



TAÍS HELENA DE ARAUJO RODRIGUES

**DISTÚRBIOS ANTRÓPICOS ALTERAM AS PROPRIEDADES
DAS REDES DE INTERAÇÕES FORÉTICAS EM FLORESTAS
TROPICAIS**

**LAVRAS - MG
2019**

TAÍS HELENA DE ARAUJO RODRIGUES

**DISTÚRBIOS ANTRÓPICOS ALTERAM AS PROPRIEDADES DAS REDES DE
INTERAÇÕES FORÉTICAS EM FLORESTAS TROPICAIS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Entomologia, área de concentração em Entomologia Agrícola para a obtenção do título de mestra.

Prof. Dr. Júlio Neil Cassa Louzada
Orientador

Dr. Filipe Machado França
Coorientador

Dra. Lívia Dorneles Audino
Coorientadora

**LAVRAS - MG
2019**

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo (a) próprio(a) autor(a).

Rodrigues, Taís Helena de Araujo.

Distúrbios antrópicos alteram as propriedades das redes de
interações foréticas em florestas tropicais / Taís Helena de Araujo
Rodrigues. - 2019.

69 p.: il.

Orientador (a): Júlio Neil Cassa Louzada.

Coorientador (a): Filipe Machado França, Lívia Dorneles
Audino.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de
Lavras, 2019.

Bibliografia.

1. Distúrbios antrópicos. 2. Redes de interações. 3. Floresta. I.
Universidade Federal de Lavras. II. Título.

TAÍS HELENA DE ARAUJO RODRIGUES

**DISTÚRBIOS ANTRÓPICOS ALTERAM AS PROPRIEDADES DAS REDES
DE INTERAÇÕES FORÉTICAS EM FLORESTAS TROPICAIS**

**ANTHROPOGENIC DISTURBANCES AFFECT PHORETIC INTERACTION
NETWORKS WITHIN TROPICAL FORESTS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Entomologia, área de concentração em Entomologia Agrícola para a obtenção do título de mestre.

APROVADA EM 21 de fevereiro de 2019

Dr. Júlio Neil Cassa Louzada - UFLA

Dr. Lucas Del Bianco Faria - UFLA

Pedro Giovâni da Silva - UFMG

Dr. Júlio Neil Cassa Louzada
Orientador

Dr. Filipe Machado França
Coorientador

Dra. Lívia Dorneles Audino
Coorientadora

**LAVRAS - MG
2019**

À Maria José de Araújo (in memoriam) e Claudia Maria de Araújo, meus exemplos de garra, bondade e amor.

AGRADECIMENTOS

A conclusão do mestrado representa uma das etapas mais importantes da minha vida profissional. Para que eu conseguisse chegar até aqui, muitas pessoas foram essenciais, contribuindo não só para meu crescimento profissional, mas também pessoal ao longo desta jornada. À elas, minha gratidão!

Agradeço primeiramente à Deus pelo dom da vida, por iluminar meus caminhos e por sempre me dar coragem para continuar.

À minha mãe, Cláudia, pelo amor, paciência e por não medir esforços para que eu chegasse até aqui. Espero poder retribuir toda essa dedicação e ser motivo de orgulho para a senhora. Essa conquista é nossa!

À vó Maria (*in memoriam*), que não está mais entre nós, mas com certeza está torcendo por mim e guiando meus passos de onde quer que ela esteja. Saudades eternas!

Ao “chatola” do meu irmão Yuri e demais familiares maternos pelo incentivo, pela ajuda na minha criação e por todos os bons momentos que vivemos juntos.

Ao Túlio, mais conhecido como Dê, por todo amor, companheirismo e compreensão. Obrigada por ter entendido minhas ausências e por não deixar que isso afetasse nosso relacionamento. Por muitas vezes você foi (e é) meu ponto de apoio em momentos difíceis. Te amo!

Aos meus amigos do eterno Sexteto (Christian, Gustavo, Helenice, Marina e Ygor), que mesmo longe, sempre me incentivaram e vibraram com as minhas conquistas. Da “Escola Agrícola” para a vida!

À Bruna, Danily, Jú, Kyssia, Laís, Márcia e Rafa, presentes que Ouro Preto e a República Só a Gente me deram. Muito obrigada pelas conversas descontraídas e pelo apoio em momentos de tristeza. Vocês são minhas saudades diárias!

À Larissa, que foi minha companheira de graduação e que, apesar da distância, me acompanhou durante todo o mestrado. Obrigada por escutar meus chororôs e ser ombro amigo nos momentos de desespero.

Aos meus amigos de Lavras André, Cássio, César, Leopoldo, Lívia e Rafa, por tornarem esta minha caminhada muito mais fácil. Agradeço especialmente a Nayara, minha irmã siamesa, pelos bons momentos, por me ouvir e me socorrer nos momentos de turbulência.

Aos amigos e colegas rola-bosteiros por terem me acolhido tão calorosamente. Agradeço também por toda a experiência acadêmica e de vida compartilhada. Vocês foram essenciais para o meu crescimento durante este período do mestrado.

Aos colegas da Entomologia, que piraram comigo durante as disciplinas e me ajudaram sempre que necessário. Especialmente Pablito, Jonas e Janet, pelos campos divertidos e por mostrarem que nós pós - graduandos estamos no mesmo barco e podemos (devemos) nos ajudar.

Aos colegas da Ecologia pelos cafés da tarde e todos os bons momentos compartilhados.

Ao meu orientador, Dr. Júlio Louzada, por me nortear durante a realização deste trabalho e compartilhar toda sua sabedoria. É uma honra ser orientada por um dos pesquisadores referência na área em que escolhi trabalhar.

Aos meus coorientadores oficiais Filipe e Livia por terem me guiado e me ensinado tanto durante o mestrado. Ao Filipe, agradeço ainda por ter cedido a coleta dos escarabeíneos para que eu realizasse esta dissertação. À Livia, por toda a paciência e pelos puxões de orelha. Você acreditou em mim até mesmo quando eu não acreditava. Muito obrigada por tudo!

Ao meu coorientador não oficial, Leopoldo (Popôncio, Popoldo), que provavelmente vai me renegar e falar que não tem nada a ver com isso, por toda a ajuda durante a execução do trabalho. Com toda a (falta de) paciência do mundo, você compartilhou seu conhecimento e me ajudou sempre que precisei. Obrigada!

À Laís Maia pelo auxílio nas coletas e processamento dos dados dos besouros escarabeíneos.

Ao taxonomista Dr. Fernando Vaz-de-Mello pelo auxílio na identificação dos besouros.

Ao Ângelo (*in memoriam*) por ter sido tão disponível para me auxiliar nas análises dos dados e para compartilhar todo seu conhecimento.

À UFLA, uma universidade cheia de belezas e oportunidades, pelo ensino gratuito e de qualidade. Tenho muito orgulho de ser UFLA!

À UFOP, por te me dado toda a base acadêmica necessária para que chegasse até aqui. Serei sempre ufopiana!

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CAPES) pela concessão da bolsa. O presente trabalho foi realizado com o apoio da CAPES – Código de financiamento 001.

Ao CNPq, NERC e FAPEMIG por custearem as coletas dos besouros escarabeíneos e ácaros e os equipamentos de laboratório utilizados durante a realização desta pesquisa.

Ao departamento de Entomologia da UFLA, por ter me dado à oportunidade de realizar o mestrado.

Aos professores do DEN e do Setor de Ecologia da UFLA, por terem compartilhado seu conhecimento e me ensinado tanto.

À Ellen e à Isabel, secretárias, respectivamente, do PPG - Ecologia aplicada e PPG – Entomologia pela dedicação à profissão e pela disponibilidade em me auxiliar sempre que precisei.

Ao NEENTO, pela oportunidade de vivenciar experiências que a sala de aula e o laboratório não permitiram.

Enfim, minha gratidão a todos que contribuíram de alguma forma para a realização deste trabalho, para meu crescimento profissional e pessoal ao longo do mestrado.

“ ... na realidade não há nenhum eu, nem mesmo no mais simples, não há uma unidade, mas um mundo plural, um pequeno firmamento, um caos de formas, de matrizes, de situações, de heranças e possibilidades.”

Hermann Hesse

RESUMO

As florestas tropicais têm passado por intensa degradação ambiental nas últimas décadas. O corte seletivo e a incidência de fogo estão entre as principais ameaças à biodiversidade, em especial para as florestas da Amazônia. Diante disso, torna-se necessário desenvolver estratégias de conservação efetivas que previnam, mitiguem ou impeçam danos da degradação à biodiversidade. Para isso é de extrema importância que as consequências ecológicas desses distúrbios ambientais sejam compreendidas. O uso de redes de interações para avaliar as repostas ecológicas frente aos diferentes tipos de impactos, pode contribuir para uma visão mais holística do problema, já que as espécies que compõem as comunidades biológicas interagem umas com as outras, de forma obrigatória ou facultativa, para diversos fins. A forese é uma interação comensal pouco estudada no contexto de distúrbios ambientais, mas que pode ter importantes implicações para a conservação das espécies e funcionamento dos ecossistemas. Até o momento, nenhum estudo em florestas tropicais avaliou a resposta de redes de interações foréticas a distúrbios ambientais. Este trabalho visa contribuir para o preenchimento dessa lacuna de conhecimento, investigando a resposta das propriedades de redes de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos a distúrbios florestais na região Amazônica. Esta dissertação está estruturada em duas partes. A primeira delas compreende uma introdução geral e um referencial teórico. A segunda consiste no artigo propriamente dito, o qual objetivou avaliar as mudanças nas propriedades das redes de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos em um gradiente de distúrbio florestal antrópico, composto por florestas não perturbadas, manejadas com corte seletivo e queimadas na Floresta Nacional do Tapajós, Belterra - PA. Os besouros escarabeíneos foram coletados em três áreas de cada um dos sistemas florestais utilizando armadilhas do tipo *pitfall* iscadas com uma mistura de fezes humanas e suínas. Após a coleta, cada indivíduo de escarabeíneo foi cuidadosamente inspecionado e os ácaros foréticos foram retirados de diversas regiões corporais desses insetos. A partir disso, foram construídas matrizes de interações, que serviram de base para a realização das análises. O principal achado deste trabalho foi que, apesar de não haver diferenças na riqueza total de espécies de ácaros foréticos e besouros escarabeíneos entre os sistemas, foram observadas alterações nas propriedades das redes de interações entre as florestas não perturbadas e antropizadas. Houve uma diminuição na complexidade (número de *links* por espécie e diversidade de Shannon de interações) das redes e na especialização das interações ao longo do gradiente crescente de distúrbio. As propriedades estruturais aninhamento e compartimentalização, no entanto, apresentaram uma tendência oposta, com as florestas queimadas apresentando os maiores valores. Este foi o primeiro trabalho a avaliar as mudanças nas propriedades das redes de interações foréticas em florestas tropicais. Esta pesquisa pode subsidiar estratégias mais efetivas de conservação da biodiversidade, indicando que os esforços devem ser voltados não somente para espécies, mas sim para as redes de interações envolvendo grupos importantes para o funcionamento ecossistêmico.

Palavras-chave: Forese. Corte seletivo. Incêndios florestais. Floresta Amazônica. Besouros. Ácaros. Interação comensal.

ABSTRACT

Tropical forests have undergone intense environmental degradation in recent decades. Selective logging and the fire are among the main threats, especially to Amazonian forests. It is therefore necessary to understand the ecological consequences of these environmental disturbances for developing effective conservation strategies that prevent or mitigate the degradation impacts on biodiversity. The use of interaction networks to assess ecological responses to different human activities may contribute to a more holistic view of the problem, whereas the species can interact, both obligatory or facultatively, each other to distinct purposes. Phoresy is a commensal interaction poorly studied in the context of environmental disturbances, but that may have important implications for the conservation of species and ecosystem functions. Until now, no study in tropical forests has evaluated how networks based on phoretic interactions respond to environmental disturbances. This work addresses this knowledge by investigating changes in network properties based on interactions between phoretic mites and dung beetles sampled within disturbed Amazonian forests. The first part of the dissertation comprises a general introduction and a literature review. The second consists of a paper which aimed to evaluate changes in the interaction networks properties sampled across a disturbance gradient including undisturbed forests, logged forests and burned forests in the Tapajós National Forest, Belterra - PA. Dung beetles were collected in three areas of each forest system using pitfall traps baited with a mixture of pig and human dung. After sampling, each individual was carefully inspected and the associated phoretic mites were removed. Then, interactions matrices were built and used for the analyses. The main finding of this study was that network metrics significantly changed along the gradient of forest disturbance but no significant differences were found in total species richness of phoretic mites and dung beetles between systems. In general, there was a decrease in network complexity (links per species and Shannon's diversity of interactions) and in the specialization of interactions along the increasing gradient of disturbance. However, the network nestedness and compartmentalization presented an opposite tendency, with the burned forests exhibiting the highest values. This research was the first to evaluate changes in the properties of the phoretic networks in tropical forests. This research may support more effective strategies for biodiversity conservation, indicating that efforts should be focused not only species, but also in interactions networks between groups associated to ecosystem functioning.

Keywords: Phoresy. Selective logging. Forest fires. Amazonian forest. Beetles. Mites. Commensalistic interaction

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE	11
1 INTRODUÇÃO	11
2 REFERENCIAL TEÓRICO	14
2.1 Florestas tropicais: biodiversidade, importância e distúrbios ambientais	14
2.2 Amazônia: biodiversidade, importância e distúrbios ambientais	15
2.3 Redes de interações ecológicas: caracterização e potencial bioindicador	17
2.3.1 Caracterização das redes de interações	17
2.3.2 Potencial bioindicador das redes de interações	19
2.4 Interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos: importância ecológica dos grupos envolvidos e caracterização das interações	20
2.4.1 Besouros escarabeíneos e importância ecológica	20
2.4.2 Ácaros e importância ecológica	21
2.4.3 Interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos	22
REFERÊNCIAS	25
SEGUNDA PARTE	32
DISTÚRBIOS ANTRÓPICOS ALTERAM AS PROPRIEDADES DAS REDES DE INTERAÇÕES FORÉTICAS EM FLORESTAS TROPICAIS	32
RESUMO	33
ABSTRACT	34
1 INTRODUÇÃO	35
2 MATERIAL E MÉTODOS	38
2.1 Área de estudo	38
2.2 Desenho amostral e coleta dos besouros escarabeíneos	40
2.3 Coleta de ácaros associados aos besouros escarabeíneos	41
2.4 Análises estatísticas	41
3 RESULTADOS	42
4 DISCUSSÃO	46
5 CONCLUSÃO	52
REFERÊNCIAS	52
APÊNDICE A	59
APÊNDICE B	63
APÊNDICE C	65

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO

As florestas tropicais têm experimentado intensas taxas de desmatamento e degradação ambiental nas últimas décadas (BARLOW *et al.*, 2016). Somente no ano de 2013, mais de 5.7 milhões de hectares de florestas tropicais foram perdidas no continente americano, que apresentou as maiores taxas de conversão do mundo (MALHI *et al.*, 2014). Além de distúrbios relacionados ao desmatamento (perda e fragmentação do habitat), as florestas tropicais têm sofrido fortemente com distúrbios secundários que, mesmo não causando a remoção de extensas áreas, diminuem a qualidade dos habitats florestais (LEWIS; EDWARDS; GALBRAITH, 2015). Dentre esses distúrbios, destacam-se o corte seletivo e a incidência de queimadas (ASNER *et al.*, 2009; JUÁREZ-OROZCO; SIEBE; FERNÁNDEZ, 2017). Somente no período de 2000-2005, 20% das florestas tropicais sofreram com a pressão do corte seletivo. Além disso, mais de 400 milhões de hectares de florestas tropicais estão inseridos em áreas de concessão para extração madeireira (BLASER *et al.*, 2011). Em se tratando de incêndios florestais, a ocorrência de queimadas que atingem grandes áreas tem aumentado (MALHI *et al.*, 2014). Esse aumento na incidência de fogo está relacionado, dentre outros fatores, às fortes secas causadas pela ocorrência de El Niño rigorosos (WITHEY *et al.*, 2018). Esses incêndios são normalmente de origem acidental ou criminosa, resultando do espalhamento do fogo usado como ferramenta de manejo em práticas agrícolas em assentamentos humanos (CARMENTA *et al.*, 2016).

Sabe-se que o corte seletivo e os incêndios florestais têm implicações ecológicas importantes para as comunidades biológicas e para o funcionamento dos ecossistemas (BARLOW *et al.*, 2016; FRANÇA; LOUZADA; BARLOW, 2018; MALHI *et al.*, 2014). No entanto, apesar dos avanços realizados por pesquisas anteriores, a compreensão sobre as consequências ecológicas destes distúrbios antrópicos ainda é limitada. Isto porque a maioria das pesquisas realizadas nas florestas tropicais até o momento foca somente nas implicações desses impactos sobre a estrutura taxonômica/funcional das comunidades (ex. ANDRADE *et al.*, 2014; BEIROZ, *et al.*, 2018, FRANÇA *et al.*, 2017; MONTEJO-KOVACEVICH *et al.*, 2018). Porém, dado que as espécies de uma comunidade interagem formando um sistema interconectado e interdependente, levar em consideração o impacto de distúrbios sobre as redes de interações é essencial para fornecer uma visão mais holística da situação problema (HELENO *et al.*, 2014).

Redes de interações são modelos que representam as relações entre um conjunto de espécies presentes em um ecossistema, podendo representar diversos processos ecológicos (DEHLING, 2018). Essas redes de interações e os processos ecológicos aos quais estão interligadas podem ser afetados de diversas formas por distúrbios antrópicos. Comumente, tais impactos se dão através de alterações na riqueza, abundância, composição e probabilidade de encontro entre as espécies que compõem essas redes (SOARES; FERREIRA; LOPES, 2017; TYLIANAKIS; MORRIS, 2017). Isto, por sua vez, pode afetar de forma negativa propriedades das redes de interações relacionadas à sua complexidade, estabilidade e estrutura (LANDI *et al.*, 2018). Modificações nas mesmas pode afetar a permanência de determinadas espécies e a manutenção das redes de interações, bem como o funcionamento dos ecossistemas (BASCOMPTE; JORDANO, 2007; LALIBERTÉ *et al.*, 2016; TYLIANAKIS *et al.*, 2010).

Redes de interações comensais compostas por ácaros (Arachnida: Parasitiformes e Acariformes) e besouros escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) podem ser um excelente modelo para estudos que objetivam avaliar o impacto de distúrbios antrópicos na biodiversidade. Os ácaros são importantes componentes da mesofauna do solo em sistemas naturais e antropizados, podendo auxiliar no controle populacional de diversos organismos no solo, além de contribuírem para a ciclagem de nutrientes (WALTER; PROCTOR, 2013). Esses organismos normalmente possuem baixa capacidade de dispersão e se associam temporariamente a besouros escarabeíneos para se dispersarem no ambiente (LIU *et al.*, 2016). Nessa interação, denominada forese – uma associação comensal, o organismo forante ou forético, obtém ganhos no *fitness* por ser carregado passivamente pelos hospedeiros para habitats com condições e disponibilidade de recursos adequadas para sua sobrevivência (HOUCK, 1991; THITE; MORRAN; ROODE, 2016). Além de ser bastante comum na natureza, a associação ácaro forético-besouro escarabeíneo é facilmente coletada em habitats naturais e antropizados, podendo apresentar diferenças na intensidade e composição das redes de interações entre esses sistemas (HARTINI; DWIBADRA; TAKAKU, 2009; PEROTTI; BRAIG, 2009; SOBHI; HAJIQANBAR; MORTAZAVI, 2017).

Poucos estudos avaliaram até o momento a interação forética no contexto de distúrbios ambientais, especialmente em florestas tropicais (EWERS; BARTLAM; DIDHAM, 2013). Neste contexto, faz-se necessário a realização de estudos que compreendam as respostas destas aos distúrbios ambientais levando-se em consideração a importância das interações foréticas, principalmente entre ácaros e besouros escarabeíneos, para a conservação da

biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas. Assim, este trabalho visa contribuir para o preenchimento dessa lacuna de conhecimento, investigando a resposta das propriedades das redes de interações formadas por besouros escarabeíneos e ácaros foréticos a distúrbios ambientais, especificamente corte seletivo e queimadas, na floresta Amazônica. Entender como esses distúrbios podem influenciar as redes de interações pode nos auxiliar na compreensão de suas consequências sobre a estabilidade e até mesmo sobre resiliência funcional desses ecossistemas frente à ocorrência de futuros distúrbios climáticos e/ou humanos. Além disso, essa informação pode subsidiar a tomada de decisão, indicando que os esforços de conservação sejam voltados não somente para as espécies isoladamente, mas sim para as redes de interações como um todo (TYLIANAKIS *et al.*, 2010).

Esta dissertação está estruturada em duas partes. Na primeira faz-se um referencial teórico sobre temas que auxiliarão na compreensão deste estudo, dentre eles biodiversidade, importância e distúrbios que afetam florestas tropicais e a Amazônia; caracterização e uso de redes de interações como indicadores da qualidade ambiental e interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos. A segunda parte deste trabalho é composta por um artigo, que teve como objetivo avaliar as mudanças nas propriedades das redes de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos frente a um gradiente de distúrbio florestal. O gradiente de distúrbio florestal foi composto por florestas não perturbadas, florestas manejadas com corte seletivo e florestas queimadas. Estes dois últimos tipos de distúrbios antrópicos possuem grande potencial de impacto na região de Santarém/Belterra – Pará na Amazônia brasileira, local onde esta pesquisa foi realizada. Essa região encontra-se na fronteira de expansão agrícola e sofre fortemente com a exploração madeireira (CARDOSO; SOUZA JÚNIOR, 2017). Além disso, foi amplamente impactada pelo fogo durante o último El Niño em 2015-16, quando incêndios acidentais e ilegais queimaram cerca de um milhão de hectares no centro-oeste da Amazônia (WITHEY *et al.*, 2018).

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Florestas tropicais: biodiversidade, importância e distúrbios ambientais

As florestas tropicais consistem em um bioma conhecido mundialmente por sua grande extensão e por abrigar grande parte da biodiversidade do planeta (BARLOW *et al.*, 2018). Este bioma cobre cerca de 15% da superfície continental terrestre, sendo dominante em países africanos, sul-americanos, asiáticos e na Austrália (MURPHY; BROWMAN, 2012). Além da extensão, as florestas tropicais recebem destaque por sua expressiva biodiversidade: elas abrigam mais de 50% da biodiversidade total do planeta. Por exemplo, estimativas apontam que existem cerca de 47.000 espécies de árvores nestas florestas (SLIK *et al.*, 2015). Em se tratando de artrópodes, pesquisadores encontraram em 0.5 ha de floresta tropical, mais de 6100 espécies (BASSET *et al.*, 2012).

Graças a sua megadiversidade e extensão, as florestas tropicais são responsáveis por proverem funções ecológicas que beneficiam o homem em escala local, regional e mundial (BRANDON, 2014). Serviços relacionados à regulação climática, como distribuição de chuvas e estocagem de carbono, podem ser considerados um dos mais importantes em se tratando de bem-estar humano (MERTZ *et al.*, 2007). As florestas tropicais são responsáveis por regular os ciclos meteorológicos, produzindo chuvas e ventos, o que tem implicações climáticas em nível global (BRANDON, 2014). Em se tratando de estocagem de carbono, este bioma é responsável por armazenar aproximadamente 40% do estoque total de carbono mundial (BELLO *et al.*, 2016).

As florestas tropicais têm sofrido fortemente com a destruição e degradação ambiental resultantes das atividades humanas, principalmente por estarem inseridas em regiões de crescimento populacional intenso e expansão de atividades econômicas que demandam grandes extensões de terras (ex. agricultura e pecuária) (LEWIS, 2009). Segundo Barlow *et al.* (2016), existem dois grupos principais de distúrbios que atingem as florestas tropicais: aqueles relacionados à modificação da paisagem e aqueles relacionados à distúrbios que ocorrem dentro dos remanescentes florestais. As modificações da paisagem estão altamente relacionadas ao desmatamento acelerado que ocorre nas regiões tropicais, que nos anos de 2000-2010 foi em média de 0.9×10^6 ha por ano (KIM; SEXTON; TOWNSHEND, 2015). Dentre estas modificações, a perda e a fragmentação do habitat são consideradas as principais ameaças às florestas tropicais e à biodiversidade por ela abrigada (MORRIS, 2010). Em se tratando dos distúrbios que ocorrem dentro dos remanescentes florestais, podem ser destacados o corte seletivo e incêndios que atingem grandes proporções (BARLOW *et al.*,

2016). Estes distúrbios ambientais podem causar alterações na estrutura da floresta e, assim como alterações na paisagem, podem ter implicações negativas para a biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas (ANDRADE *et al.*, 2014; BURIVALOVA; ŞEKERCIOĞLU; KOH, 2014).

2.2 Amazônia: biodiversidade, importância e distúrbios ambientais

A Amazônia é a maior das florestas tropicais, compreendendo um território de mais de 6 milhões de km², que abrange nove países da América do Sul: Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Guiana, Guiana Francesa, Peru, Suriname e Venezuela (BRASIL, 2018). (ASSUNÇÃO; GANDOUR; ROCHA, 2015). O Brasil contém 60% do território total da floresta Amazônica, que se distribui no país entre os estados do Acre, Amapá, Amazonas, Mato Grosso, Pará, Rondônia, Roraima, Tocantins, parte do Maranhão e cinco municípios de Goiás (INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA, 2018).

A floresta Amazônica abriga metade de toda a biodiversidade presente nas florestas tropicais e cerca de um quarto da biodiversidade total do planeta (ASSUNÇÃO; GANDOUR; ROCHA, 2015), sendo a origem desta biodiversidade uma questão intrigante para muitos pesquisadores (ANTONELLI *et al.*, 2018). Graças a isso, a Amazônia é responsável por prover diversos serviços ecossistêmicos essenciais para a sobrevivência humana (GRIMALDI *et al.*, 2014; HOORN *et al.*, 2010). Dentre estes serviços, recebem destaque o de regulação climática e hidrológica, que tem fortes implicações locais, regionais e mundiais (GRIMALDI *et al.*, 2014).

Este bioma não está livre das pressões das atividades humanas, apesar da sua importância global na conservação da biodiversidade, na realização de funções ecológicas e provisão de serviços ecossistêmicos (GOMES *et al.*, 2015; LAURANCE *et al.*, 2011). Um importante causador da destruição da Amazônia é o desmatamento (COE *et al.*, 2013). Somente no período de agosto de 2017 a agosto de 2018, 7.900 km² de sua área foi desmatada por corte raso, indicando um aumento de aproximadamente 14% em relação ao ano anterior (INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISA, 2018). As principais responsáveis por estas taxas de desmatamento por corte raso são a conversão dos ecossistemas florestais em áreas agrícolas e pastagens (GOMES *et al.*, 2015).

Além do desmatamento, a Amazônia tem sofrido com atividades antrópicas que não são responsáveis pela deflorestação em si, mas que associadas a esta, causam diminuição na qualidade das florestas remanescentes (TYUKAVINA *et al.*, 2017). Dentre elas, pode ser citado o corte seletivo para extração de madeira (ASNER *et al.*, 2005). Esta é uma atividade

amplamente distribuída neste bioma e um importante causador da degradação ambiental na região (FRANÇA *et al.*, 2016; GATTI *et al.*, 2014). Sabe-se que, apesar de ser mais sustentável em relação a outras técnicas de extração de madeira, este distúrbio pode trazer consequências negativas para a estrutura do habitat (BLONDER *et al.*, 2018). O corte seletivo é responsável por causar, principalmente, um aumento na abertura do dossel nos habitats florestais e, conseqüentemente, um aumento na quantidade de luz e de vento em seu interior, bem como maiores variações microclimáticas ao nível do solo (FAUSET *et al.*, 2017). Uma vez que altera a estrutura da floresta e as condições microclimáticas, este distúrbio antrópico pode ter implicações negativas nas comunidades biológicas, causando diminuição na riqueza, abundância e biomassa das espécies (BURIVALOVA; ŞEKERCIOĞLU; KOH, 2014). A partir disso, o corte seletivo pode causar ainda efeitos em cascata em espécies que são interdependentes na comunidade, e, caso atinja espécies funcionalmente importantes, pode afetar fortemente processos ecossistêmicos (FRANÇA; LOUZADA; BARLOW, 2018).

Além do corte seletivo, pode-se destacar os distúrbios associados à ocorrência de queimadas criminosas ou acidentais como um dos principais fatores responsáveis pela degradação da Floresta Amazônica (ARAGÃO; SHIMABUKURO, 2010; BARLOW; PERES, 2004). A intensificação de tal distúrbio está intimamente relacionada ao desmatamento e à severidade das secas ocorrentes na região (COE *et al.*, 2013). Estas secas rigorosas, dentre outros fatores, se devem à acentuação do fenômeno El Niño como consequência das mudanças climáticas globais (ARAGÃO; SHIMABUKURO, 2010; JIMÉNEZ-MUÑOZ *et al.*, 2016). O fogo, utilizado por populações tradicionais como uma técnica de manejo do solo (CARMENTA *et al.*, 2016), escapa mais facilmente das áreas agricultáveis durante períodos de secas extremas, causando incêndios florestais descontrolados na região (WITHEY *et al.*, 2018).

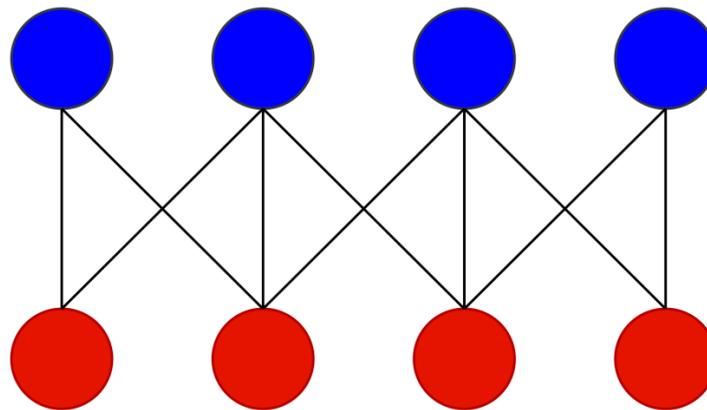
O fogo, assim como o corte seletivo, é conhecido por causar alterações na estrutura do habitat florestal. Este distúrbio também causa uma perda significativa na cobertura do dossel em ecossistemas florestais (XAUD; MARTINS; SANTOS, 2013). No entanto, vale ressaltar que estas mudanças estruturais podem ser mais intensas que as causadas pelo corte seletivo em um único evento. Em se tratando especificamente da abertura do dossel, as queimadas podem causar uma perda de dossel 10 vezes maior do que aquela causada pelo corte seletivo (MATRICARDI *et al.*, 2012). Isto, por sua vez, pode ter consequências devastadoras para a biodiversidade e para o provimento de serviços ecossistêmicos fornecidos pela Floresta Amazônica (ANDRADE *et al.*, 2014; BUSH *et al.*, 2008; JUÁREZ-OROZCO; SIEBE; FERNÁNDEZ, 2017).

2.3 Redes de interações ecológicas: caracterização e potencial bioindicador

2.3.1 Caracterização das redes de interações

Redes de interações ecológicas podem ser definidas como modelos dinâmicos espaço-temporalmente que expressam diversas relações, tais como mutualismo, parasitismo, predação e forese, entre indivíduos, espécies, populações, comunidades ou até mesmo grupos funcionais (HELENO *et al.*, 2014). Estes componentes das redes de interações constituem os nós e são interligados por *links*, que podem representar a presença ou ausência da interação ou a força da interação expressa quantitativamente (DEHLING, 2018) (FIGURA 1).

Figura 1 – Esquema de uma rede de interações bipartida.



Legenda: Esquema gráfico de uma rede de interações bipartida. Os nós que, frequentemente, correspondem às espécies estão representados pelos círculos coloridos. Os *links*, que correspondem às interações entre os nós, estão representados pelas linhas que estão ligando os círculos azuis (nível superior) e os círculos vermelhos (nível inferior) da rede de interações. Fonte: Do autor.

As redes de interações possuem uma série de propriedades relacionadas à sua complexidade, estrutura e estabilidade (KAISER-BUNBURY; BLÜTHGEN, 2015). A complexidade da rede está, basicamente, ligada ao tamanho e a descritores quantitativos das forças das interações (LANDI *et al.*, 2018). A estabilidade, por sua vez, corresponde à capacidade da rede de interações de retornar ao seu ponto de equilíbrio após pequenas perturbações (ALLESINA; TANG, 2012; YAN *et al.*, 2017). A arquitetura ou estrutura da rede está relacionada a como as espécies e as interações se organizam na rede (DEHLING, 2018). Estas propriedades podem estar interligadas, produzindo efeitos umas nas outras. Por exemplo, a diminuição na complexidade das redes tróficas pode gerar uma diminuição na sua estabilidade (DUNNE; WILLIAMS; MARTINEZ, 2002).

As propriedades das redes de interações são comumente expressas por meio de índices que permitem fazer inferências sobre a sua complexidade, estrutura e estabilidade (LANDI *et*

al., 2018). Existe atualmente na literatura uma grande variedade destas métricas, que utilizam diferentes métodos para seu cálculo (ver DEHLING, 2018). Os principais índices em nível de rede encontrados na literatura são:

- a) Número de espécies: é um dos descritores mais simples do tamanho de uma rede interações. No caso de redes bipartidas, esta métrica pode ser calculada somando-se o número de espécies presentes nos níveis superiores e inferiores nas redes de interações (DEHLING, 2018);
- b) Número de *links*: corresponde ao máximo de *links* realizados na rede de interações (DEHLING, 2018);
- c) Número de *links* por espécie ou densidade de *links*: é o número médio de *links* realizados por espécie na rede de interações (LANDI *et al.*, 2018);
- d) Conectância: mede a proporção de *links* realizados em relação ao número máximo de *links* possíveis. Este número máximo de *links* possíveis é um valor teórico que pode ser obtido através da multiplicação do número de espécies em cada um dos níveis em redes bipartidas (DORMANN *et al.*, 2009; SOARES; FERREIRA; LOPES, 2017);
- e) Diversidade de interações: esta métrica é similar à diversidade de espécies e em sua forma mais simples pode ser representada pela riqueza de interações na rede (TYLIANAKIS *et al.*, 2010). No entanto, existem versões mais elaboradas, como a diversidade de Shannon de interações, análoga a diversidade taxonômica de Shannon (BLUTHGEN *et al.*, 2008; DEHLING, 2018);
- f) Compartimentalização: descreve a tendência com que as espécies têm de interagir mais frequentemente com algumas espécies do que com outras, formando compartimentos mais ou menos definidos nas redes de interações (LANDI *et al.*, 2018);
- g) Aninhamento: esta métrica mede o grau com que as interações entre espécies mais especialistas são um subconjunto das interações entre espécies mais generalistas (SOARES; FERREIRA; LOPES, 2017);
- h) Assimetria das interações: mede o balanço entre o número de espécies no nível superior e no nível inferior nas redes de interações (BLUTHGEN *et al.*, 2008). Indica também a desigualdade na dependência entre os níveis em redes de interações bipartidas (SOARES; FERREIRA; LOPES, 2017);

- i) Grau de especialização: esta métrica avalia o grau de especialização das espécies que compõem as redes de interações (BLUTHGEN *et al.*, 2008);
- j) Robustez: diz respeito à resistência que a rede de interações apresenta as cascatas de extinções secundárias (LANDI *et al.*, 2018).

2.3.2 Potencial bioindicador das redes de interações

Os organismos e espécies que compõem uma comunidade interagem para diversos fins (ex. alimentação, competição e facilitação), formando um sistema interdependente (PIMM, 1982). Desta forma, levar em consideração que as espécies estão ligadas umas às outras em redes de interações é essencial para a compreensão de como as comunidades respondem à distúrbios antrópicos (HELENO *et al.*, 2014). Isto é ainda mais necessário em se tratando do efeito dos distúrbios ambientais em funções ecológicas e/ou serviços ecossistêmicos, como polinização, que dependem das interações entre espécies para ser realizada (STOUT, 2014).

Distúrbios ambientais que afetam a qualidade do habitat podem causar alterações nas redes de interações de diversas maneiras (LALIBERTÉ *et al.*, 2016). Estes efeitos nas redes de interações são principalmente associados às mudanças na estrutura das comunidades e a probabilidade de encontro ou frequência de interação entre parceiros (TYLIANAKIS; MORRIS, 2017). As modificações na estrutura das comunidades incluem, dentre outros, fenômenos de extinção individual e cascatas de extinções de espécies, alterações na qualidade dos parceiros, bem como invasões biológicas nas redes de interações (AIZEN; SABATINO; TYLIANAKIS, 2012; TYLIANAKIS *et al.*, 2008). Estas cascatas de extinções em redes de interações não costumam ser aleatórias, uma vez que espécies e interações raras e especialistas exibem maior risco de serem extintas frente a distúrbios ambientais (AIZEN; SABATINO; TYLIANAKIS, 2012; TYLIANAKIS *et al.*, 2008). Em relação à probabilidade de encontro ou frequência de interações, estas são associadas, basicamente, às modificações na abundância e sobreposição espacial e temporal de espécies (TYLIANAKIS *et al.*, 2010; TYLIANAKIS; MORRIS, 2017).

Para quantificar estas resposta das redes de interações frente aos distúrbios ambientais, os pesquisadores têm utilizado índices como os acima mencionados (SOARES; FERREIRA; LOPES, 2017). Estes índices refletem características das redes de interações, como complexidade, estabilidade e estrutura, que podem ser afetadas por tais distúrbios ambientais (LANDI *et al.*, 2018). Assim, podem indicar uma maior suscetibilidade das redes de interações a cascatas de extinções secundárias e diminuição na resiliência frente a distúrbios

ambientais, o que pode afetar ainda o funcionamento dos ecossistemas (LANDI *et al.*, 2018; MAGRACH *et al.*, 2016; TYLIANAKIS; BINZER, 2014).

Frente ao potencial bioindicador destas métricas, estudos recentes têm tentando identificar o comportamento dos principais índices diante da diminuição da qualidade do habitat (ex. SOARES; FERREIRA; LOPES, 2017). Dentre estas métricas, as que apresentam maior potencial bioindicador são densidade de *links*, assimetria das interações, aninhamento, compartimentalização e grau de especialização (LANDI *et al.*, 2018; SOARES; FERREIRA; LOPES, 2017; TYLIANAKIS *et al.*, 2010). Por exemplo, de acordo com Tylianakis *et al.* (2010), o aninhamento tende a aumentar com a perturbação ambiental, como resultado da presença de espécies supergeneralistas em habitats mais perturbados. No entanto, outros autores verificaram que o aninhamento pode ter uma relação negativa com a qualidade do habitat, o que foi atribuído, dentre outros fatores, a diminuição no tamanho da rede de interações e estreitamento da amplitude do nicho de espécies generalistas (MOREIRA; BOSCOLO; VIANA, 2015; VANBERGEN *et al.*, 2017).

2.4 Interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos: importância ecológica dos grupos envolvidos e caracterização das interações

2.4.1 Besouros escarabeíneos e importância ecológica

Os escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) são um grupo de besouros bastante diverso em florestas tropicais (HANSKI; CAMBEFORT, 1991). Existem, atualmente, cerca de 6000 espécies de escarabeíneos descritas no mundo, das quais 726 são encontradas no Brasil (VAZ-DE-MELLO, 2018). Estes insetos são popularmente conhecidos como besouros “rola-bosta” devido ao comportamento de diversas espécies de Scarabaeinae de retirarem, rolar e enterrarem porções de fezes esféricas, que servem como recurso para alimentação e nidificação (HALFFTER; MATTHEWS, 1966).

Este grupo de besouros exibe hábito alimentar diverso, sendo em sua maioria detritívoros (HALFFTER; MATTHEWS, 1966). Grande parte das espécies detritívoras utilizam fezes de vertebrados como recurso alimentar e para nidificarem (coprófagas). No entanto, outros grupos de escarabeíneos podem utilizar outros materiais em decomposição para tais fins, como carcaças, frutos e restos vegetais (HANSKI; CAMBEFORT, 1991). Além disso, existem espécies não detritívoras que podem se alimentar de fungos ou predarem outros invertebrados, como diplópodes e formigas saúvas (HALFFTER; MATTHEWS, 1966).

Os besouros escarabeíneos coprófagos podem exibir diferentes comportamentos em se tratando de estratégia de alocação de recurso. Assim, de acordo com a estratégia de manipulação do recurso, podem ser classificados em três guildas funcionais distintas: paracoprídeos (escavadores), telecoprídeos (roladores) e endocoprídeos (residentes) (HALFFTER; MATTHEWS, 1966). Os besouros paracoprídeos caracterizam-se por escavar túneis próximos ou abaixo da massa fecal, para onde alocam a bola de recurso. Os endocoprídeos são aqueles que residem logo abaixo ou dentro do depósito de fezes, não se movimentando para longe da massa de recurso fecal. Já os telecoprídeos são aqueles besouros que formam bolas de fezes a partir do depósito de recurso e as rolam para longe da fonte, enterrando-as posteriormente (HALFFTER; EDMONDS, 1982).

Devido ao hábito alimentar detritívoro de grande parte das espécies e ao comportamento de manipulação do recurso, os besouros escarabeíneos desempenham diversas funções ecológicas importantes para a manutenção dos ecossistemas (BRAGA *et al.*, 2012; GRIFFITHS *et al.*, 2016). Uma das funções mais importantes desempenhadas por eles é a ciclagem de nutrientes, que ocorre por meio da realocação destes nutrientes através do enterrio de fezes por paracoprídeos e telecoprídeos (NICHOLS *et al.*, 2008). Isto, por sua vez, tem implicações no melhoramento do crescimento da vegetação. Outras funções ecológicas realizadas pelos besouros escarabeíneos são: dispersão secundária de sementes presentes nas fezes de mamíferos (GRIFFITHS *et al.*, 2016); aeração e promoção da infiltração de água no solo (BADENHORST *et al.*, 2018) e supressão populacional de moscas coprófagas (BRAGA *et al.*, 2012).

2.4.2 Ácaros e importância ecológica

Os ácaros são quelicerados pertencentes à classe Arachnida. Eles constituem o segundo maior grupo de artrópodes, ficando atrás somente de Insecta (MORAES; FLECHTMANN, 2008). Atualmente, o grupo possui 50.000 espécies descritas, que estão distribuídas nas superordens Acariformes e Parasitiformes. Porém, de acordo com acararologistas, esta diversidade pode ser ainda mais elevada: estima-se que a riqueza de ácaros seja 10 vezes maior que o atualmente observado (WALTER; PROCTOR, 2013). Esta incrível diversidade está distribuída tanto em ambiente aquáticos, quanto no terrestre, onde o grupo exibe o maior número de espécies (O'CONNOR, 2009).

Dentro do grupo chamado coletivamente de ácaros, podem ser observados hábitos alimentares diversos. Muitas espécies de ácaros são fitófagas, podendo se alimentar de diversos componentes da planta, dentre eles folhas, pólen, flores e mesmo raízes (KRANTZ;

WALTER, 2009). Devido a este hábito alimentar fitófago e ao alto tamanho populacional que podem atingir, estes artrópodes podem causar sérios danos às culturas (GRBIĆ *et al.*, 2011). Outras espécies de ácaros são predadoras e consomem ovos, larvas e adultos de pequenos artrópodes, incluindo outros ácaros, insetos, nematoides e oligoquetas (KRANTZ, 1998). Eles podem se alimentar ainda de matéria orgânica em decomposição, fungos e microrganismos (MORAES; FLECHTMANN, 2008).

Graças ao hábito alimentar predador, os ácaros desempenham funções ecológicas importantes para os ecossistemas. Este grupo de aracnídeos, componente dominante da mesofauna edáfica, atua nestes locais como controladores das populações de diversos organismos (KRANTZ, 1998). Em micro-habitats efêmeros, como fezes e carcaças de vertebrados, os ácaros podem ter um papel importante na predação de ovos e larvas de moscas coprófagas, incluindo aquelas de interesse médico-veterinário (PEROTTI *et al.*, 2000; AZEVEDO *et al.*, 2018). Os ácaros têm sido amplamente utilizados como ferramenta de controle biológico de espécies que atingem o status de praga nas culturas (SILVA *et al.*, 2016; TOLEDO *et al.*, 2018).

Os ácaros desempenham ainda funções ecológicas relacionadas à decomposição de matéria orgânica e ciclagem de nutrientes no solo (WALTER; PROCTOR, 2013). Por exemplo, ácaros oribatídeos, que se alimentam de carcaças e/ou fezes de animais e material vegetal, auxiliam na fragmentação da matéria orgânica no solo e contribuem para a degradação dos detritos (KRANTZ; WALTER, 2009). Segundo Wickings e Grandy (2011), estes organismos podem afetar positivamente a mineralização da matéria orgânica, disponibilizando um maior teor de carbono e nitrogênio para o solo e para outros organismos.

2.4.3 Interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos

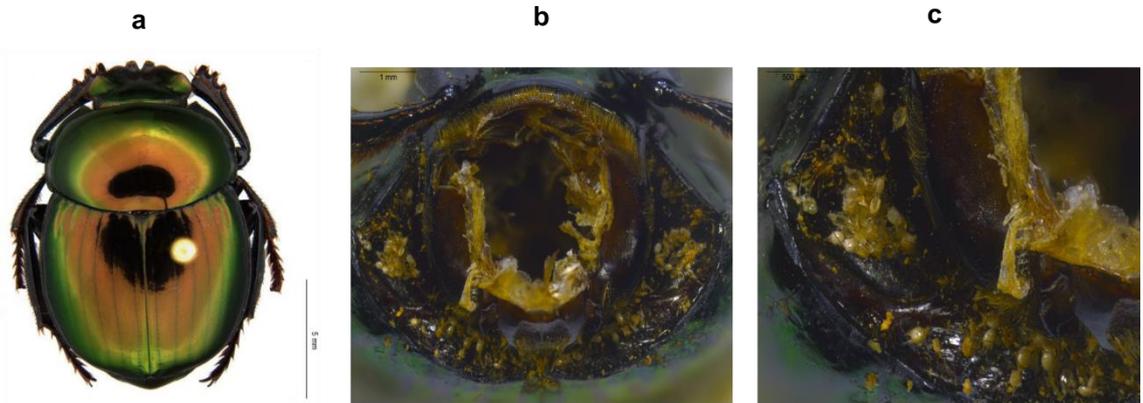
De acordo com o hábito de vida, os ácaros podem ser classificados em dois grandes grupos: ácaros de vida livre e ácaros parasitas. Muitas espécies de ácaros de vida livre têm uma baixa capacidade dispersiva, sendo necessária a utilização de formas passivas de dispersão (KRANTZ; WALTER, 2009). Uma delas ocorre por meio de uma interação denominada forese, na qual o organismo forético ou foronte se associa temporariamente a outro, normalmente de tamanho maior, para dispersarem em busca de novos ambientes com recursos e condições adequadas para sobrevivência (FARISH; AXTELL, 1971). Juntamente com os nematódeos, os ácaros constituem os principais grupos de organismos foréticos na natureza (THITE; MORRAN; ROODE, 2016).

Os ácaros foréticos podem utilizar uma gama de organismos como carreadores, incluindo os insetos (HOFSTETTER; MOSER; BLOMQUIST, 2013; NEGM; ALATAWI, 2011). Em se tratando de hospedeiros da classe Insecta, os ácaros podem se associar, dentre outros, a coleópteros, himenópteros e dípteros (MUMCUOGLU; BRAVERMAN, 2010; KEUM *et al.*, 2016; KHAUSTOV, 2017). Dentre os coleópteros, pode-se destacar os besouros escarabeíneos, aos quais estes organismos foréticos são vistos em associação com frequência. Esta é uma interação bem documentada na literatura, apresentando diversas publicações a respeito (HARTINI; DWIBADRA; TAKAKU, 2009; BAJERLEIN; WITALIŃSKI, 2014; KEUM *et al.*, 2016).

Diversas famílias de ácaros já foram observadas em associação com besouros escarabeíneos, dentre elas, Macrochelidae, Pygmephoridae, Neopygmephoridae, Tarsonomidae, Scutacaridae, Uropodidae e Eviphididae (HARTINI; DWIBADRA; TAKAKU, 2009; KATLAV; HAJIQANBAR; TALEBI, 2015; KEUM *et al.*, 2016; RODRIGUES; MARCHINI; CARBONARU, 2001). Estes ácaros foréticos são encontrados nas mais variadas localizações no corpo do besouro: regiões dorsal, ventral e occipital da cabeça, aparelho bucal, pronoto, esterno torácico e abdominal, pernas, inserção das procoxas, em cerdas abaixo dos élitros, bem como sobre os élitros, entre o protórax e o mesotórax (Observação pessoal). Nessas regiões corporais dos besouros, podem ser observadas abundâncias elevadas de ácaros foréticos. Por exemplo, na região entre o protórax e o mesotórax em um único espécime de *Canthon fulgidus* Redtenbacher, 1868 podem ser encontradas mais de 800 deutoninfas de ácaros da família Histiotomatidae (Observação pessoal) (FIGURA 2).

É importante ressaltar que a forese é tida na literatura como uma interação comensal, ou seja, um dos organismos que está interagindo obtém benefícios, enquanto o outro não obtém nenhum ganho ou custo (THITE; MORRAN; ROODE, 2016). Nesta interação entre ácaros e besouros escarabeíneos é nítido que os organismos foréticos são os que se beneficiam, pois são transportados passivamente para novos ambientes (THITE; MORRAN; ROODE, 2016). No entanto, o que ocorre com o hospedeiro ainda permanece incerto. Os besouros escarabeíneos podem se beneficiar desta interação, uma vez que os ácaros podem realizar a supressão populacional de um dos seus principais competidores – as moscas coprófagas (KEUM *et al.*, 2016). Porém, dependendo da carga forética, estes besouros hospedeiros podem ter o *fitness* diminuído (VISSA; HOFSTETTER, 2017). Diante disso, mais estudos são necessários para se determinar a natureza desta interação.

Figura 2 - Ácaros da família Histiostomatidae em um indivíduo de *Canthon fulgidus* Redtenbacher, 1868 (Scarabaeidae: Scarabaeinae).



Legenda: (a) Indivíduo de *C. fulgidus*, (b) e (c) detalhes de deutoninfas de ácaros foréticos da família Histiostomatidae associadas à região situada entre protórax e o mesotórax dos besouros escarabeíneos. Fonte: Adaptado de Nunes, Nunes e Vaz-de-Mello (2018).

REFERÊNCIAS

- AIZEN, M. A.; SABATINO, M.; TYLIANAKIS, J. M. Specialization and rarity predict nonrandom loss of interactions from mutualist networks. **Science**, New York, v. 335, n. 6075, p. 1486-1489, 2012.
- ALLESINA, S.; TANG, S. Stability criteria for complex ecosystems. **Nature**, London, v. 483, n. 7388, p. 205-208, 2012.
- ANDRADE, R. B. *et al.* Tropical forest fires and biodiversity: dung beetle community and biomass responses in a northern Brazilian Amazon forest. **Journal of Insect Conservation**, Cham, v. 18, n. 6, p. 1097-1104, 2014.
- ANTONELLI, A. *et al.* Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Cambridge, v.115. n. 23, p. 1-6, 2018.
- ARAGÃO, L. E. O. C.; SHIMABUKURO, Y. E. The incidence of fire in amazonian forests with implications for REDD. **Science**, New York, v. 328, n. 5983, p. 1275-1278, 2010.
- ASNER, G. P. *et al.* Selective logging in the Brazilian Amazon. **Science**, New York, v. 310, n. 5747, p. 480-482, 2005.
- ASNER, G. P. *et al.* A contemporary assessment of change in humid tropical forests. **Conservation Biology**, Boston, v. 23, n. 6, p. 1386-1395, 2009.
- ASSUNÇÃO, J.; GANDOUR, C.; ROCHA, R. Deforestation slowdown in the Brazilian Amazon: Prices or policies? **Environment and Development Economics**, Cambridge, v. 20, n. 6, p. 697-722, 2015.
- AZEVEDO, L. H. *et al.* Potential of *Macrocheles* species (Acari: Mesostigmata: Macrochelidae) as control agents of harmful flies (Diptera) and biology of *Macrocheles emersoni* Azevedo, Castilho and Berto on *Stomoxys calcitrans* (L.) and *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae). **Biological Control**, Rio de Janeiro, v. 123, p. 1-8, 2018.
- BADENHORST, J. *et al.* Dung beetle activity improves herbaceous plant growth and soil properties on confinements simulating reclaimed mined land in South Africa. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 132, p. 53-59, 2018.
- BAJERLEIN, D.; WITALIŃSKI, W. Localization and density of phoretic deutonymphs of the mite *Uropoda orbicularis* (Parasitiformes: Mesostigmata) on *Aphodius* beetles (Aphodiidae) affect pedicel length. **Naturwissenschaften**, [S.l], v. 101, n. 4, p. 265-272, 2014.
- BARLOW, J. *et al.* Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, London, v. 535, n. 7610, p. 144-147, 2016.
- BARLOW, J. *et al.* The future of hyperdiverse tropical ecosystems. **Nature**, London, v. 559, n. 7715, p. 517-526, 2018.
- BARLOW, J.; PERES, C. A. Ecological responses to El Niño-induced surface fires in central Brazilian Amazonia: Management implications for flammable tropical forests. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, London, v. 359, n. 1443, p. 367-380, 2004.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. Plant-animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 38, n. 1,

p. 567-593, 2007.

BASSET, Y. *et al.* Arthropod diversity in a tropical forest. **Science**, New York, v. 338, n. 6113, p. 1481-1484, 2012.

BEIROZ, W. *et al.* Spatial and temporal shifts in functional and taxonomic diversity of dung beetles in a human-modified tropical forest landscape. **Ecological Indicators**, London, v. 95, p. 518-526, 2018.

BELLO, C. *et al.* Defaunation affects carbon storage in tropical forests. **Science Advances**, Londo, v. 1, n. 11, p. 1-11, 2016.

BLASER, J. *et al.* **Status of tropical forest management 2011**. International Tropical Timber Organization Technical Series, Yokahama, n. 38, 2011.

BLONDER, B. *et al.* Extreme and highly heterogeneous microclimates in selectively logged tropical forests. **Frontiers in Forests and Global Change**, [S.l.], v. 1, n. 5, p. 1-14, 2018.

BLUTHGEN, N. *et al.* What do interaction network metricks tell us about specialization and biological traits? **Ecology**, Cambridge, v. 89, n. 12, p. 1-24, 2008.

BRAGA, R. F. *et al.* Are Dung beetles driving dung-fly abundance in traditional agricultural areas in the Amazon? **Ecosystems**, New York, v. 15, n. 7, p. 1173-1181, 2012.

BRANDON, K. Ecosystem services from Tropical Forests: Review of current science. **Center for Global Development**, [S.l.], n. 380, p. 1-85, 2014.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. Amazônia. Brasília, 2018. Disponível em: <http://www.mma.gov.br/biomas/amaz%C3%B4nia>. Acesso em: nov. 2018.

BURIVALOVA, Z.; ŞEKERCIOĞLU, Ç. H.; KOH, L. P. Thresholds of logging intensity to maintain tropical forest biodiversity. **Current Biology**, Amman, v. 24, n. 16, p. 1893-1898, 2014.

BUSH, M. B. *et al.* Fire, climate change and biodiversity in Amazonia: A Late-Holocene perspective. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, London, v. 363, n. 1498, p. 1795-1802, 2008.

CARDOSO, D; SOUZA JÚNIOR, C. **Sistema de Monitoramento da Exploração Madeireira (Simex): Estado do Pará 2015-2016**. Belém: Imazon, 2017. 28 p.

CARMENTA, R. *et al.* Does the establishment of sustainable use reserves Affect fire management in the humid tropics ? **PloS ONE**, San Francisco, v. 11, n. 2, p. 1-19, 2016.

COE, M. T. *et al.* Deforestation and climate feedbacks threaten the ecological integrity of south – southeastern Amazonia. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, London, v. 368, p. 1-9, 2013.

DEHLING, M. The structure of ecological networks. In: DÁTTILO, W.; RICO-GRAY, V Ed. **Ecological Networks in the Tropics**. 1 ed. Cham: Springer, 2018. p. 29-42.

MORAES, G. J.; FLECHTMANN, C. H. W Características biológicas gerais dos ácaros In: _____. **Manual de acararologia: Acarologia básica de plantas cultivadas no Brasil [S.l.]**: Holos, 2008. p. 44-70

- DORMANN, C. F. *et al.* Indices, graphs and null models: Analyzing bipartite ecological networks. **The Open Ecology Journal**, [S.l.], v. 2, p. 7-24, 2009.
- DUNNE, J. A.; WILLIAMS, R.; MARTINEZ, N. D. Network structure and biodiversity loss in food webs: Robustness increases with connectance. **Ecology Letters**, Somerset, v. 5, p. 558-567, 2002.
- EWERS, R. M.; BARTLAM, S.; DIDHAM, R. K. Altered species interactions at forest edges: Contrasting edge effects on bumble bees and their phoretic mite loads in temperate forest remnants. **Insect Conservation and Diversity**, [S.l.], v. 6, n. 5, p. 598-606, 2013.
- FARISH, D. J.; AXTELL, R. C. Phoresy redefined and examined in *Macrocheles muscaedomesticae* (Acarina: Macrochelidae). *Acarologia*, [S.l.], v. 13, n. 1, p. 16-29, 1971.
- FAUSET, S. O. F. *et al.* Tropical forest light regimes in a human-modified landscape. **Ecosphere**, New Jersey, v. 8, n. 11, p. 1-15, 2017.
- 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**, Somerset, v. 53, n. 4, p. 1098-1105, 2016.
- FRANÇA, F. M. *et al.* Identifying thresholds of logging intensity on dung beetle communities to improve the sustainable management of Amazonian tropical forests. **Biological Conservation**, Essex, v. 216, p. 115-122, 2017.
- FRANÇA, F. M.; 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**, Amsterdam, v. 410, 2017, p. 136-143, 2018.
- GATTI, R. C. *et al.* The impact of selective logging and clearcutting on forest structure, tree diversity and above-ground biomass of African tropical forests. **Ecological Research**, [S.l.], v. 30, n. 1, p. 119-132, 2014.
- GOMES, J. B. *et al.* Conversão de florestas tropicais em sistemas pecuários na Amazônia: Quais as implicações no microclima da região. **Revista Brasileira de Climatologia**, Curitiba, v. 17, p. 67-81, 2015.
- GRBIĆ, M. *et al.* The genome of *Tetranychus urticae* reveals herbivorous pest adaptations. **Nature**, London, v. 479, p. 487, 2011.
- 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**, London, v. 283, n. 1844, p. 1-9, 2016.
- GRIMALDI, M. *et al.* Ecosystem services of regulation and support in Amazonian pioneer fronts: Searching for landscape drivers. **Landscape Ecology**, Dordrecht, v. 29, n. 2, p. 311-328, 2014.
- HALFFTER, G.; EDMONDS, W. D. **The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): an ecological and evolutive approach.** México: Instituto de Ecología, 1982. 177 p.
- HALFFTER, G.; MATTHEWS, E. G. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae. **Folia Entomológica Mexicana**, [S.l.], v. 12, n. 14, p. 1-302, 1966.

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

HARTINI, S.; DWIBADRA, D.; TAKAKU, G. Mites of family Macrochelidae (Acari: Gamasida) associated with dung beetles in Mt Merapi National Park, Yogyakarta, Java, Indonesia, **Entomological science**, [S.l.], v. 12, n. 4, p. 416-426, 2009.

HELENO, R. *et al.* Ecological networks: Delving into the architecture of biodiversity. **Biology Letters**, London, v. 10, n. 1, p. 4-6, 2014.

HOFSTETTER, R. W.; MOSER, J. C.; BLOMQUIST, S. R. Mites associated with bark beetles and their hyperphoretic ophiostomatoid fungi. **Biodiversity Series**, [S.l.], v. 12, p. 165-176, 2013.

HOUCK, M. A. Ecological and evolutionary significance of phoresy in the Astigmata. **Annual Review of Entomology**, [S.l.], v. 36, n. 1, p. 611-636, 1991.

HOORN, C. *et al.* Amazonia Through Time: Andean. **Science**, London, v. 330, p. 927-931, 2010.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. Mapa integrado dos zoneamentos ecológico-econômicos dos estados da Amazônia Legal. 2018. Disponível em: https://ww2.ibge.gov.br/home/geociencias/geografia/mapas_doc5.shtm. Acesso em: nov. 2018.

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISA. Monitoramento da Floresta Amazônica Brasileira por satélite. 2018. Disponível em: <http://www.obt.inpe.br/OBT/assuntos/programas/amazonia/prodes>. Acesso em: nov. 2018.

JIMÉNEZ-MUÑOZ, J. C. *et al.* Record-breaking warming and extreme drought in the Amazon rainforest during the course of El Niño 2015-2016. **Nature**, London, v. 6, p. 1-7, 2016.

JUÁREZ-OROZCO, S. M.; SIEBE, C.; FERNÁNDEZ, D. F. Y. Causes and effects of forest fires in tropical rainforests: A Bibliometric Approach. **Tropical Conservation Science**, [S.l.], v. 10, p.1-14, 2017.

KAISER-BUNBURY, C. N.; BLÜTHGEN, N. Integrating network ecology with applied conservation: A synthesis and guide to implementation. **AoB PLANTS**, Oxford, v. 7, p.1-15, 2015.

KATLAV, A.; HAJIQANBAR, H.; TALEBI, A. L. I. A. *Pseudopygmephorellus mazandaranicus* sp. nov. (Acari: Heterostigmata: Pygmephoridae), phoretic on scarabaeid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) from Iran. **Zootaxa**, Bend, v. 3919, n. 1, p. 100-110, 2015.

KEUM, E. *et al.* New records of phoretic mites (Acari: Mesostigmata) associated with dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in Korea and their ecological implication. **Journal of Asia-Pacific Entomology**, Amsterdam, v. 19, p. 353-357, 2016.

KHAUSTOV, A. A. New species and a record of myrmecophilous mites of the families Neopygmephoridae and Microdispidae (Acari: Heterostigmata: Pygmephoridae) associated with *Lasius umbratus* (Hymenoptera: Formicidae) from Western Siberia, Russia. **Zootaxa**, Bend, v.3, p. 375-390, 2017.

- KIM, D.; SEXTON, J. O.; TOWNSHEND, J. R. Accelerated deforestation in the humid tropics from the 1990s to the 2000s. **Geophysical Research Letter**, [S.l], v. 42, p. 3495-3501, 2015.
- KRANTZ, G. W. Reflections on the biology, morphology and ecology of the Macrochelidae. **Experimental & Applied Acarology**, London, v. 22, n. 3, p. 125-137, 1998.
- KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. **A manual of Acarology**. 3. ed. Lubbock: Texas Tech University, 2009. 807 p.
- LALIBERTÉ, E. *et al.* Deforestation homogenizes tropical parasitoid — host networks. **Ecology**, Tempe, v. 91, n. 6, p. 1740-1747, 2016.
- LANDI, P. *et al.* Complexity and stability of adaptive ecological networks: A survey of the theory in community ecology. **Population Ecology**, Sapporo, v. 60, n. 4, p. 319-345, 2018.
- LAURANCE, W. F. *et al.* The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. **Biological Conservation**, Essex, v. 144, n. 1, p. 56-67, 2011.
- LEWIS, O. T. Biodiversity change and ecosystem function in tropical forests. **Basic and Applied Ecology**, Munich, v. 10, n. 2, p. 97-102, 2009.
- LEWIS, S. L.; EDWARDS, D. P.; GALBRAITH, D. Increasing human dominance of tropical forests. **Science**, New York, v. 349, n. 6260, p. 827-832, 2015.
- LIU, S. *et al.* Seasonal phoresy as an overwintering strategy of a phytophagous mite. **Nature**, London, v. 6, p. 1-8, 2016.
- MAGRACH, A. *et al.* Selective logging in tropical forests decreases the robustness of liana–tree interaction networks to the loss of host tree species. **Proceedings of the Royal Society B**, London, v. 283, n. 1826, 2016.
- MALHI, Y. *et al.* Tropical Forests in the Anthropocene. **Annual Review of Environment and Resources**, [S.l], v. 39, p. 125-159, 2014.
- MATRICARDI, E. A. T. *et al.* Assessment of forest disturbances by selective logging and forest fires in the Brazilian Amazon using Landsat data. **International Journal of Remote sensing**, [S.l], v. 34, n. 4, p. 37-41, 2012.
- MERTZ, O. *et al.* Ecosystem services and biodiversity in developing countries. **Biodiversity and Conservation**, London, v. 16, n. 10, p. 2729-2737, 2007.
- MONTEJO-KOVACEVICH, G. *et al.* Impacts of selective logging management on butterflies in the Amazon. **Biological Conservation**, Essex, v. 225, p. 1-9, 2018.
- MOREIRA, E. F.; BOSCOLO, D.; VIANA, B. F. Spatial Heterogeneity Regulates Plant-Pollinator Networks across multiple landscape scales. **PloS ONE**, San Francisco v. 10, n. 4, p. 1–19, 2015.
- MORRIS, R. J. Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: A network structure and ecosystem functioning perspective. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, London, v. 365, n. 1558, p. 3709-3718, 2010.
- MUMCUOGLU, K. Y.; BRAVERMAN, Y. Parasitic and phoretic mites of Diptera in Israel and the Sinai Peninsula, Egypt. **Israel Journal of Entomology**, [S.l], v. 40, n. 1975, p. 195-

203, 2010.

MURPHY, B. P.; BROWMAN, D. M. J. S. What controls the distribution of tropical forest and savanna? **Ecology Letters**, Somerset, v. 15, n. 10, p. 748-758, 2012.

NEGM, M. W.; ALATAWI, F. J. Four new records of mites (Acari: Astigmata) phoretic on insects in Riyadh, Saudi Arabia. **Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences**, [S.l.], v. 10, n. 2, p. 95-99, 2011.

NICHOLS, E. *et al.* Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. **Biological Conservation**, Essex, v. 141, n. 6, p. 1461-1474, 2008.

NUNES, L. G. O. A.; NUNES, R. V.; VAZ-DE-MELLO, F. Z. Taxonomic revision of the South American subgenus *Canthon* (*Goniocanthon*) Pereira & Martínez, 1956 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Deltochilini). **European Journal of Taxonomy**, [S.l.], n. 437, 2018.

O'CONNOR, B. M. Mites. In: RESH, V. H.; CARDÉ, V. R. R. (Org.). **Encyclopedia of Insects**. 2 ed. San Diego: Academic Press, 2009. p. 643-649.

PEROTTI, A.; MARIATEGUI, P. G.; SPEICYS, C. Predator mites of dung-breeding flies (Mesostigmata: Macrochelidae, Parasitidae) phoretics on *Ontherus sulcator* (Coleoptera: Scarabaeidae). **Revista de la Sociedad Entomologica Argentina**, Buenos Aires, v. 59, p. 201-204, 2000.

PEROTTI, M. A.; BRAIG, H. R. Phoretic mites associated with animal and human decomposition. **Experimental and Applied Acarology**, [S.l.], v. 49, n. 1-2, p. 85-124, 2009.

PIMM, L. S. Food webs. In: _____. **Food webs**. Dordrecht: Springer, 1982. p. 1-11.

RODRIGUES, S. R.; MARCHINI, L. C.; CARBONARU, J. J. Ácaros das famílias Scutacaridae e Pygmephoridae (Acari : Heterostigmata) associados à besouros coprófagos (Coleoptera : Scarabaeidae) no Brasil. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 30, n. 3, p. 387-390, 2001.

SILVA, F. R. *et al.* Size of predatory mites and refuge entrance determine success of biological control of the coconut mite. **BioControl**, [S.l.], v. 61, n. 6, p. 681-689, 2016.

SLIK, J. W. F. *et al.* An estimate of number of tropical tree species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Albuquerque, v. 112, n. 33, p. 7472-7477, 2015.

SOARES, R. G. S.; FERREIRA, P. A.; LOPES, L. E. Can plant-pollinator network metrics indicate environmental quality? **Ecological Indicators**, Amman, v. 78, p. 361-370, 2017.

SOBHI, M.; HAJIQANBAR, H.; MORTAZAVI, A. New species and records of heterostigmatic mites (Acari: Prostigmata: Heterostigmata) phoretic on scarabaeid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) from northwestern Iran. **Zootaxa**, Bend, v. 4276, n. 3, p. 427-434, 2017.

STOUT, J. C. Anthropogenic impacts on pollination networks and plant mating systems. **Functional Ecology**, [S.l.], v. 28, p. 1-2, 2014.

THITE, P. S. W.; MORRAN, L.; ROODE, J. Phoresy. **Current Biology**, Atlanta, v. 15, n. 5, p. 477-491, 2016.

TOLEDO, M. A. *et al.* Biological control of Southern red mite, *Oligonychus ilicis* (Acari: Tetranychidae), in Coffee Plants. **Advances in Entomology**, [S.l], v. 6, p. 74-85, 2018.

TYLIANAKIS, J. M. *et al.* Conservation of species interaction networks. **Biological Conservation**, Essex, v. 143, n. 10, p. 2270-2279, 2010.

TYLIANAKIS, J. M. *et al.* Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. **Ecology Letters**, Somerset, v. 11, n. 12, p. 1351-1363, 2008.

TYLIANAKIS, J. M.; BINZER, A. Effects of global environmental changes on parasitoid-host food webs and biological control. **Biological Control**, Rio de Janeiro, v. 75, p. 77-86, 2014.

TYLIANAKIS, J. M.; MORRIS, R. J. Ecological networks across environmental gradients. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 48, n. 1, p. 25-48, 2017.

TYUKAVINA, A. *et al.* Types and rates of forest disturbance in Brazilian Legal Amazon, 2000–2013. **Science**, London, v. 3, n. 4, p. 1-15, 2017.

VANBERGEN, A. J. *et al.* Network size, structure and mutualism dependence affect the propensity for plant–pollinator extinction cascades. **Functional Ecology**, [S.l], v. 31, n. 6, p. 1285-1293, 2017.

VAZ-DE-MELLO, F. Z. **Scarabaeinae in Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil**. PNUD. 2018. Disponível em: <<http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/127498>>. Acesso em: dez. 2018.

VISSA, S.; HOFSTETTER, R. W. The role of mites in bark and ambrosia beetle-Fungal interactions. In: **Insect Physiology and Ecology**. Intech, [S.l: s.n.], 2017.

XAUD, H. A. M.; MARTINS, F. DA S. R. V.; SANTOS, J. R. DOS. Tropical forest degradation by mega-fires in the northern Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 294, p. 97-106, 2013.

WALTER, D. E.; PROCTOR, H. C. **Mites: Ecology, evolution e behaviour**. 2. ed. Dordrecht: Springer Netherlands, 2013. 494 p.

WICKINGS, K.; GRANDY, A. S. The oribatid mite *Scheloribates moestus* (Acari: Oribatida) alters litter chemistry and nutrient cycling during decomposition. **Soil Biology and Biochemistry**, Amman, v. 43, n. 2, p. 351-358, 2011.

WITHEY, K. *et al.* Quantifying immediate carbon emissions from El Nino-mediated wildfires in humid tropical forests. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, London, v. 373, n. 1760, p.1-11, 2018.

YAN, G. *et al.* Degree heterogeneity and stability of ecological networks. **The Royal Society Interface**, London, v. 14, p. 1-27, 2017.

SEGUNDA PARTE

ARTIGO

**DISTÚRBIOS ANTRÓPICOS ALTERAM AS PROPRIEDADES DAS REDES DE
INTERAÇÕES FORÉTICAS EM FLORESTAS TROPICAIS**

RESUMO

As florestas tropicais têm sofrido com intensas taxas de degradação ambiental nas últimas décadas. Frente a isso, é importante entender como distúrbios ambientais afetam de fato a biodiversidade. Redes de interações ecológicas podem fornecer uma visão integrada destes efeitos dos distúrbios antrópicos nas comunidades biológicas. Neste contexto, o objetivo deste trabalho foi avaliar as mudanças nas propriedades das redes de interações comensais entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos em um gradiente de distúrbio florestal composto por sistemas não perturbados, manejados com corte seletivo e queimados. Foi registrada uma riqueza total de 76 interações entre as 77 espécies de ácaros foréticos e 27 espécies de besouros escarabeíneos coletadas neste estudo. A riqueza de espécies das redes de interações não diferiu entre os sistemas florestais. Apesar disso, todas as propriedades das redes de interações avaliadas apresentaram diferenças significativas entre eles. As florestas não perturbadas apresentaram redes com maior diversidade de interações, número de *links* por espécies e grau de especialização. No entanto, as florestas queimadas apresentaram os maiores valores de aninhamento e compartimentalização. Para a maioria destas propriedades, as florestas manejadas com corte seletivo exibiram valores intermediários. Este trabalho contribuiu para o entendimento dos reais efeitos de distúrbios antrópicos nas comunidades biológicas sob a perspectiva das redes de interações. Isto poderá subsidiar estratégias de conservação da biodiversidade mais efetivas que foquem não somente nas espécies e populações isoladamente, mas na conservação das redes de interações como um todo ou em propriedades desejáveis das mesmas.

Palavras-chave: Floresta. Corte seletivo. Incêndios florestais. Redes de interações comensais.

ABSTRACT

Tropical forests have suffered with intense environmental degradation rates in recent decades. Therefore, it is important to understand how environmental disturbances affect biodiversity. In this context, networks of ecological interactions can provide an integrated view of these effects on biological communities. The objective of this work was to evaluate the changes in the commensal interactions networks properties between phoretic mites and dung beetles in a gradient of environmental disturbance composed of undisturbed, selective logging and burned forest systems. A total richness of 76 interactions were recorded among the 77 phoretic mites species and 27 dung beetles species collected in this study. The species richness of the interaction networks did not differ among forest systems. Nevertheless, all the properties of the interactions networks evaluated presented significant differences among them. The undisturbed forests presented the networks with the highest interactions diversity, number of links per species and degree of specialization. Regarding burned forests presented the highest values of nestedness and compartmentalization. Except for robustness which it presented the highest value, for all properties the selectively logged forests showed intermediate values. This work contributed to the understanding of the real effects of anthropic disturbances for biological communities through the interaction perspective. This may support more effective biodiversity conservation strategies that focus not only on species and populations, but also on the interactions networks as a whole or on desirable properties.

Keywords: Phoresy. Selective logging. Forest fires. Commensalistic networks.

1 INTRODUÇÃO

As florestas tropicais constituem um dos biomas mais biodiversos do planeta (BARLOW *et al.*, 2018). Cobrindo mais de 15% da superfície continental terrestre, essas florestas abrigam aproximadamente 50% de toda a biodiversidade existente (GARDNER *et al.*, 2009; MURPHY; BROWMAN, 2012; SLIK *et al.*, 2015). Dentre as florestas tropicais, a Floresta Amazônica é a maior em extensão e diversidade: cerca de metade de toda a biodiversidade das florestas tropicais encontram-se nos seus mais de 6 milhões de km² (ANTONELLI *et al.*, 2018; ASSUNÇÃO; GANDOUR; ROCHA, 2015). Entretanto, apesar da sua indiscutível importância na manutenção da biodiversidade e provisão de serviços ecossistêmicos globais, a Amazônia tem sofrido fortemente com a degradação ambiental resultante de atividades antrópicas (BARLOW *et al.*, 2016).

O corte seletivo é um dos principais responsáveis pela degradação das florestas tropicais (GATTI *et al.*, 2014). Esta atividade é amplamente difundida neste bioma, sendo mais de 400.000 hectares de florestas tropicais designados a concessões para extração de madeira (BLASER *et al.*, 2011). Além do corte seletivo, queimadas de origem acidental ou criminosa têm tomado grandes proporções nas últimas décadas, especialmente na Amazônia (ARAGÃO; SHIMABUKURO, 2010; BARLOW; PERES, 2004). Este aumento na incidência e na severidade destes incêndios florestais está relacionado, dentre outros fatores, a períodos de secas extremas ocorridas nas regiões tropicais (ARAGÃO; SHIMABUKURO, 2010). Durante estes períodos, o fogo utilizado por populações tradicionais para o manejo do solo tem maior facilidade de escapar das áreas agricultáveis e causar incêndios florestais descontrolados (CARMENTA *et al.*, 2016). Vale ressaltar que estes períodos de secas extremas têm sido associados a passagens de El Niño rigorosas, fenômeno este intensificado pelas mudanças climáticas globais (ARAGÃO; SHIMABUKURO, 2010; JIMÉNEZ-MUÑOZ *et al.*, 2016).

Muitos são os estudos que avaliam os efeitos de distúrbios ambientais como o corte seletivo e incêndios florestais nas comunidades biológicas em florestas tropicais (ANDRADE *et al.*, 2014; BRODIE; GIORDANO; AMBU, 2015; BURIVALOVA; ŞEKERCIOĞLU; KOH, 2014; FRANÇA *et al.*, 2017). A maioria destes trabalhos utiliza a diversidade taxonômica para entender como as comunidades biológicas respondem a eles (ANDRADE *et al.*, 2014; FRANÇA *et al.*, 2017; MONTEJO-KOVACEVICH *et al.*, 2018). No entanto, os organismos pertencentes a uma comunidade estão conectados uns aos outros através de uma rede de relações complexas interdependente (HELENO, 2014; PIMM, 1982). Desta forma,

avaliar as espécies como unidades isoladas não fornece uma visão integral da comunidade e de suas respostas aos distúrbios ambientais (PELLISSIER *et al.*, 2018). Tal visão integralizada pode ser obtida através do estudo das respostas das redes de interações ecológicas a alterações ambientais, uma vez que estas melhor caracterizam a complexa estrutura biológica dos ecossistemas (KAISER-BUNBURY; BLÜTHGEN, 2015). Além disso, diversas funções ecológicas, como polinização e predação, emergem das interações entre as espécies (VANBERGEN *et al.*, 2017). Sendo assim, entender como as redes de interações respondem a distúrbios ambientais, especialmente corte seletivo e incêndios em ambientes florestais, permite uma melhor previsão destes efeitos tanto na biodiversidade, quanto no funcionamento dos ecossistemas (STOUT, 2014).

Os distúrbios antrópicos podem afetar as propriedades das redes de interações (ex. conectância, aninhamento e compartimentalização) através de alterações na riqueza, abundância e composição de espécies da comunidade, bem como modificações na probabilidade de encontro entre parceiros de interação (TYLIANAKIS; MORRIS, 2017). Isso, conseqüentemente, pode ter implicações negativas na complexidade e na estabilidade, bem como alterar a estrutura das mesmas, tornando-as menos estáveis, ou seja, mais suscetíveis à cascatas de extinções secundárias e menos resilientes (LANDI *et al.*, 2018; MAGRACH *et al.*, 2016; TYLIANAKIS; BINZER, 2014). Isto, por sua vez, é capaz de reduzir o desempenho das espécies componentes das redes de interações na realização de funções ecológicas, afetando negativamente a realização destas (TYLIANAKIS; MORRIS, 2017).

Os poucos estudos que avaliam a resposta das propriedades das redes de interações ecológicas a distúrbios antrópicos em florestas tropicais utilizam, normalmente, redes de interações mutualísticas entre plantas e polinizadores ou redes tróficas como objeto de estudo (ex. ADEDOJA; KEHINDE 2018). No entanto, outros tipos de interações, que são também importantes para a conservação de espécies e que têm influência em funções ecológicas, têm sido negligenciados. Dentre estas interações, pode-se citar a forese, uma interação comensal que é pouco estudada no contexto de distúrbios ambientais e bastante comum na natureza (EWERS; BARTLAM; DIDHAM, 2013). Nesta interação, o organismo forético ou foronte utiliza um organismo de outra espécie de tamanho maior, o hospedeiro, para se dispersar em busca de novos habitats com condições e disponibilidade recursos adequados para sua sobrevivência e reprodução (THITE; MORRAN; ROODE, 2016).

Os ácaros (Arachinida: Parasitiformes e Acariformes), que normalmente possuem baixa capacidade dispersiva, utilizam com frequência a forese como estratégia de dispersão

(KRANTZ; WALTER, 2009; LIU *et al.*, 2016). Estes organismos são importantes componentes da fauna de solo, realizando funções ecológicas essenciais para o funcionamento dos ecossistemas, como decomposição de matéria orgânica e ciclagem de nutrientes (KRANTZ; WALTER, 2009; WICKINGS; GRANDY, 2011). Além disso, são consideráveis predadores edáficos, atuando no controle populacional de diversos organismos, incluindo moscas coprófagas de interesse médico-veterinário (PEROTTI *et al.*, 2000; AZEVEDO *et al.*, 2018). Os ácaros fóreticos podem se congregam a uma gama de hospedeiros, dentre eles besouros escarabeíneos (Scarabaeidae: Scarabaeinae), aos quais são frequentemente observados em associação (KEUM *et al.*, 2016; RODRIGUES; MARCHINI; CARBONARU, 2001).

Dada a importância das interações foréticas, faz-se necessário entender como as mesmas respondem a distúrbios ambientais. Isso se torna ainda mais importante em se tratando da avaliação dos impactos ecológicos causados pelo corte seletivo e incêndios florestais, que são consideráveis causadores da degradação em florestas tropicais, principalmente na Amazônia (FRANÇA; LOUZADA; BARLOW, 2018; JUÁREZ-OROZCO; SIEBE; FERNÁNDEZ, 2017). Neste contexto, o objetivo deste trabalho foi avaliar as mudanças das propriedades de redes de interações entre ácaros fóreticos e besouros escarabeíneos amostrados ao longo de um gradiente de distúrbio florestal, composto por florestas não perturbadas, manejadas com corte seletivo e queimadas. Sabendo que as comunidades biológicas vão além da adição de suas partes (HELENO *et al.*, 2014) e da vulnerabilidade e importância dos ecossistemas tropicais (BARLOW *et al.*, 2018), é essencial que as estratégias de conservação considerem a relevância das redes de interações para a conservação da biodiversidade e para os ecossistemas (KAISER-BUNBURY; BLÜTHGEN, 2015). Desta forma, este estudo poderá contribuir para que sejam traçadas estratégias de conservação da biodiversidade mais efetivas.

Objetivo geral

Avaliar as mudanças nas propriedades das redes de interações entre ácaros fóreticos e besouros escarabeíneos em um gradiente de distúrbio florestal (floresta não perturbada, floresta manejada com corte seletivo e floresta queimada).

Objetivos específicos

1. Avaliar a mudança na riqueza de espécies na rede de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos em um gradiente de distúrbio florestal incluindo florestas não perturbadas, manejadas com corte seletivo e queimadas;
2. Avaliar a mudança do número médio de *links* por espécies, diversidade de interações, compartimentalização, aninhamento, robustez, grau especialização e de sobreposição de nicho nas redes de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos em gradiente de distúrbio florestal incluindo florestas não perturbadas, manejadas com corte seletivo e queimadas.

Hipóteses

1. Ocorrerá uma simplificação nas redes de interação nos sistemas florestais com distintos graus de distúrbio em relação a sistemas florestais não perturbados. Sendo assim, a floresta não perturbada apresentará maior riqueza de espécies, número de *links* por espécie e diversidade de interações na rede de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos, enquanto as áreas florestais queimadas, apresentarão os menores valores e a floresta manejada com corte seletivo, valores intermediários para estas métricas.
2. O distúrbio irá causar uma diminuição no aninhamento, na compartimentalização e na robustez das redes de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos. Com isso, a floresta não perturbada possuirá uma rede interações mais compartimentalizada, aninhada e robusta em relação aos demais sistemas. As áreas florestais queimadas e manejadas com corte seletivo apresentarão, respectivamente, valores menores e intermediários para estas métricas.
3. A floresta não perturbada apresentará maior grau de especialização e menor sobreposição de nicho nas redes de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos. A floresta queimada apresentará os maiores valores de sobreposição de nicho e menores valores de especialização. Para ambas as métricas, a floresta manejada com corte seletivo apresentará valores intermediários.

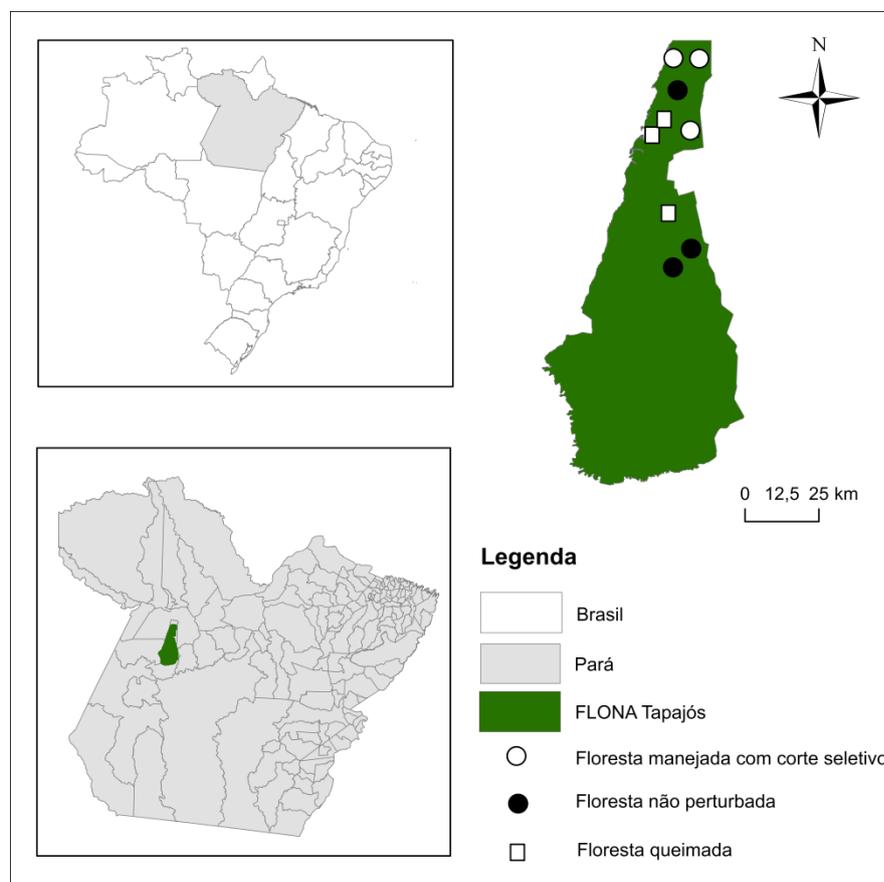
2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

Este estudo foi realizado na Floresta Nacional do Tapajós (FLONA Tapajós), uma unidade de conservação de múltiplos usos sustentáveis situada na Amazônia brasileira (02°

38'11" S 54°56'14" W), no oeste do Pará – Brasil (FIGURA 1) (INSTITUTO CHICO MENDES DE CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE, 2018). De acordo com a classificação de Köppen, o clima da região é Ami, caracterizado como tropical úmido, com temperatura e precipitação média anual de 26°C e 2115 mm, respectivamente (OLIVEIRA JUNIOR; CORREA, 2001). A estação chuvosa na região de estudo vai de dezembro a junho, enquanto a estação seca compreende os meses de julho a novembro (MORAES *et al.*, 2005), podendo ser mais longa e seca durante anos de El Niño (JOLLY *et al.*, 2015).

Figura 1 – Mapa da área de estudo – FLONA Tapajós, Belterra – PA.



Legenda: Mapa da área de estudo, representando o Brasil e seus estados (acima e à esquerda), o mapa do estado do Pará e seus municípios em cinza (abaixo e à esquerda) e o mapa da Floresta Nacional do Tapajós em verde (acima e a direita). Os símbolos representam os locais de amostragem nos sistemas florestais não perturbados (círculos pretos), manejados com corte seletivo (círculos brancos) e queimados (quadrados brancos). Fonte: Do autor.

A FLONA Tapajós é composta predominantemente por florestas primárias, englobando áreas muito preservadas. Além disso, apresenta áreas florestais manejadas com corte seletivo (INSTITUTO CHICO MENDES DE CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE, 2018; SANTOS *et al.*, 2017). Nestas áreas em que ocorre o corte seletivo, o método de extração de madeira utilizado é o de impacto reduzido. Tal método é

composto por um conjunto de técnicas, incluindo planejamento do corte e de trilhas de arraste, que tem por objetivo minimizar os danos às árvores não-alvo (LEI *et al.*, 2018; WEST; VIDAL; PUTZ, 2014). Além disso, a ocorrência de incêndios florestais é um grande problema para os gestores da FLONA Tapajós, que vem sofrendo com intensas queimadas nos últimos anos. Somente durante o último El Niño em 2015/2016, aproximadamente um milhão de hectares de florestas primárias foram queimadas na região de estudo (WITHEY *et al.*, 2018). Estes incêndios são de origem antrópica e geralmente estão relacionados ao alastramento do fogo iniciado pela população local em áreas agrícolas como uma ferramenta de manejo, o que é favorecido nas estações secas (CARMENTA *et al.*, 2016). Neste período, algumas áreas florestais até então intactas na FLONA Tapajós, quanto áreas manejadas e florestas privadas foram afetadas pelo fogo (WITHEY *et al.*, 2018).

2.2 Desenho amostral e coleta dos besouros escarabeíneos

Foram amostradas nove áreas distribuídas em três sistemas florestais: floresta não perturbada (UF), floresta manejada com corte seletivo (LF) e floresta queimada (UFF). Foram consideradas florestas não perturbadas, aquelas áreas florestais em que não foram registrados distúrbios de origem antrópica. As florestas manejadas com corte seletivo utilizadas neste estudo apresentaram registros de retiradas de madeira nos últimos 10 anos. Por fim, as florestas queimadas sofreram com a ocorrência de incêndios florestais durante o El Niño 2015/2016. Em cada um destes diferentes sistemas, foram selecionadas três áreas distantes entre si por pelo menos 450 m em um mesmo sistema e pelo menos 1500 m entre os sistemas florestais.

As coletas dos besouros escarabeíneos foram realizadas durante a estação chuvosa em abril de 2017 (MORAES *et al.*, 2005). Para a realização da amostragem, em cada área foi instalado um transecto de 600 m contendo cinco armadilhas do tipo *pitfall* distantes entre si por 150 m. Seguindo a mesma metodologia estabelecida por França, Louzada and Barlow (2018), as armadilhas de queda do tipo *pitfall* foram iscadas com 50 g de fezes suínas e humanas misturadas na proporção 4:1. Os *pitfalls* foram compostos por um recipiente plástico de 19 cm de diâmetro e 11 cm de profundidade contendo 250 ml de solução salina e um copo plástico de dimensões reduzidas contendo a isca.

As armadilhas permaneceram expostas no campo por 48 h e, após este período, os escarabeíneos foram recolhidos, acondicionados em sacos plásticos e encaminhados ao laboratório para serem logo em seguida triados. Após a triagem, os besouros foram colocados em mantas entomológicas e secos em estufa a 60°C por 72 h. Posteriormente, os espécimes

coletados foram identificados até o menor nível taxonômico possível com o auxílio do taxonomista Dr. Fernando Zagury Vaz-de-Mello na Universidade Federal de Mato Grosso. É importante ressaltar que durante tais procedimentos, os besouros foram manipulados o mínimo possível a fim de se evitar a soltura dos ácaros associados ao corpo dos escarabeíneos.

2.3 Coleta de ácaros associados aos besouros escarabeíneos

Após triagem e identificação dos besouros, os ácaros associados a estes foram retirados. Para tal, cada indivíduo de escarabeíneo foi submetido a uma rigorosa inspeção sob um estereomicroscópio modelo Olympus SZ51. Para que regiões corporais de difícil acesso, como região occipital e inserção das pernas, fossem acessadas e devidamente examinadas, os escarabeíneos foram fragmentados. Assim, os ácaros observados foram retirados dos diferentes locais do corpo dos besouros (cabeça, pronoto, prosterno, dentre outros) com o auxílio de pinças e agulhas e, posteriormente, acondicionados em tubos plásticos contendo álcool 80%. Aqueles ácaros que por ventura se soltaram dos besouros escarabeíneos e foram encontrados nas mantas entomológicas próximos a esses, foram também contabilizados. Os espécimes coletados foram contados e montados em lâminas contendo meio *Hoyer*. Aqueles indivíduos de ácaros que apresentaram maior tamanho corporal e coloração mais escura foram previamente imersos em ácido láctico para clarificação. As lâminas foram então levadas à estufa para secagem a 45°C por um período de duas semanas. Posteriormente, os espécimes montados foram identificados até o menor nível taxonômico possível com o auxílio do especialista Dr. Leopoldo Ferreira de Oliveira Bernardi na Universidade Federal de Lavras.

2.4 Análises estatísticas

A fim de se avaliar a suficiência amostral, foi construída uma curva de acumulação de interações para cada um dos sistemas florestais. Além disso, as estimativas de riqueza de interações para cada um deles foi calculada utilizando o estimador não paramétrico Chao 2 (MAGURRAN, 2013) (Ver APÊNDICE C para detalhes).

Para as análises dos dados, foram construídas matrizes de interações para os sistemas florestais não perturbados, manejados com corte seletivo e queimados. Nas matrizes de interações, as espécies de besouros escarabeíneos foram incluídas nas linhas e as espécies de ácaros foréticos nas colunas. As entradas das matrizes, que corresponderam à força de interação entre o forético e o hospedeiro, consistiram na abundância média da espécie de ácaro por indivíduo de besouro da espécie com a qual estava associada. A partir das matrizes

de interações, foram construídas redes de interações utilizando o pacote “bipartite” (DORMANN *et al.*, 2018). Todas as análises estatísticas deste estudo foram realizadas no software estatístico R (R CORE TEAM, 2018).

As redes de interações de cada sistema florestal foram caracterizadas quanto à riqueza de espécies, número de *links* por espécies, diversidade de Shannon de interações, aninhamento, coeficiente de *cluster*, especialização da rede (H2), sobreposição de nicho das espécies de ácaros e robustez sob a perspectiva dos ácaros foréticos. Todas estas métricas, exceto riqueza total de espécies, foram calculadas usando a função “networklevel” do pacote “bipartite” (DORMANN *et al.*, 2018).

Para avaliar se os sistemas florestais apresentaram diferenças no número total de espécies (que corresponde à soma do número de espécies dos níveis superior e inferior) que compõem as redes de interações, foram construídas curvas de acumulação de espécies extrapoladas com seus respectivos intervalos de confiança, nas quais o esforço amostral foi representado pela soma da abundância de ácaros foréticos e besouros escarabeíneos observada nos sistemas (COLWELL *et al.*, 2012).

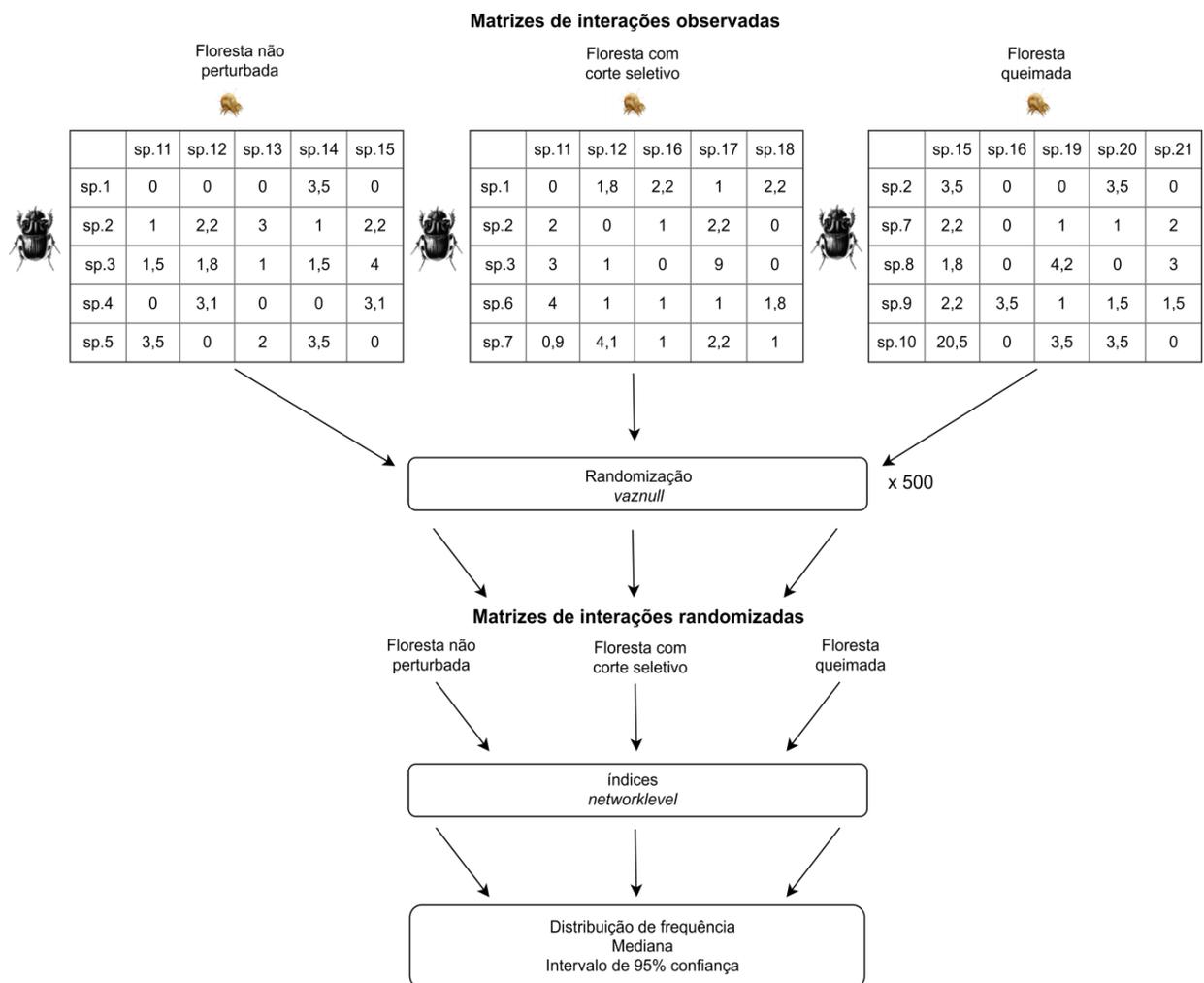
Para verificar se os índices diferem entre os sistemas florestais não perturbados, manejados com corte seletivo e queimados, foram geradas 500 redes de interações aleatorizadas, as quais foram chamadas de esperadas, para cada um dos sistemas utilizando a função “vaznull” (VAZQUEZ *et al.* 2007) do pacote “bipartite” (DORMANN *et al.*, 2018). Este algoritmo aleatoriza as redes de interação observadas mantendo a conectância e, moderadamente, o total marginal dos dados originais (VAZQUEZ *et al.* 2007). De acordo com Dormann *et al.* (2018), algoritmos que mantêm a conectância das redes de interações originais apresentam correlação de até 0,8 com os dados obtidos. Após a realização deste procedimento, foram calculados as métricas acima mencionadas a partir das matrizes de interações esperadas para cada um dos sistemas. A partir disso, foram estimadas a distribuição de frequências, precisão da mediana e intervalos de 95% de confiança para cada uma destas métricas examinadas entre as diferentes classes florestais. Esse método de comparação foi previamente utilizado na literatura e obteve sucesso na determinação de diferenças significativas entre diferentes parâmetros de modelos (FRANÇA *et al.*, 2016) (FIGURA 2).

3 RESULTADOS

Foi coletado um total de 27 espécies de besouros escarabeíneos e 77 espécies de ácaros foréticos (APÊNDICE A). Destas 27 espécies de besouros escarabeíneos, foram encontradas 23 nas florestas não perturbadas (UF), 19 nas florestas manejadas com corte

seletivo (LF) e 13 nas florestas queimadas (UFF). Em se tratando de ácaros foréticos, foram observadas 45 espécies na UF, 53 na LF e 28 na UFF. Levando-se em consideração a riqueza total de espécies, foram encontradas nas UF, LF e UFF, respectivamente, 68, 72 e 41 espécies. As extrapolações das curvas de acumulação de espécies demonstraram que os três sistemas florestais não difeririam significativamente entre si em relação à riqueza total de espécies que compõem as redes de interações (FIGURA 3). Para verificar as comparações da riqueza de espécies de besouros escarabeíneos e de ácaros foréticos separadamente entre os sistemas, ver Apêndice B.

Figura 2- Fluxograma representando as análises dos índices das redes de interações.

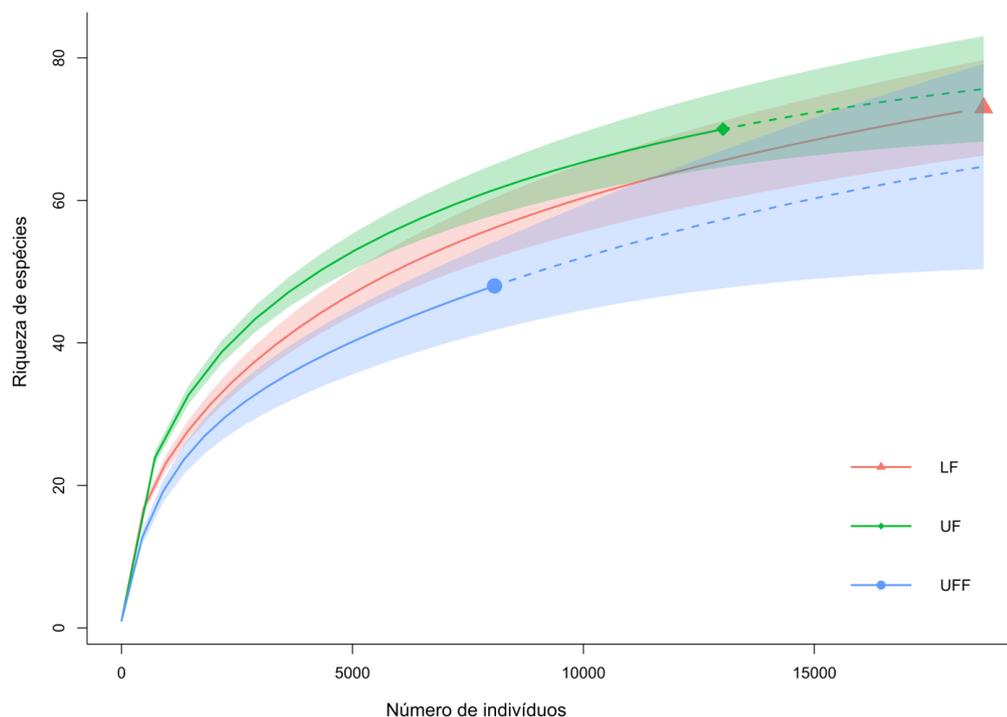


Legenda: Fluxograma representando o processo de obtenção e análises dos índices utilizados para avaliar possíveis mudanças nas propriedades das redes de interações entre sistemas florestais não perturbados (UF), manejados com corte seletivo (LF) e queimados (UFF) coletadas na FLONA Tapajós – PA, Brasil. A matriz de interações observada de cada um dos sistemas florestais foi randomizada (500 randomizações para cada sistema) utilizando a função “vaznull” no pacote “bipartite” do software R. A partir das redes randomizadas, foram obtidos os índices número de *links* por espécie, diversidade de Shannon de interações, aninhamento, coeficiente de *cluster*, grau de especialização da rede (H2), sobreposição de nicho das espécies de ácaro e robustez da rede de

interações baseada nas espécies de ácaros utilizando-se a função “networklevel” do referido pacote. Para a comparação dos índices entre os sistemas UF, LF e UFF, foram estimadas a distribuição de frequências, precisão da mediana e intervalos de 95% de confiança para cada uma destas métricas.

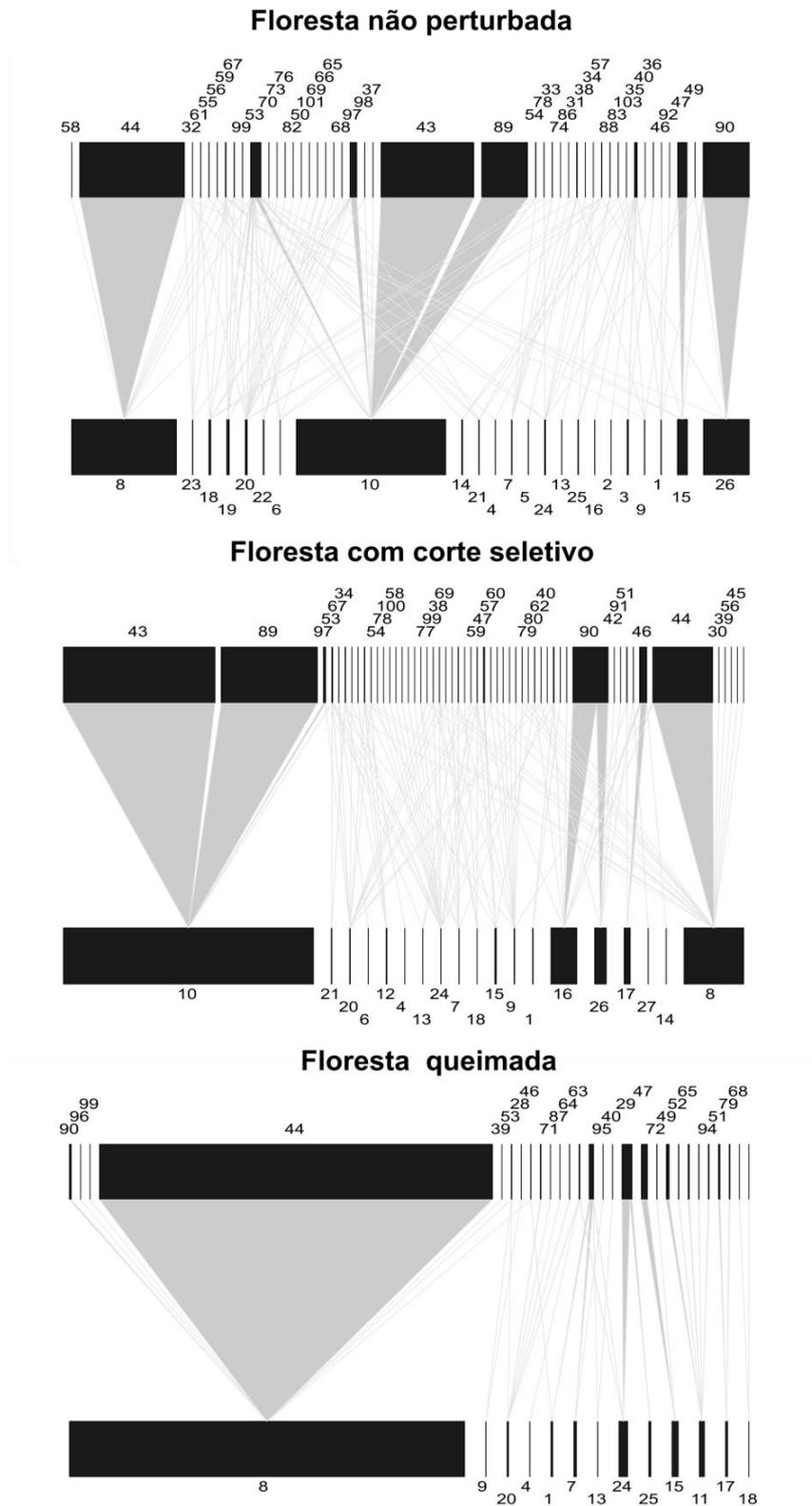
Entre as espécies de besouros escarabeíneos e de ácaros foréticos que compõem as redes de interações estudadas, foi observada uma riqueza total de 76 interações (FIGURA 4, APÊNDICE A). A floresta manejada com corte seletivo apresentou um total de 57 interações, seguida pela floresta não perturbada e floresta queimada ($n = 45$ e 23 interações, respectivamente). Em se tratando do número de indivíduos, foram encontrados 38.896 indivíduos de ácaros associados aos 868 indivíduos de escarabeíneos (TABELA 1). De acordo com a curva de acumulação de interações e o estimador Chao 2, a riqueza de interações observada foi menor que a esperada em todos os sistemas florestais (ver Apêndice C para detalhes).

Figura 3 – Curvas de acumulação do total de espécies extrapoladas das redes de interações foréticas dos sistemas florestais não perturbados, manejados com corte seletivo e queimados.



Legenda: Curvas de acumulação do total de espécies de ácaros foréticos e besouros escarabeíneos presentes nas redes de interações amostradas em sistemas não perturbados (UF), manejados com corte seletivo (LF) e queimada (UFF) na FLONA Tapajós – PA, Brasil. As linhas pontilhadas representam as extrapolações das curvas e as áreas sombreadas representam os intervalos de confiança de 95% das estimativas de riqueza. Fonte: Do autor.

Figura 4 – Redes de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos em sistemas florestais não perturbados, manejados com corte seletivo e queimados.



Legenda: Redes de interações bipartidas entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos coletadas em florestas amazônicas não perturbadas e com diferentes distúrbios (corte seletivo e fogo) na FLONA Tapajós – PA, Brasil. Em cada uma das redes, as barras superiores representam os ácaros foréticos e as barras inferiores, os besouros escarabeíneos. Os *links* entre os níveis superior e inferior representam a abundância média de ácaros por indivíduo de besouro. Fonte: Do autor.

Tabela 1 – Abundância de ácaros foréticos e besouros escarabeíneos por sistema florestal e abundância total coletadas em sistemas florestais não perturbados (UF), manejados com corte seletivo (LF) e queimados (UFF) na FLONA Tapajós – PA, Brasil.

Grupo	Abundância			
	UF	LF	UFF	Total
Ácaros foréticos	12.712	18.270	7.914	38.896
Escarabeíneos hospedeiros	310	369	162	868

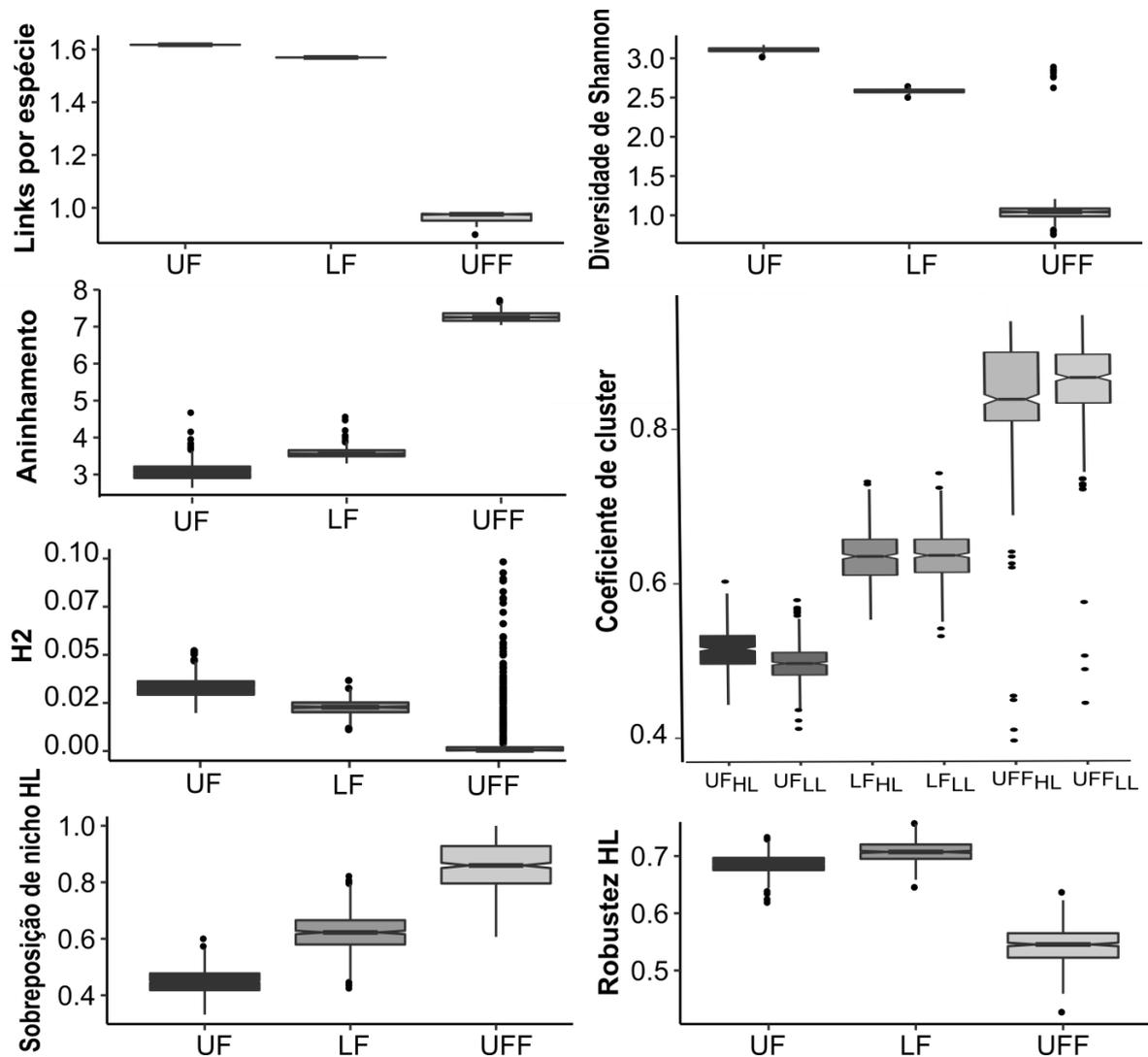
Fonte: Do autor.

Assim como esperado, todas as propriedades das redes de interações apresentaram diferenças significativas entre os diferentes sistemas que compõem o gradiente de distúrbio florestal (FIGURA 5). As áreas florestais queimadas apresentaram os menores valores de número de *links* por espécie (mediana = 0,976), diversidade de Shannon de interações (1,04) e grau de especialização (H2) (0). Além disso, foram observados neste sistema uma maior sobreposição de nicho (0,860) e menor robustez em relação ao nível superior da rede (0,516), composto pelas espécies de ácaros. As florestas não perturbadas, por sua vez, apresentaram maior número de *links* por espécie (1,62), diversidade de Shannon de interações (3,10) e de H2 (0,030), bem como os menores valores de sobreposição de nicho (0,450). Este padrão se modificou para o aninhamento e para o coeficiente de *cluster* dos níveis superiores e inferior das redes de interações, no qual as áreas de floresta queimada apresentaram os maiores valores (aninhamento = 7,24; coeficiente de $cluster_{HL}$ = 0,838, coeficiente de $cluster_{LL}$ = 0,865) e as áreas de floresta não perturbada, os menores valores (aninhamento = 3,03; coeficiente de $cluster_{HL}$ = 0,515, coeficiente de $cluster_{LL}$ = 0,496). As áreas manejadas com corte seletivo apresentaram valores intermediários para todas as métricas, exceto para robustez da rede de interações, na qual apresentou a maior mediana (0,709).

4 DISCUSSÃO

Este foi o primeiro estudo que avaliou a resposta das propriedades de redes de interações foréticas entre ácaros e besouros escarabeíneos a um gradiente de distúrbio florestal em florestas tropicais. Os resultados encontrados neste trabalho demonstram haver uma simplificação das redes de interações ao longo do gradiente de distúrbio florestal, indicando que estas interações são afetadas negativamente pelas perturbações antrópicas. No entanto, foi observado que diferentes distúrbios ambientais afetam as propriedades das redes

Figura 5 – Diferenças nas propriedades das redes de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos entre os sistemas florestais não perturbados, manejados com corte seletivo e queimados.



Legenda: Diferenças nas redes de interações esperadas para Florestas Amazônicas não perturbadas (UF), manejadas com corte seletivo (LF) e queimadas durante o El Niño em 2015/2016 (UFF). Comparação dos índices *links* por espécie, diversidade de Shannon de interações, aninhamento, coeficiente de cluster do nível superior (HL) e inferior (LL), grau de especialização (H2), sobreposição de nicho e robustez baseados no nível superior da rede, que corresponde às espécies de ácaros. Nos *boxplots*, os *notchs* determinam os intervalos de confiança (95%) para a mediana, representada pela linha preta horizontal na parte central das caixas. Os círculos pretos representam os *outliers*. Os índices foram considerados diferentes quando os *notchs* dos diferentes sistemas não se sobrepuseram. Fonte: Do autor.

de interações de formas distintas, visto que seus efeitos dependem, dentre outros fatores, do tipo, intensidade e extensão destes distúrbios (BUSTAMANTE; ROITMAN; AIDE, 2016; FRANÇA *et al.*, 2017). De modo geral, este trabalho demonstrou que além das consequências já documentadas na estrutura das comunidades, o corte seletivo e os incêndios florestais podem afetar redes de interações inteiras, com implicações negativas para a conservação de

um grupo ainda maior de organismos, que pode ter consequências para diversos processos ecossistêmicos.

Como esperado, os efeitos antrópicos advindos do corte seletivo, foram menos intensos nas redes de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos em relação àqueles relacionados às queimadas florestais, confirmando o maior valor das florestas manejadas com corte seletivos para a conservação da biodiversidade (BERRY *et al.*, 2010; SCHLEUNING *et al.*, 2011). Alguns estudos encontraram este padrão para plantas (MATRICARDI, *et al.* 2012). Rappaport *et al.* (2018) observaram que florestas manejadas com corte seletivo retêm 46,5% dos agrupamentos de árvores de dossel, enquanto florestas queimadas sustentam apenas 20% quando comparadas a florestas não afetadas por nenhum destes distúrbios. Além disso, florestas manejadas com corte seletivo são capazes de manter comunidades com riqueza e/ou composição de espécies, incluindo de besouros escarabeíneos, semelhantes às florestas não perturbadas (BERRY *et al.*, 2010; PUTZ *et al.*, 2012; SLADE; MANN; LEWIS, 2011). Em se tratando especificamente de invertebrados, as florestas que sofreram corte seletivo são capazes de manter mais de 95% da riqueza total de espécies em relação a florestas preservadas (SCHLEUNING *et al.*, 2011). Entretanto, até o momento, este maior valor de conservação da biodiversidade não havia sido mostrado sobre uma perspectiva de redes de interações, principalmente foréticas.

A possível diminuição na qualidade do habitat que ocorre ao longo do gradiente de distúrbio florestal, pode afetar a relação ácaro forético – carreador de diversas formas (GIBBS; STANTON, 2010). A interação entre ácaros foréticos e organismos hospedeiros podem se intensificar em habitats naturais em relação à habitats antropizados (EWERS; BARTLAM; DIDHAM, 2013). Estas alterações na relação forético - carreador podem se dar, dentre outros, por meio de alterações na abundância do hospedeiro, o que influencia as populações de ácaros carreados (GLIDA; BERTRAND; PEYRUSSE, 2003). Neste estudo, foram observadas alterações na força de interação entre as espécies de ácaros foréticos e besouros escarabeíneos nos sistemas florestais não perturbados, manejadas com corte seletivo e queimados. Por exemplo, houve um aumento progressivo no sentido do gradiente de distúrbio florestal na força de interação entre *Canthon fulgidus* e os foréticos Histiostomatidae sp. 44. Esta interação se mostrou fortemente dominante nos sistemas florestais queimados.

Apesar de não ter sido observada uma maior riqueza total de espécies, as redes de interações das florestas preservadas foram mais complexas em relação às redes das florestas com distúrbio. Esta maior complexidade é demonstrada pela maior densidade de *links* e diversidade de Shannon de interações encontradas nesse sistema. Salvaguardadas as

diferenças em relação ao tipo de rede de interações e ao ecossistema do estudo, Vanbergen *et al.* (2017), ao contrastarem as propriedades de redes mutualísticas em um gradiente de distúrbio ambiental, também observaram menor complexidade em redes perturbadas. Estes autores observaram ainda que esta menor complexidade encontrada nas redes de interações perturbadas, teve implicações negativas na estabilidade das mesmas.

A maior complexidade observada nas comunidades mais preservadas está relacionada, provavelmente, a uma maior proporção de espécies especialistas de ácaros foréticos, e consequentemente, interações especialistas nestes sistemas. Espécies especialistas são mais sensíveis a alterações ambientais e costumam ser competidoras inferiores em ambientes impactados (BUCHI; VUILLEUMIER, 2014). Estas espécies são também mais suscetíveis à cascatas de extinções secundárias, pois o desaparecimento de apenas uma ou pouquíssimas espécies, pode ser suficiente para causar sua extinção (AIZEN; SABATINO; TYLIANAKIS, 2012). Sendo assim, interações especialistas são as primeiras a serem perdidas frente a distúrbios ambientais (AIZEN; SABATINO; TYLIANAKIS, 2012). Os maiores valores de especialização encontrados em florestas não perturbadas confirmam esta hipótese de maior proporção de espécies e interações especialistas nestes sistemas. Vale ressaltar que interações especialistas entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos já foram documentadas na literatura (THITE; MORRAN; ROODE, 2016). Algumas espécies de ácaros edáficos da família Macrochelidae tem uma relação especialista com besouros escarabeíneos, sendo a disponibilidade de seus carreadores um fator limitante (NIOGRET; JEAN-PIERRE; BERTRAND, 2009).

Além de estarem associados ao maior número de interações especialistas, os maiores valores de densidade de *links* e diversidade de Shannon de interações encontrados nas florestas não perturbadas, podem também estar associados aos maiores números de indivíduos presentes neste sistema (BURKLE; KNIGHT, 2012). Analogamente a diversidade de espécies, maiores valores de diversidade de interações podem implicar em um aumento na complementariedade funcional, e, consequentemente, em maiores taxas de funcionamento ecossistêmico (DEVOTO *et al.*, 2012). Desta forma, pode-se presumir que nas florestas não perturbadas são observadas maiores taxas de dispersão dos ácaros foréticos pelos escarabeíneos hospedeiros, devido a maior frequência de ocorrência da interação forética. Sendo assim, espera-se que uma maior diversidade de ácaros seja passivamente dispersada para novos habitats. Uma vez que os ácaros chegam a habitats com condições mais adequadas de condições e disponibilidade de recursos, estes ácaros se tornam mais disponíveis para a realização de funções ecológicas como a predação, podendo afetar o controle populacional de

espécies de interesse médico-veterinário e ciclagem de nutrientes (AZEVEDO *et al.*, 2018; PEROTTI; MARIATEGUI; SPEICYS, 2000).

O maior grau de especialização e menor sobreposição de nicho das redes de interações encontradas em florestas preservadas corroboram a hipótese de maior complementaridade funcional nesses sistemas. Este padrão pode ser visto como um indicativo de integridade do ecossistema, uma vez que também está relacionado à presença de interações especialistas, que são as mais sensíveis a distúrbios ambientais (SOARES; FERREIRA; LOPES, 2017). Especificamente, a sobreposição de nicho, que no caso foi medida apenas em relação às espécies de ácaros, indica ainda uma menor ocorrência de competição entre estes organismos por hospedeiros (besouros) neste sistema florestal (BLÜTHGEN; KLEIN, 2011). Com a diminuição da competição pelos hospedeiros, os ácaros foréticos são ainda mais beneficiados em termos de *fitness* pela floresta (THITE; MORRAN; ROODE, 2016).

Entretanto, é importante ressaltar que essa menor sobreposição de nicho entre as espécies que compõem as redes, pode também significar uma menor redundância funcional, e conseqüentemente, menor resistência ou resiliência das redes a flutuações populacionais e a cascatas de extinções secundárias (BLÜTHGEN; KLEIN, 2011; LANDI *et al.*, 2018; TSCHARNTKE; TYLIANAKIS, 2010). Para o corte seletivo, que apresentou valores intermediários de especialização e sobreposição de nicho, isto parece se aplicar, já que este sistema foi o mais robusto dentre os três. No entanto, para as florestas queimadas, tal aumento na sobreposição de nicho das espécies de ácaros parece não ter sido um indicativo de maior robustez.

Diferentemente do esperado, o aninhamento das redes de interações não diminuiu ao longo do gradiente de distúrbio florestal. O aninhamento é uma propriedade estrutural normalmente associada com a estabilidade das redes de interações, indicando alta coesão entre as espécies e a presença de espécies de rotas alternativas de interações frente a perturbações ambientais (VANBERGEN *et al.*, 2017). No entanto, altos valores de aninhamento podem resultar da perda de interações especialistas, o que provavelmente explica o padrão encontrado neste estudo (AIZEN; SABATINO; TYLIANAKIS, 2012; SOARES; FERREIRA; LOPES, 2017).

De forma semelhante, florestas queimadas tiveram redes foréticas mais compartimentalizadas tanto em relação aos ácaros foréticos, quanto aos besouros escarabeíneos, diminuindo o grau de compartimentalização gradativamente com o aumento da qualidade ambiental. Ramos-Robles *et al.* (2018), ao avaliar redes de interações entre frugívoros e plantas em florestas tropicais perturbadas, observaram um padrão altamente

compartimentalizado das mesmas, o que foi atribuído ao grau relativamente elevado de especialização destas redes de interações. Isto, entretanto, não explica o que foi encontrado neste estudo, uma vez que a especialização das redes de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos diminuiu ao longo do gradiente de distúrbio florestal. Futuros estudos, dessa forma, devem focar na compreensão das causas e consequências da compartimentalização para redes de interações foréticas, principalmente entre ácaros e besouros escarabeíneos.

Alguns trabalhos avaliaram o padrão estrutural de redes de interações mutualísticas e antogonísticas em relação ao aninhamento e a compartimentalização. Eles têm indicado que redes mutualísticas são altamente aninhadas, sendo a complementaridade funcional favorecida por processos evolutivos nestes sistemas (BASCOMPTE; JORDANO; MELIA, 2003). As redes antagonistas, entretanto, tendem a ser compartimentalizadas, o que está associado à alta especificidade das espécies que interagem nestes sistemas gerada pela corrida armamentista coevolutiva (DORMANN; FRUND; SCHAEFER, 2017). No entanto, pouco se sabe sobre a estrutura de redes comensais, especialmente foréticas envolvendo ácaros e besouros escarabeíneos. Um dos pouquíssimos estudos que avaliou o padrão estrutural de redes comensais em florestas secundárias em estágio de sucessão avançado e florestas perturbadas (fogo e corte seletivo) verificou alto grau de aninhamento em ambas as redes (PIAZZON; LARRINAGA; SANTAMARI, 2011). Apesar disso, estes autores verificaram que este alto aninhamento não implicou em alta robustez das redes de interações.

Em comparação com o trabalho de Piazzon, Larrinaga and Santamari (2011), os valores de aninhamento encontrados neste estudo para todos os três sistemas florestais avaliados foram pelo menos 11 vezes menores. Sendo assim, apesar das florestas queimadas apresentarem os maiores valores de aninhamento em relação aos demais sistemas, este aninhamento pode não ter sido suficiente para conferir robustez às redes de interações perturbadas. Ou ainda, o aninhamento pode ser uma propriedade que não confere maior estabilidade a redes de interações comensais (PIAZZON; LARRINAGA; SANTAMARI, 2011). Para que estas questões sejam elucidadas, é necessário que mais estudos que avaliem o padrão estrutural das redes de interações foréticas sejam feitos.

É importante ressaltar, entretanto, que aninhamento e compartimentalização não são propriedades mutuamente exclusivas das redes de interações, podendo ser combinadas (FORTUNA *et al.*, 2010). Provavelmente, foi o que ocorreu neste estudo ao longo do gradiente de distúrbio ambiental: as redes de interações saíram de uma condição pouco compartimentalizada e aninhada para uma condição de compartimentos aninhados nas

florestas queimadas (LEWINSOHN; INA, 2006). As consequências desta combinação de padrões estruturais são desconhecidas para redes comensais.

5 CONCLUSÃO

Este trabalho demonstrou que as redes de interações compostas por ácaros foréticos e besouros escarabeíneos em florestas tropicais não são resistentes a distúrbios ambientais como corte seletivo e queimadas florestais. Neste sentido, sistemas florestais preservados, são extremamente importantes para a conservação destas redes de interações, uma vez que exibem maior qualidade ambiental e são capazes de sustentar redes de interações mais complexas e estáveis. Isto, por sua vez, pode implicar na manutenção de processos ecossistêmicos realizados pelos ácaros foréticos, dentre eles controle populacional de outros artrópodes e ciclagem de nutrientes. Além disso, foi possível observar que o corte seletivo é um distúrbio com menor potencial danoso as propriedades das redes de interações em relação às queimadas, já que florestas que sofreram com a extração seletiva de madeira apresentaram valores intermediários, de números de *links* por espécies, diversidade de Shannon de interações e grau de especialização, bem como maior robustez.

Este trabalho pôde contribuir para uma melhor compreensão dos efeitos dos distúrbios antrópicos nas comunidades biológicas sob a perspectiva das interações ecológicas. Isto se torna extremamente importante, pois parâmetros como riqueza e composição de espécies, incluindo de ácaros foréticos e besouros escarabeíneos, podem não ser alterados por distúrbios ambientais, mascarando seu potencial ameaçador para a diversidade biológica. Além de permitir uma visão mais integrada de tais efeitos, este trabalho auxilia ainda na identificação de propriedades das redes de interações que devem receber atenção em se tratando de esforços de conservação da biodiversidade e manutenção de funções ecológicas. Dentre elas, pode-se destacar a densidade de *links*, diversidade de interações, grau de especialização, sobreposição de nicho e robustez, que são propriedades com reconhecidos efeitos na estabilidade das redes de interações.

REFERÊNCIAS

- ADEDOJA, O.; KEHINDE, T. Changes in interaction network topology and species composition of flower-visiting insects across three land use types. **African Journal of Ecology**, v. 56, n. 4, p. 964–971, 2018.
- AIZEN, M. A.; SABATINO, M.; TYLIANAKIS, J. M. Specialization and rarity predict nonrandom loss of interactions from mutualist networks. **Science**, New York, v. 335, n. 6075, p. 1486-1489, 2012.

- ANDRADE, R. B. *et al.* Tropical forest fires and biodiversity: dung beetle community and biomass responses in a northern Brazilian Amazon forest. **Journal of Insect Conservation**, Cham, v. 18, n. 6, p. 1097-1104, 2014.
- ANTONELLI, A. *et al.* Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Cambridge, v.115. n. 23, p.1-6, 2018.
- ARAGÃO, L. E. O. C.; SHIMABUKURO, Y. E. The incidence of fire in amazonian forests with implications for REDD. **Science**, New York, v. 328, n. 5983, p. 1275-1278, 2010.
- ASSUNÇÃO, J.; GANDOUR, C.; ROCHA, R. Deforestation slowdown in the Brazilian Amazon: Prices or policies? **Environment and Development Economics**, Cambridge, v. 20, n. 6, p. 697-722, 2015.
- AZEVEDO, L. H. *et al.* Potential of *Macrocheles* species (Acari: Mesostigmata: Macrochelidae) as control agents of harmful flies (Diptera) and biology of *Macrocheles emersoni* Azevedo, Castilho and Berto on *Stomoxys calcitrans* (L.) and *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae). **Biological Control**, Rio de Janeiro, v. 123, n. November 2017, p. 1-8, 2018.
- BARLOW, J. *et al.* Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, London, v. 535, n. 7610, p. 144-147, 2016.
- BARLOW, J. *et al.* The future of hyperdiverse tropical ecosystems. **Nature**, London, v. 559, n. 7715, p. 517-526, 2018.
- BARLOW, J.; PERES, C. A. Ecological responses to El Niño-induced surface fires in central Brazilian Amazonia: Management implications for flammable tropical forests. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, London, v. 359, 1443, p. 367-380, 2004.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIA, C. J. The nested assembly of plant – animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Santiago, v. 100, n. 16, p. 9383-9387, 2003.
- BERRY, N. J. *et al.* The high value of logged tropical forests : lessons from northern Borneo. **Biodiversity and Conservation**, London, v. 19, p. 985-997, 2010.
- BLASER, J. *et al.* **Status of tropical forest management 2011**. International Tropical Timber Organization Technical Series, Yokohama, n. 38, p. 1-418, 2011.
- BLÜTHGEN, N.; KLEIN, A. Functional complementarity and specialisation : The role of biodiversity in plant – pollinator interactions. **Basic and Applied Ecology**, Munich, v. 12, p. 282-291, 2011.
- BRODIE, J. F.; GIORDANO, A. J.; AMBU, L. Differential responses of large mammals to logging and edge effects. **Mammalian Biology**, Munich, v. 80, n. 1, p. 7-13, 2015.
- BUCHI, L.; VUILLEUMIER, S. Coexistence of specialist and generalist species is shaped by dispersal and environmental factors. **American Naturalist**, Chicago, v. 183, n. 5, p. 612-624, 2014.
- BURIVALOVA, Z.; ŞEKERCIOĞLU, Ç. H.; KOH, L. P. Thresholds of logging intensity to maintain tropical forest biodiversity. **Current Biology**, Amman, v. 24, n. 16, p. 1893-1898, 2014.

- BURKLE, L. A.; KNIGHT, T. M. Shifts in pollinator composition and behavior cause slow interaction accumulation with area in plant–pollinator networks. **Ecology**, Cambridge, v. 93, n. 11, p. 2329-2335, 2012.
- BUSTAMANTE, M. M. C.; ROITMAN, I.; AIDE, T. M. Toward an integrated monitoring framework to assess the effects of tropical forest degradation and recovery on carbon stocks and biodiversity. **Global Change Biology**, New Jersey, v. 22, n. 1, p. 92-109, 2016.
- CARMENTA, R. *et al.* Does the establishment of sustainable use reserves affect fire management in the humid tropics ? **PloS ONE**, San Francisco, v. 11, n. 2, p. 1-19, 2016.
- COLWELL, R. K. *et al.* Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. **Journal of Plant Ecology**, [S.l.], v. 5, n. 1, p. 3-21, 2012.
- DEVOTO, M. *et al.* Understanding and planning ecological restoration of plant-pollinator networks. **Ecology Letters**, Somerset, v. 15, n. 4, p. 319-328, 2012.
- DORMANN, C. F.; FRUND, J.; SCHAEFER, H. M. Identifying causes of patterns in ecological networks : Opportunities and limitations. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 49, p. 559-584, 2017.
- DORMANN, C. F. *et al.* Package 'bipartite'. 2018. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/web/packages/bipartite/bipartite.pdf>>. Acesso em: nov. 2018.
- EWERS, R. M.; BARTLAM, S.; DIDHAM, R. K. Altered species interactions at forest edges: Contrasting edge effects on bumble bees and their phoretic mite loads in temperate forest remnants. **Insect Conservation and Diversity**, [S.l.], v. 6, n. 5, p. 598-606, 2013.
- FORTUNA, M. A. *et al.* Nestedness versus modularity in ecological networks : Two sides of the same coin? **Journal of Animal Ecology**, New Jersey, v. 79, p. 811-817, 2010.
- 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**, Somerset, v. 53, n. 4, p. 1098-1105, 2016.
- FRANÇA, F. M. *et al.* Identifying thresholds of logging intensity on dung beetle communities to improve the sustainable management of Amazonian tropical forests. **Biological Conservation**, Essex, v. 216, p. 115-122, 2017.
- FRANÇA, F. M.; 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**, Amsterdam, v. 410, p. 136-143, 2018.
- GARDNER, T. A. *et al.* Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecology Letters**, Somerset, v. 12, n. 6, p. 561-582, 2009.
- GATTI, R. C. *et al.* The impact of selective logging and clearcutting on forest structure, tree diversity and above-ground biomass of African tropical forests. **Ecological Research**, [S.l.], v. 30, n. 1, p. 119-132, 2014.
- GIBBS, J. P.; STANTON, E. J. Habitat fragmentation and arthropod community change: carrion beetles, phoretic mites, and flies. **Ecological Applications**, Washington, v. 11, n. 1, p. 79-85, 2001.

- GLIDA, H.; BERTRAND, M.; PEYRUSSE, V. A limiting factor in the abundance of predatory phoretic mites (Acari: Macrochelidae): The seasonal abundance of their phorionts (dung beetles) in southern France. **Canadian Journal of Zoology**, [S.l.], v. 81, n. 12, p. 2066-2072, 2003.
- HAMER, K. C. *et al.* Ecology of butterflies in natural and selectively logged forests of northern Borneo : the importance of habitat heterogeneity. **Journal of Animal Ecology**, New Jersey, v. 40, p. 150-162, 2003.
- HELENO, R. *et al.* Ecological networks: Delving into the architecture of biodiversity. **Biology Letters**, London, v. 10, n. 1, p. 4-6, 2014.
- INSTITUTO CHICO MENDES DE CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE. **A Floresta Nacional do Tapajós**. 2018. Disponível em: <<http://www.icmbio.gov.br/flonatapajos/>>. Acesso em: nov. 2018.
- JIMÉNEZ-MUÑOZ, J. C. *et al.* Record-breaking warming and extreme drought in the Amazon rainforest during the course of El Niño 2015-2016. **Nature**, London, v. 6, p. 1-7, 2016.
- JOLLY, W. M. *et al.* Climate-induced variations in global wildfire danger from 1979 to 2013. **Nature**, London, v. 6, n. 7537, p. 1-11, 2015.
- JUÁREZ-OROZCO, S. M.; SIEBE, C.; FERNÁNDEZ, D. F. Y. Causes and Effects of Forest Fires in Tropical Rainforests: A Bibliometric Approach. **Tropical Conservation Science**, [S.l.], v. 10, p.1-14, 2017.
- KAISER-BUNBURY, C. N.; BLÜTHGEN, N. Integrating network ecology with applied conservation: A synthesis and guide to implementation. **AoB PLANTS**, Oxford, v. 7, p.1-15, 2015.
- KEUM, E. *et al.* New records of phoretic mites (Acari: Mesostigmata) associated with dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in Korea and their ecological implication. **Journal of Asia-Pacific Entomology**, Amsterdam, v. 19, p. 353-357, 2016.
- KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. **A manual of Acarology**. 3. ed. Lubbock: Texas Tech University, 2009. 807 p.
- LANDI, P. *et al.* Complexity and stability of adaptive ecological networks: A survey of the theory in community ecology. **Population Ecology**, Sapporo, v. 60, n. 4, p. 319-345, 2018.
- LEI, Y. *et al.* Quantification of selective logging in tropical forest with spaceborne SAR interferometry. **Remote Sensing of Environment**, Atlanta, v. 211, n. March, p. 167-183, 2018.
- LEWINSOHN, T. M.; INA, P. Structure in plant animal interaction assemblages. **Oikos**, Somerset, v. 113, n. 1, p. 174-184, 2006.
- LIU, S. *et al.* Seasonal phoresy as an overwintering strategy of a phytophagous mite. **Nature**, London, v. 6, p. 1-8, 2016.
- MAGRACH, A. *et al.* Selective logging in tropical forests decreases the robustness of liana–tree interaction networks to the loss of host tree species. **Proceedings of the Royal Society B**, London, v. 283, n. 1826, p. 1-8, 2016.

MAGURRAN, A. E. **Measuring biological diversity**. New Jersey: Jhon Wiley & Sons, 2013.

MATRICARDI, E. A. T. *et al.* Assessment of forest disturbances by selective logging and forest fires in the Brazilian Amazon using Landsat data. **International Journal of Remote sensing**, [S.l.], v. 34, n. 4, p. 37-41, 2012.

MONTEJO-KOVACEVICH, G. *et al.* Impacts of selective logging management on butterflies in the Amazon. **Biological Conservation**, Essex, v. 225, p. 1-9, 2018.

MORAES, B. C. DE *et al.* Variação espacial e temporal da precipitação no Estado do Pará. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 35, n. 2, p. 207-214, 2005.

MURPHY, B. P.; BROWMAN, D. M. J. S. What controls the distribution of tropical forest and savanna? **Ecology Letters**, Somerset, v. 15, n. 10, p. 748-758, 2012.

NIOGRET, J.; LUMARET, J. P.; BERTRAND, M.. Generalist and specialist strategies in macrochelid mites (Acari: Mesostigmata) phoretically associated with dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). In: _____. **Trends in Acarology**. Dordrecht: Springer, 2009. p. 343-347.

OLIVEIRA-JUNIOR, R. C. Índice de erosividade das chuvas na Região de Conceição do Araguaia, Pará. Belém: EMBRAPA-CPTAU 1996. 20p.

PELLISSIER, L. *et al.* Comparing species interaction networks along environmental gradients. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 93, n. 2, p. 785-800, 2018.

PEROTTI, A.; MARIATEGUI, P. G.; SPEICYS, C. Predator mites of dung-breeding flies (Mesostigmata: Macrochelidae, Parasitidae) phoretics on *Ontherus sulcator* (Coleoptera: Scarabaeidae). **Revista de la Sociedad Entomologica Argentina**, Buenos Aires, v. 59, p. 201-204, 2000.

PIAZZON, M.; LARRINAGA, A. R.; SANTAMARI, L. Are Nested Networks More Robust to Disturbance? A Test Using Epiphyte-Tree, Comensalistic Networks. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 6, n. 5, p. 1-10, 2011.

PIMM, L. S. Food webs. In: _____. **Food webs**. Dordrecht: Springer, 1982. p. 1-11.

PUTZ, F. E. *et al.* Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests : the attained and the attainable. **Conservation letters**, Cambridge, v. 5, p. 296-303, 2012.

RAMOS-ROBLES, M. *et al.* Modularity and robustness of a plant-frugivore interaction network in a disturbed tropical forest. **Écoscience**, [S.l.], p. 1-14, 2018.

RAPPAPORT, D. I. *et al.* Quantifying long-term changes in carbon stocks and forest structure from Amazon forest degradation. **Environmental Research Letters**, [S.l.], v. 13, p. 1-12, 2018.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R**: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2018. Disponível em: <<http://www.R-project.org>>. Acesso em: fev. 2018.

RODRIGUES, S. R.; MARCHINI, L. C.; CARBONARU, J. J. Ácaros das famílias

Scutacaridae e Pygmephoridae (Acari : Heterostigmata) associados à besouros coprófagos (Coleoptera : Scarabaeidae) no Brasil. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 30, n. 3, p. 387-390, 2001.

SANTOS, L. S. *et al.* Physiographic aspect of the Tapajós National Forest and its surroundings - West of Pará, Brazil. **Espacios**, v. 38, n. 2, p. 1-14, 2017.

SCHLEUNING, M. *et al.* Forest fragmentation and selective logging have inconsistent Effects on Multiple Animal-Mediated Ecosystem Processes in a Tropical Forest. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 6, n. 11, p. 1-12, 2011.

SLADE, E. M.; MANN, D. J.; LEWIS, O. T. Biodiversity and ecosystem function of tropical forest dung beetles under contrasting logging regimes. **Biological Conservation**, [S.l.], v. 144, n. 1, p. 166-174, 2011.

SLIK, J. W. F. *et al.* An estimate of number of tropical tree species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Albuquerque, v. 112, n. 33, p. 7472-7477, 2015.

SOARES, R. G. S.; FERREIRA, P. A.; LOPES, L. E. Can plant-pollinator network metrics indicate environmental quality? **Ecological Indicators**, Amman, v. 78, p. 361-370, 2017.

STOUT, J. C. Anthropogenic impacts on pollination networks and plant mating systems. **Functional Ecology**, [S.l.], v. 28, p. 1-2, 2014.

THITE, P. S. W.; MORRAN, L.; ROODE, J. Phoresy. **Current Biology**, Atlanta, v. 15, n. 5, p. 477-491, 2016.

TSCHARNTKE, T.; TYLIANAKIS, J. Conserving complexity: Global change and community-scale interactions. **Biological Conservation**, Essex, v. 143, n. 10, p. 2249-2250, 2010.

TYLIANAKIS, J. M.; BINZER, A. Effects of global environmental changes on parasitoid-host food webs and biological control. **Biological Control**, Rio de Janeiro, v. 75, p. 77-86, 2014.

TYLIANAKIS, J. M.; MORRIS, R. J. Ecological networks across environmental gradients. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 48, n. 1, p. 1-48, 2017.

VANBERGEN, A. J. *et al.* Network size, structure and mutualism dependence affect the propensity for plant-pollinator extinction cascades. **Functional Ecology**, [S.l.], v. 31, n. 6, p. 1285-1293, 2017.

VAZQUEZ, D. P., *et al.* Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. **Oikos**, Somerset, v.116, p. 1120-1127, 2007.

WEST, T. A. P.; VIDAL, E.; PUTZ, F. E. Forest biomass recovery after conventional and reduced-impact logging in Amazonian Brazil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 314, p. 59-63, 2014.

WICKINGS, K.; GRANDY, A. S. The oribatid mite *Scheloribates moestus* (Acari: Oribatida) alters litter chemistry and nutrient cycling during decomposition. **Soil Biology and Biochemistry**, Amman, v. 43, n. 2, p. 351-358, 2011.

WITHEY, K. *et al.* Quantifying immediate carbon emissions from El Nino-mediated wildfires in humid tropical forests. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, London, v. 373, n. 1760, p.1-11, 2018.

APÊNDICE A

Tabela A1 - Lista de espécies de escarabeíneos hospedeiros e ácaros foréticos e suas abundâncias, com os respectivos códigos utilizados na construção das redes de interações coletadas em sistemas florestais não perturbados, manejados com corte seletivo e queimados na FLONA Tapajós - PA (Continua).

Código	Espécies hospedeiras	UF	LF	UFF
1	<i>Ateuchus</i> aff. <i>murrayi</i>	57	4	7
2	<i>Ateuchus</i> sp.6	3	0	1
3	<i>Ateuchus</i> <i>substriatus</i>	2	0	0
4	<i>Canthidium</i> aff. <i>gerstaeckeri</i>	7	1	1
5	<i>Canthidium</i> <i>metalicum</i>	3	0	1
6	<i>Canthidium</i> sp.1	21	3	7
7	<i>Canthidium</i> sp.8	21	88	13
8	<i>Canthon</i> <i>fulgidus</i>	44	89	34
9	<i>Canthon</i> <i>proseni</i>	12	44	18
10	<i>Coprophanaeus</i> <i>lancifer</i>	7	2	0
11	<i>Deltochilum</i> <i>amazonicum</i>	0	0	2
12	<i>Deltochilum</i> <i>orbiculare</i>	0	2	0
13	<i>Deltochilum</i> sp.2	1	7	7
14	<i>Dichotomius</i> aff. <i>batesi</i>	13	8	7
15	<i>Dichotomius</i> aff. <i>lucasi</i> 2	16	7	6
16	<i>Dichotomius</i> <i>carinatus</i>	1	5	1
17	<i>Dichotomius</i> <i>melzeri</i>	0	1	2
18	<i>Eurysternus</i> <i>atrosericus</i>	5	16	13
19	<i>Eurysternus</i> <i>balachowskyi</i>	2	0	0
20	<i>Eurysternus</i> <i>caribaeus</i>	27	33	16
21	<i>Eurysternus</i> <i>cayennensis</i>	10	1	0
22	<i>Eurysternus</i> <i>plebejus</i>	4	0	3
23	<i>Eurysternus</i> <i>wittmerorum</i>	5	0	0
24	<i>Onthophagus</i> <i>osculatii</i>	20	27	10
25	<i>Onthophagus</i> sp.2	14	2	3
26	<i>Oxysternon</i> <i>macleayi</i>	6	4	0
27	<i>Uroxys</i> sp.1	9	7	1

Tabela A1 - Lista de espécies de escarabeíneos hospedeiros e ácaros foréticos e suas abundâncias, com os respectivos códigos utilizados na construção das redes de interações coletadas em sistemas florestais não perturbados, manejados com corte seletivo e queimados na FLONA Tapajós - PA (Continua).

Código	Espécies foréticas	UF	LF	UFF
28	Acaridae sp.1	0	1	1
29	Acaridae sp.2	0	2	15
30	Acaridae sp.3	0	1	0
31	Acaridae sp.4	16	0	0
32	Acaridae sp.5	3	0	0
33	<i>Antennoseius</i> sp.1	6	58	23
34	Ascidae sp.1	2	7	0
35	Ascidae sp.2	89	24	0
36	Ascidae sp.3	1	1	0
37	Cunaxidae sp.1	1	0	0
38	Eviphididae sp.1	1	15	0
39	Eviphididae sp.2	0	2	1
40	Eviphididae sp.3	1	3	1
41	Eviphididae sp.4	0	1	0
42	Eviphididae sp.6	0	1	0
43	Histiostomatidae sp.1	1443	1268	0
44	Histiostomatidae sp.3	8365	14949	7750
45	Histiostomatidae sp.4	0	4	0
46	Histiostomatidae sp.5	4	79	2
47	Histiostomatidae sp.6	173	27	9
48	Histiostomatidae sp.7	0	2	0
49	Histiostomatidae sp.8	4	2	8
50	Histiostomatidae sp.9	2	0	0
51	Laelapidae sp.1	0	6	1
52	Laelapidae sp.2	0	0	2
53	Macrochelidae sp.1	182	61	5
54	Macrochelidae sp.2	7	1	0
55	Macrochelidae sp.3	4	4	0
56	Macrochelidae sp.4	5	1	7

Tabela A1 - Lista de espécies de escarabeíneos hospedeiros e ácaros foréticos e suas abundâncias, com os respectivos códigos utilizados na construção das redes de interações coletadas em sistemas florestais não perturbados, manejados com corte seletivo e queimados na FLONA Tapajós - PA (Continua).

Código	Espécies foréticas	UF	LF	UFF
57	Macrochelidae sp.5	11	5	7
58	Macrochelidae sp.6	1	1	0
59	Macrochelidae sp.7	15	14	0
60	Macrochelidae sp.8	0	1	0
61	Macrochelidae sp.9	3	7	0
62	Macrochelidae sp.10	0	3	0
63	Macrochelidae sp.11	0	0	5
64	Macrochelidae sp.12	0	0	3
65	Macrochelidae sp.13	1	4	3
66	Macrochelidae sp.14	2	5	0
67	Macrochelidae sp.15	3	3	0
68	Macrochelidae sp.16	2	0	1
69	Macrochelidae sp.17	2	6	0
70	Macrochelidae sp.18	1	5	0
71	Macrochelidae sp.19	0	0	1
72	Macrochelidae sp.20	0	0	1
73	Macrochelidae sp.21	1	0	0
74	Macrochelidae sp.22	1	0	0
75	Macrochelidae sp.23	0	1	0
76	Macrochelidae sp.24	1	1	0
77	Macrochelidae sp.25	0	2	0
78	Macrochelidae sp.26	3	1	0
79	Macrochelidae sp.27	0	2	1
80	Macrochelidae sp.28	0	6	1
81	Macrochelidae sp.29	0	5	0
82	Macrochelidae sp.31	1	1	0
83	Macrochelidae sp.32	6	0	0
84	Macrochelidae sp.33	0	3	0

Tabela A1 - Lista de espécies de escarabeíneos hospedeiros e ácaros foréticos e suas abundâncias, com os respectivos códigos utilizados na construção das redes de interações coletadas em sistemas florestais não perturbados, manejados com corte seletivo e queimados na FLONA Tapajós - PA (Conclusão).

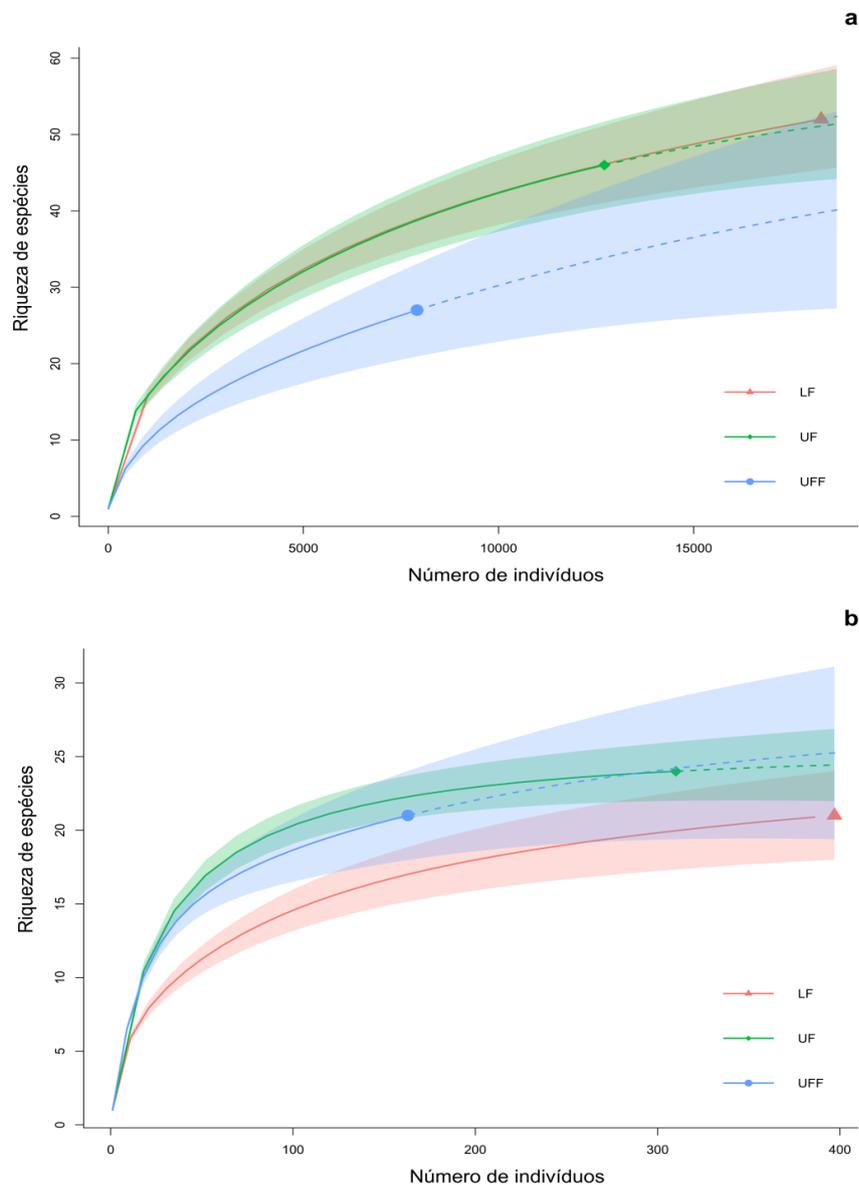
Código	Espécies foréticas	UF	LF	UFF
84	Macrochelidae sp.33	0	3	0
85	Megalolaelapidae sp.1	0	1	0
86	Oribatida sp.1	1	0	0
87	Oribatida sp.2	1	0	1
88	Pachylaelapidae sp.1	2	0	0
89	Pygmephoridae sp.1	746	805	0
90	Pygmephoridae sp.2	0	0	66
91	Pygmephoridae sp.4	0	1	0
92	Pyroglyphidae sp.1	1	0	0
93	Rhodacaridae sp.1	0	0	1
94	Rhodacaridae sp.2	0	0	2
95	Rhodacaridae sp.3	0	0	1
96	Tarsonemidae sp.1	0	0	1
97	Uropodina sp.1	86	23	0
98	Uropodina sp.2	2	1	0
99	Uropodina sp.3	1	4	1
100	Uropodina sp.4	0	1	0
101	Uropodina sp.5	2	0	0
102	Uropodina sp.6	0	1	0
103	Veigaiidae sp.1	2	0	0

Fonte: Do autor.

APÊNDICE B

Para avaliar se os sistemas florestais apresentaram diferenças no número de espécies de besouros escarabeíneos e ácaros foréticos que compõem as redes de interações, foram construídas curvas de acumulação de espécies extrapoladas com seus respectivos intervalos de confiança para cada um deles (COLWELL *et al.*, 2012). Neste caso, o esforço amostral máximo foi representado pela maior abundância observada entre os sistemas florestais. Tanto a riqueza de besouros escarabeíneos, quanto a de ácaros foréticos não diferiu entre as florestas não perturbadas, manejadas com corte seletivo e queimadas.

Figura B1 – Curva de acumulação de espécies extrapolada e intervalos de confiança de ácaros foréticos e besouros escarabeíneos.



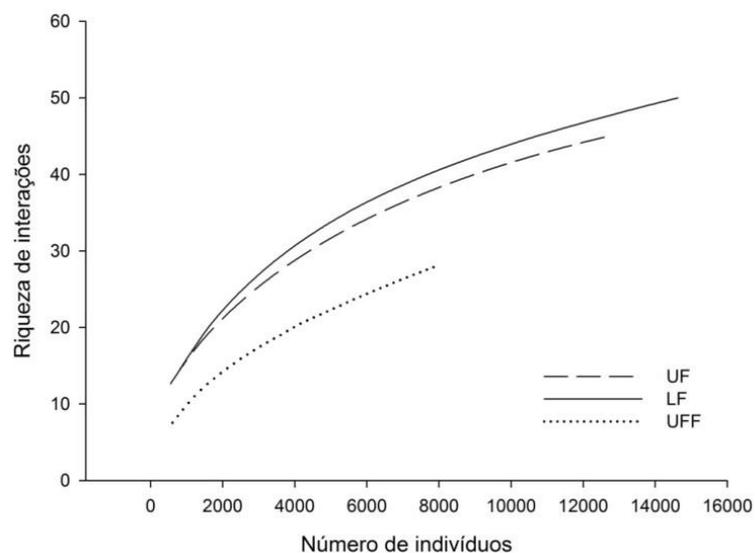
Legenda: Curva de acumulação de espécies, respectivamente, de ácaros foréticos (a) e besouros escarabeíneos (b) presentes nas redes de interações amostradas em sistemas florestais não perturbados (UF), manejados com corte seletivo (LF) e queimados (UFF) na FLONA Tapajós - PA. As linhas tracejadas representam as extrapolações das curvas e as áreas sombreadas representam os intervalos de confiança de 95% das estimativas de riqueza. Fonte: Do autor.

APÊNDICE C

Para avaliar a suficiência amostral, foi construída uma curva de acumulação de interações para as redes de cada um dos sistemas florestais. Além disso, a fim de se obter a riqueza de interações esperadas, foi calculada a riqueza de interações estimada utilizando o estimador não paramétrico Chao 2 (MAGURRAN, 2013). Para a construção da matriz e realização das análises, os escarabeíneos foram considerados os sítios e o número de indivíduos de ácaros, o esforço amostral. Estas análises foram realizadas no software estatístico R (R CORE TEAM, 2018).

De acordo com a curva de acumulação de interações, o esforço amostral nas áreas de floresta não perturbada e de floresta manejada com corte seletivo foi satisfatório. Apesar de não atingirem a assíntota, as mesmas demonstraram uma tendência à estabilização. As áreas de floresta queimada, no entanto, apresentaram uma curva ascendente, indicando que, para este sistema, o esforço amostral não foi suficiente (APÊNDICE C, FIGURA C1).

Figura C1 – Curva de acumulação de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos nos sistemas florestais não perturbados, manejados com corte seletivo e queimados.

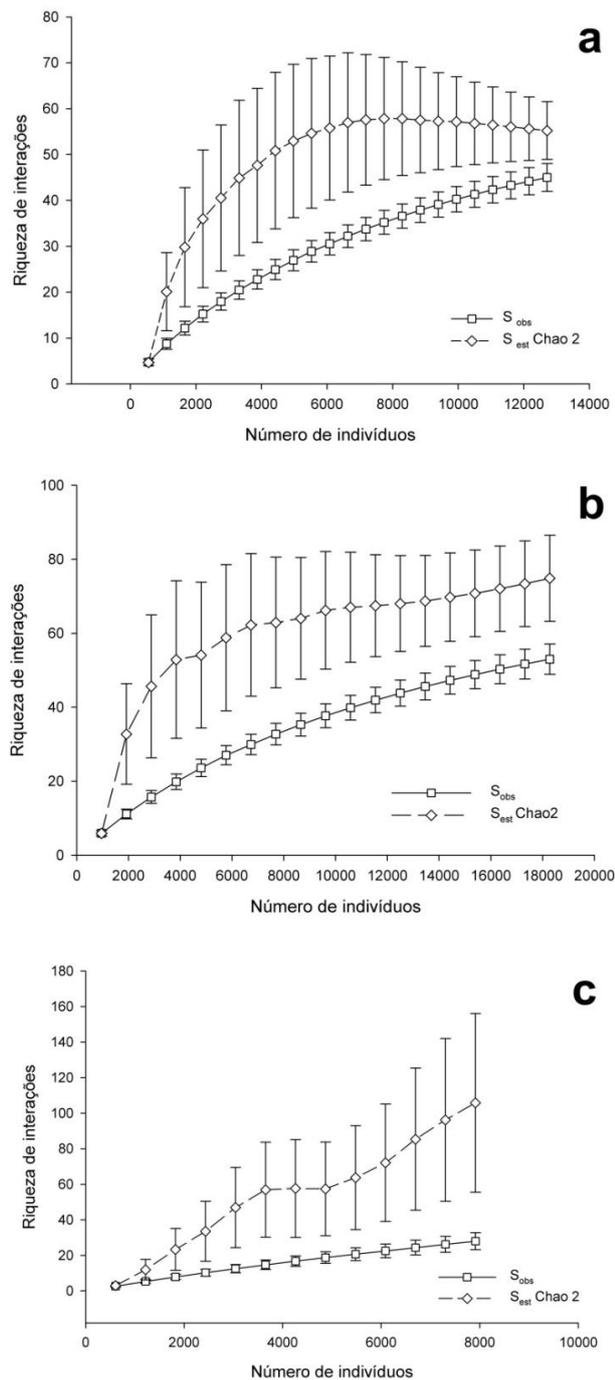


Legenda: Curva de acumulação de riqueza de interações com o aumento do esforço amostral, que corresponde ao número máximo de indivíduos de ácaros foréticos coletados nos hospedeiros escarabeíneos em cada sistema florestal. As curvas representadas pelas linhas sólida, tracejada e pontilhada referem-se, respectivamente, à floresta manejada com corte seletivo, floresta não perturbada e floresta queimada na FLONA Tapajós - PA. Fonte: Do autor.

As estimativas de riqueza obtidas utilizando o índice Chao 2 corroboraram os resultados obtidos com as curvas de acumulação de interações (APÊNDICE C, FIGURA C2). Para a floresta não perturbada, a riqueza de interações esperada foi 55, apenas dez interações

além da riqueza observada. Desta forma, 82% da riqueza de interações estimada para este sistema foi coletada. Em relação à floresta manejada com corte seletivo, a cobertura de interações correspondeu a 71% do total estimado para este sistema. A floresta queimada, no entanto, apresentou uma cobertura de interações baixa, atingindo apenas 26,5% da riqueza total de interações esperada.

Figura C2 – Riqueza de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos observada e estimada nos sistemas florestais não perturbados, manejados com corte seletivo e queimados.



Legenda: Riqueza de interações observada e estimada e respectivos intervalos de 95% de confiança para as redes de interações envolvendo ácaros foréticos e besouros escarabeíneos em sistemas florestais não perturbados (a), manejados com corte seletivo (b) e queimados (c) coletados na FLONA Tapajós - PA. As curvas superiores, representadas por linhas tracejadas e losangos, correspondem à riqueza de interações estimada, que foi obtida utilizando-se o estimador Chao 2. As curvas inferiores, representadas por linhas contínuas e quadrados, correspondem à riqueza de interações observadas. Fonte: Do autor.