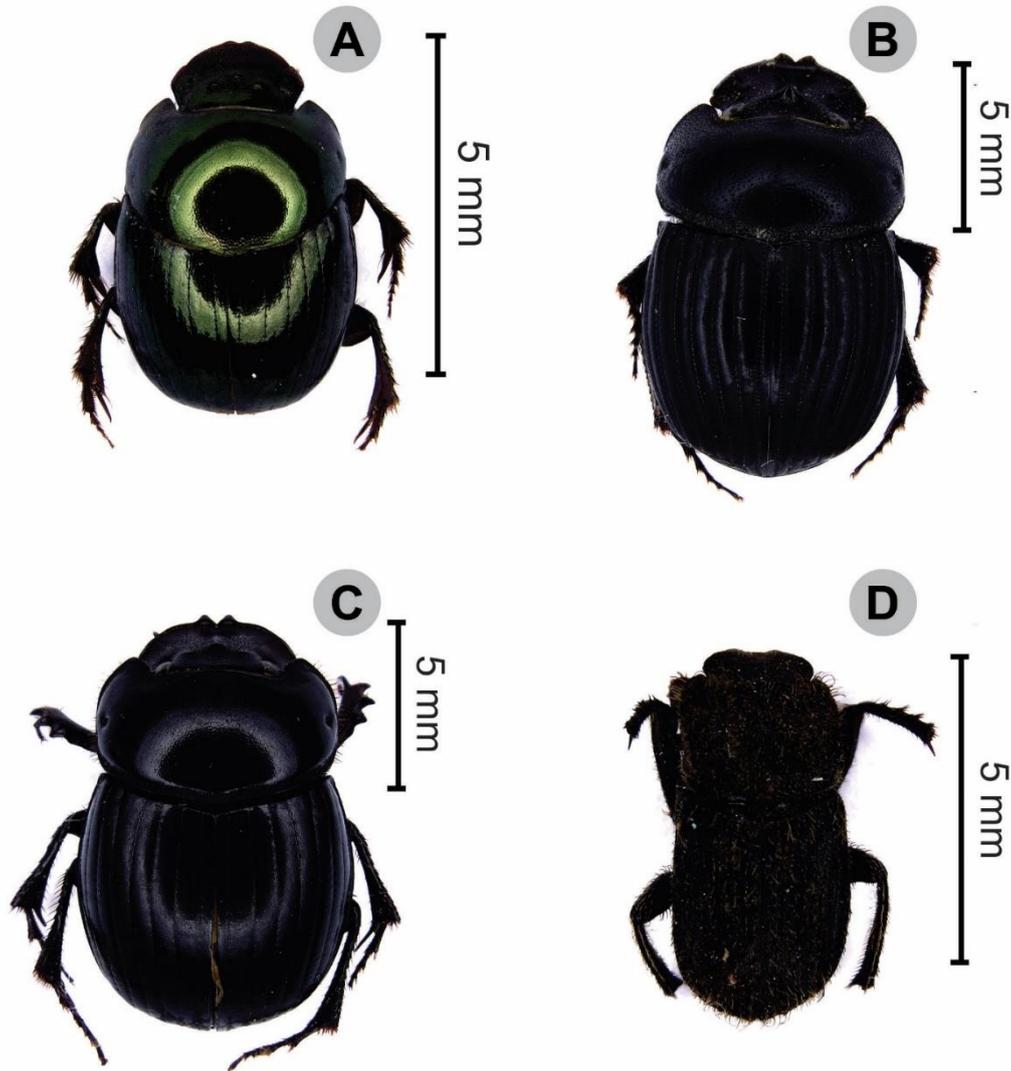


Figura 11: Espécies mais abundantes nas diferentes regiões de estudo e classes florestais. Espécie 12 = *Canthidium* sp. 28 (Erichson, 1847) (A); espécie 24 = *Dichotomius* aff. *batesi* (Harold, 1869) (B); espécie 25 = *Dichotomius* aff. *lucasi* sp. 2 (Harold, 1869) (C); espécie 31 = *Eurysternus atrosericus* (Génier, 2009) (D).

Tabela 3: Temperaturas mínimas, médias, máximas e precipitação média acumulada por trimestre para os três municípios de estudo.

Município	Temperatura (°C)			Precipitação média acumulada por trimestre (mm)			
	Máx.	Méd.	Mín.	Jan. - Mar.	Abr. - Jun.	Jul. - Set.	Out. - Dez.
Bragança	30,90	26,18	21,52	1093,8	938,9	300,2	96,3
Marabá	31,88	26,97	22,09	921,8	396,1	79,9	461,1
Parauapebas	31,59	26,20	20,85	818,3	354,0	89,7	439,1

O período de referência para a climatologia é de 1981-2010, e as séries históricas foram reconstituídas por procedimentos de interpolação. Os maiores e menores índices para temperatura e precipitação para cada região estão em negrito. (Fonte: Instituto Nacional de Meteorologia; Climate-Data.org).