



TAÍS HELENA DE ARAUJO RODRIGUES

**ECOLOGIA DAS INTERAÇÕES FORÉTICAS ENTRE
ÁCAROS E BESOUROS ESCARABEÍNEOS**

**LAVRAS - MG
2023**

TAÍS HELENA DE ARAUJO RODRIGUES

**ECOLOGIA DAS INTERAÇÕES FORÉTICAS ENTRE ÁCAROS E
BESOUROS ESCARABEÍNEOS**

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

Prof. Dr. Júlio Neil Cassa Louzada
Orientador

Dr. Leopoldo Ferreira de Oliveira Bernardi
Coorientador

**LAVRAS - MG
2023**

**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 Araujo.

Ecologia das interações foréticas entre ácaros e besouros
escarabeíneos / Taís Helena Araujo Rodrigues. - 2023.

110 p. : il.

Orientador(a): Júlio Neil Cassa Louzada.

Coorientador(a): Leopoldo Ferreira de Oliveira Bernardi.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2023.

Bibliografia.

1. Forese. 2. Características do hospedeiro. 3. Mudança do uso
do solo. I. Louzada, Júlio Neil Cassa. II. Bernardi, Leopoldo
Ferreira de Oliveira. III. Título.

O conteúdo desta obra é de responsabilidade do(a) autor(a) e de seu orientador(a).

TAÍS HELENA DE ARAUJO RODRIGUES

**ECOLOGIA DAS INTERAÇÕES FORÉTICAS ENTRE ÁCAROS E
BESOUROS ESCARABEÍNEOS**

**PHORETICS INTERACTIONS ECOLOGY BETWEEN MITES AND
DUNG BEETLES**

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

APROVADA EM 28 DE SETEMBRO DE 2023
César Murilo de Albuquerque Correa – UEMS
Laís Ferreira Maia – University of Bristol
Marcelo Passamani – UFLA
Sabrina da Silva Pinheiro de Almeida – UFV

Dr. Júlio Neil Cassa Louzada
Orientador

Dr. Leopoldo Ferreira de Oliveira Bernardi
Coorientador

**LAVRAS - MG
2023**

*À Maria José de Araújo (in memoriam) e Claudia Maria de Araújo, mulheres
nas quais eu me espelho. À vocês, dedico todas as minhas vitórias!*

AGRADECIMENTOS

Como todo mundo, já me deparei com diversos desafios ao longo da vida. Porém, afirmo categoricamente que em termos profissionais, concluir o doutorado foi o mais intenso deles. Passar por essa etapa durante uma pandemia e ocorrência de momentos históricos, adicionou um tanto de caos ao que já era por si só desafiador. Porém, se estamos aqui, é porque esse ciclo está próximo de se findar. Sendo assim, não poderia deixar de agradecer a todos que contribuíram de alguma forma, seja profissional ou pessoalmente, para que a conclusão desse trabalho acontecesse.

Primeiramente, agradeço 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 toda a dedicação na minha criação e do meu irmão. Se hoje estou vivendo este momento, é porque você não mediu esforços para nos dar as melhores oportunidades possíveis. Espero poder retribuir toda essa dedicação e ser motivo de orgulho para a senhora. Essa conquista, com certeza, é nossa!

À vó Maria (*in memoriam*), o meu maior exemplo de amor incondicional, bondade e garra. Obrigada por me inspirar, por contribuir para a minha educação e por todo o cuidado que teve conosco. Eu te amo e sempre vou ser grata por tudo que fez por mim! Saudades eternas!

Ao “chatola” do meu irmão Yuri, aos meus primos-irmãos Camila e Luiz Henrique, à minha tia Cristina e demais familiares maternos pelo incentivo, pela ajuda na minha criação e por todos os bons momentos que vivemos juntos. Vocês são minha base e minha fortaleza!

Aos meus amigos de Antônio Carlos, especialmente a minha amiga de infância Carol e ao Pablo, que me apoiaram, entenderam minhas ausências e me acolheram neste momento de retorno.

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! Gostaria de agradecer em especial ao meu amigo Gustavo, que mesmo sem saber, me ajudou a superar momentos muito difíceis. Obrigada por ter me apoiado e por ter me mostrado a realidade quando foi preciso. Sou muito grata por termos nos aproximado novamente e por essa aproximação ter me proporcionado momentos incríveis.

À Bruna, Danily, Jú, Kyssia, Laís, Rafa e Márcia, as minhas saudades diárias. Obrigada por se fazerem presente mesmo com toda a distância física que nos separa. Um agradecimento às minhas irmãs de alma Danily e Laís que sempre acreditaram em mim e me apoiaram nos momentos difíceis.

Aos meus amigos de Lavras Cássio, Nath, Rafa, Rapha, Tamires, Ellen, Carol, Gui, Kátia e Nay por tornarem esta minha caminhada muito mais fácil.

Aos amigos e colegas do LECIN, especialmente a Milena, pela experiência acadêmica e de vida compartilhada. Vocês foram essenciais para o meu crescimento durante este período de doutorado

Aos amigos e colegas da Ecologia, principalmente Marília e Luane, 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.

Ao Leopoldo, meu coorientador, e à Lívia, por todos os ensinamentos e experiência que me foram passados. Agradeço também pelos puxões de orelha quando necessário, os quais me ajudaram a voltar para o prumo em momentos em que me vi perdida. Agradeço ainda a Lívia por ter me cedido os besouros para que eu realizasse as pesquisas que compõem esta tese. Muito obrigada por tudo!

À UFLA, uma universidade cheia de belezas e oportunidades, pelo ensino gratuito e de qualidade. Tenho muito orgulho de ser UFLA! Agradeço também ao departamento de Entomologia e ao Departamento de Ecologia e Conservação da UFLA, por terem me dado todo o suporte para a realização desta pesquisa.

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 apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

À empresa Veracel Celulose, pelo apoio financeiro e por conceder suas áreas para a realização deste trabalho.

Minha gratidão a todos que fizeram parte desta jornada e que me ajudaram a alcançar este marco em minha vida profissional.

RESUMO

A associação comensal entre ácaros e besouros escarabeíneos conhecida como forese é amplamente observada em ecossistemas naturais e antropizados. Nesta associação, os besouros transportam ácaros de vida livre, os quais normalmente possuem baixa capacidade de locomoção, permitindo-lhes acessar recursos e condições mais favoráveis para a sobrevivência. Apesar da importância dessa interação, ainda existem muitos aspectos ecológicos que permanecem desconhecidos. Esta tese visa preencher essa lacuna do conhecimento, examinando como fatores intrínsecos aos escarabeíneos afetam a associação com os ácaros foréticos, bem como entender como alterações ambientais influenciam esta interação. A tese foi dividida em duas partes, sendo a primeira delas composta por uma introdução geral, que abarca de forma abrangente as temáticas envolvidas na construção deste trabalho. A segunda parte, por sua vez, é composta por dois artigos. No primeiro deles, foi investigado como características morfológicas, comportamentais e ecológicas do hospedeiro afetam a riqueza de ácaros, a intensidade e a prevalência da interação entre estes e os escarabeíneos carreadores. Avaliou-se ainda neste capítulo se estes efeitos variam dependendo do contexto ambiental em que os organismos estão inseridos. Os resultados mostraram que a riqueza de ácaros associados e a intensidade da interação é afetada por diferentes características do hospedeiro, tais como biomassa e abundância do hospedeiro, quando se considera o padrão geral e os diferentes sistemas avaliados isoladamente. A prevalência dessa interação, no entanto, não foi explicada por nenhuma das variáveis analisadas. O segundo artigo teve como objetivo avaliar o efeito da conversão de florestas primárias em pastagens exóticas nas redes de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos. Além disso, foi verificado se essas redes de interações respondem a restauração ecológica, convergindo para os sistemas de referência. A mudança de uso do solo afetou negativamente a riqueza de espécies, a diversidade das interações, o número de *links* por espécie e a robustez das redes de interações. A restauração ecológica dos ecossistemas degradados não foi capaz de reestruturar completamente as propriedades destas redes de interações para os valores das florestas primárias, exceto em relação à robustez em áreas de restauração inicial. Essas investigações ampliam o entendimento das interações foréticas, contribuindo para a conservação de espécies de ácaros e suas funções ecológicas. Além disso, esses estudos oferecem informações cruciais para guiar estratégias de conservação mais eficazes, enfatizando a importância das redes de interações foréticas para a diversidade de espécies e funcionamento dos ecossistemas.

Palavras-chave: Forese. Características do hospedeiro. Mudança do uso do solo. Restauração.

ABSTRACT

The commensal association between mites and dung beetles, known as phoresy, is a widely observed phenomenon in both natural and anthropogenic ecosystems. In this symbiotic relationship, dung beetles serve as carriers for free-living mites with limited mobility, facilitating their access to more favorable resources and conditions. Despite the ecological significance of this interaction, there has been a limited research effort addressing the intricacies of this ecological relationship. This thesis seeks to address this knowledge gap by conducting a comprehensive examination of how intrinsic and extrinsic factors influence these interactions, with a particular focus on utilizing phoretic interactions as a valuable tool for assessing ecosystem quality. The thesis is structured into two distinct sections: the first encompasses a comprehensive general introduction, providing an overarching framework for the themes explored in this work, while the second section comprises two research papers. The first paper delves into the investigation of morphological, behavioral, and ecological factors that impact mite species richness, as well as the intensity and prevalence of the interactions between mites and their dung beetle carriers. Additionally, it explores whether these dynamics are influenced by the environmental context in which these organisms are situated. The findings reveal that mite species richness and interaction intensity are influenced by a sort of host characteristics, encompassing both general patterns and isolated system-specific factors. However, the prevalence of these interactions remains unexplained by the variables analyzed. The second paper focuses on evaluating the impact of converting primary forests into exotic pastures on the interaction networks involving phoretic mites and dung beetles. Furthermore, it investigates whether these interaction networks exhibit any response to ecological restoration efforts by converging their properties towards those of reference systems. The results indicate that land use changes have a detrimental effect on species richness, interaction diversity, the number of *links* per species, and the overall robustness of interaction networks. The ecological restoration of degraded ecosystems was not fully able to restructure the properties of interaction networks to match those of primary forests, except concerning robustness in initial restoration areas. These investigations significantly contribute to advancing our understanding of phoretic interactions, thereby contributing to the conservation of mite species and their ecological functions. Furthermore, these studies offer essential insights that can inform more effective conservation strategies, underscoring the pivotal role of phoretic interaction networks in supporting species diversity and ecosystem functionality.

Key-words: Phoresy. Host characteristics. Land use change. Restoration.

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE	10
1. INTRODUÇÃO	11
REFERÊNCIAS	18
SEGUNDA PARTE - ARTIGOS	23
ASPECTOS MORFOLÓGICOS, COMPORTAMENTAIS E ECOLÓGICOS DOS ESCARABEÍNEOS HOSPEDEIROS INFLUENCIAM A INTERAÇÃO COM ÁCAROS FORÉTICOS	24
RESUMO	24
ABSTRACT	25
1. INTRODUÇÃO	25
2. MATERIAL E MÉTODOS	28
2.1 Área de estudo	29
2.2 Desenho amostral, coleta de besouros escarabeíneos e das características dos hospedeiros	29
2.3 Coleta dos ácaros foréticos	30
2.4 Análises estatísticas	31
3. RESULTADOS	32
4. DISCUSSÃO	36
5. CONCLUSÃO	41
REFERÊNCIAS	42
MATERIAL SUPLEMENTAR	46
1. Suficiência amostral	46
2. Coleta das características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos besouros escarabeíneos	48
3. Seleção multi-modelos	51
REFERÊNCIAS	58
CONVERSÃO DE FLORESTAS PRIMÁRIAS EM PASTAGENS SIMPLIFICA E DESESTABILIZA REDES DE INTERAÇÕES FORÉTICAS: É POSSÍVEL RESTAURAR AS SUAS PROPRIEDADES?	60
RESUMO	60
ABSTRACT	61
1. INTRODUÇÃO	61
2. MATERIAL E MÉTODOS	65
2.1 Área de estudo e desenho amostral	65
2.2 Coleta das redes de interações compostas por besouros escarabeíneos e ácaros foréticos	66
2.3 Análises estatísticas	67
3. RESULTADOS	70
4. DISCUSSÃO	78
5. CONCLUSÃO	82
REFERÊNCIAS	83
MATERIAL SUPLEMENTAR	90
1. Suficiência amostral	90
2. Redes de interações	94
REFERÊNCIAS	107
CONSIDERAÇÕES FINAIS	108

PRIMEIRA PARTE

1. INTRODUÇÃO

A interação entre ácaros e insetos tem sido documentada há quase dois séculos na literatura (ASHMEAD, 1879). Em conformidade, a associação entre estes organismos é extremamente antiga na natureza, tendo surgido no período inicial da história evolutiva destes taxa (ENGEL, 2015; WALTER; PROCTOR, 2013). De acordo com o registro fóssil, a interação entre ácaros e insetos data do período Carbonífero, mais precisamente de 320 milhões de anos atrás. No referido registro, foi observada uma espécie de ácaro da subordem Oribatida associado ao metatórax de um inseto Archaeorthoptera. Há indícios de que a interação documentada neste período se caracterize como uma relação forética (ROBIN *et al.*, 2016).

A forese é uma interação comensal na qual o organismo forético ou foronte se associa temporariamente a outro organismo, normalmente de tamanho maior, para se dispersar em busca de novos ambientes com condições e recursos adequados para sua sobrevivência (FARISH; AXTELL, 1971). Esta forma de dispersão passiva provê aos organismos foréticos os mesmos benefícios obtidos por espécies que possuem alta mobilidade ao se dispersarem ativamente (THITE; MORRAN; ROODE, 2016). Tais benefícios incluem redução da competição por recursos como alimento e parceiros sexuais, acesso a condições mais favoráveis para sobrevivência e escape de predadores (BOWLER; BENTON, 2005). As espécies hospedeiras, por outro lado, de modo geral não são beneficiadas, tampouco tem o *fitness* prejudicado pela interação (THITE; MORRAN; ROODE, 2016).

Dado que muitas espécies de ácaros de vida livre tem uma baixa capacidade de locomoção, a forese, uma forma de dispersão passiva, é bastante comum dentro do grupo (KRANTZ; WALTER, 2009). Especialmente para espécies de ácaros que estão associados a habitats efêmeros ou em ilhas, como carcaças e fezes de vertebrados, a forese constitui o principal mecanismo de dispersão no ambiente (PEROTTI; BRAIG, 2009). Sendo assim, esta forma de dispersão passiva compensa a incapacidade destes organismos de se moverem ativamente a longas distâncias, contribuindo, então, para a manutenção das populações de ácaros associados a estes tipo de habitats (ZACH *et al.*, 2016).

Em habitats efêmeros ou distribuídos em ilhas, muitos insetos podem ser utilizados pelos ácaros foréticos como carreadores (KEUM *et al.*, 2016; KONTSCHÁN; HORNOK, 2019). Em se tratando de hospedeiros da classe Insecta, eles podem se

associar, principalmente a espécies pertencentes as ordens Diptera e Coleoptera (KEUM *et al.*, 2016; KEUM; KANG; JUNG, 2015). Dentre os coleópteros, pode-se destacar os besouros escarabeíneos, que são organismos majoritariamente detritívoros encontrados em alta diversidade em fezes e carcaças de vertebrados (HANSKI; CAMBEFORT, 1991). Os ácaros foréticos são vistos frequentemente em associação com estes besouros tanto em ambientes naturais, quanto antropizados (BAHRAMI; ARBABI; SHOUSHARI, 2011; KEUM *et al.*, 2016; MOGHADAM *et al.*, 2016).

As interações foréticas entre ácaros e besouros escarabeíneos têm sido bem documentadas na literatura. No entanto, a maioria dos estudos realizados até o momento envolvendo estes organismos apresenta um cunho bastante descritivo (KEUM *et al.*, 2016; MAŠÁN; HALLIDAY, 2009; SOBHI; HAJIQANBAR; MORTAZAVI, 2017). Por exemplo, diversos trabalhos apresentam o registro de uma ou poucas espécies de ácaros foréticos associadas a besouros escarabeíneos, destacando os locais do corpo do hospedeiro em que tais organismos foréticos foram encontrados (SOBHI; HAJIQANBAR; MORTAZAVI, 2017). Em contrapartida, são poucos os estudos que tratam da biologia e ecologia da interação. Além disso, quando o fazem, poucas espécies são avaliadas e estas não são analisadas de fato em nível de comunidade (NIOGRET; LUMARET; BERTRAND, 2009).

Com isso, apesar dos avanços do conhecimento acerca das interações foréticas, especialmente entre ácaros e besouros escarabeíneos, ainda existem lacunas a serem preenchidas. Uma delas está relacionada à influência das características dos hospedeiros na interação com os organismos foréticos. É sabido que o tamanho corporal é um dos fatores que podem afetar a intensidade da infestação no organismo hospedeiro (BAJERLEIN; PRZEWOŻNY, 2012). No entanto, outros fatores morfológicos, bem como comportamentais e ecológicos relevantes permanecem desconhecidos ou negligenciados (OKABE, 2013). Por exemplo, a abundância da espécie hospedeira pode explicar a variação na infestação por ácaros foréticos, pois está relacionada a taxa de encontro entre os organismos, e conseqüentemente, ao número de interações que ocorre entre ácaros e besouros escarabeíneos (STOKKE *et al.*, 2018). Por isso, identificar estas características e relacioná-las a associação com organismos foréticos pode ser importante para compreender a adequabilidade dos escarabeíneos hospedeiros aos ácaros foréticos (NORIEGA *et al.*, 2022; OKABE, 2013).

Uma vez que existem diversas lacunas acerca de questões básicas da biologia e ecologia das interações foréticas entre ácaros e besouros escarabeíneos, é de se esperar que existam ainda mais *gaps* em relação a como estas interações respondem a degradação ambiental. De fato, poucos estudos avaliaram até o momento as interações foréticas no contexto da antropização de ambientes naturais, especialmente em florestas tropicais (EWERS; BARTLAM; DIDHAM, 2013). No entanto, as interações foréticas entre estes organismos podem ser um excelente modelo para estudos que objetivam avaliar o efeito dos impactos antrópicos nas comunidades biológicas. Além de ser bastante comum na natureza, tal associação é facilmente observada em habitats naturais e antropizados, podendo apresentar diferenças na intensidade de infestação e composição de espécies envolvidas (PEROTTI; BRAIG, 2009; SOBHI; HAJIQANBAR; MORTAZAVI, 2017). Ainda, esta interação pode estar relacionada a funções ecológicas realizadas pelos ácaros foréticos importantes para a manutenção dos ecossistemas, como ciclagem de nutrientes (WALTER; PROCTOR, 2013).

Uma maneira de entender como estas interações são afetadas pelas mudanças no ambiente é através da utilização de redes de interações ecológicas. Redes de interações são modelos que representam as relações entre um conjunto de espécies presentes em um ecossistema, podendo refletir diversos processos ecológicos (DEHLING, 2018). Essas redes de interações e os processos ecológicos aos quais estão relacionados podem ser afetados de diferentes maneiras por impactos antrópicos (SOARES; FERREIRA; LOPES, 2017). Comumente, tais efeitos se dão através de alterações na riqueza, abundância, composição e probabilidade de encontro entre as espécies que compõem essas redes (TYLIANAKIS; MORRIS, 2017). Isto, por sua vez, pode influenciar de forma negativa as propriedades das redes de interações que estão associadas à sua complexidade e estabilidade (LANDI *et al.*, 2018). Estas propriedades são normalmente medidas na forma de índices, como densidade de *links*, diversidade de Shannon e robustez (SOARES; FERREIRA; LOPES, 2017). Modificações em tais propriedades podem indicar uma maior suscetibilidade destas redes a cascatas de extinções secundárias e menor resiliência frente a perturbações (FORTUNA; KRISHNA; BASCOMPTE, 2013; LALIBERTÉ *et al.*, 2016; TYLIANAKIS *et al.*, 2010).

Um dos principais causadores de alterações nas comunidades biológicas e da perda da biodiversidade atualmente é a substituição de ecossistemas naturais por usos do

solo antrópicos (BARLOW *et al.*, 2016; DINIZ *et al.*, 2022; SCARANO; CEOTTO, 2015). Dentre estes usos do solo, pode-se destacar as pastagens antropizadas, as quais são destinados 30 milhões de km² para a criação extensiva de gado no mundo (DELZEIT *et al.*, 2019). Em florestas tropicais, a implantação de pastagens, juntamente com a agricultura, constitui uma das principais responsáveis pela perda e a fragmentação do habitat (MAGNAGO *et al.*, 2015). Além da perda e fragmentação do habitat, esta mudança no uso do solo pode causar stress hídrico, aumento da erosão do solo, dentre outros problemas ambientais (GIDAY, 2018). Como consequência das diversas alterações causadas pela degradação do ecossistema natural, pode haver uma diminuição da riqueza, da abundância e alterações na composição de espécies, incluindo espécies de besouros escarabeíneos e ácaros (GÓMEZ-CIFUENTES *et al.*, 2017; MARIBIE *et al.*, 2011). Porém, pouco se sabe como isso pode afetar as redes de interações compostas por estes organismos.

Frente aos efeitos da intensa devastação dos ecossistemas naturais pelas atividades antrópicas, especialmente a conversão de florestas tropicais em pastagens, estratégias que sejam capazes de reverter a desestruturação de comunidades biológicas têm sido implementadas em todo o globo (MORENO-MATEOS *et al.*, 2020). Uma das principais estratégias de conservação de ecossistemas que foram impactados ou degradados pelas atividades antrópicas é a restauração ecológica (CROUZEILLES *et al.*, 2019; SUDING, 2011). Esta consiste no uso de um conjunto de técnicas que visam iniciar ou fomentar a recuperação de ecossistemas, envolvendo, normalmente, a remoção da perturbação e/ou a reestruturação do habitat através do plantio de espécies nativas (PALMER; AMBROSE; POFF, 1997).

No entanto, sabe-se que para que o ecossistema restaurado seja de fato autossustentável, é extremamente necessário que haja o reestabelecimento da fauna no local (LANGE *et al.*, 2023). Isso porque a fauna associada aos ecossistemas é que é responsável por realizar diversas funções ecológicas essenciais para o funcionamento destes, como decomposição da matéria orgânica e ciclagem de nutrientes (NICHOLS *et al.*, 2008). Sendo assim, dada a importância do retorno da comunidade faunística ao ecossistema, é necessário que se leve em consideração como este componente da biodiversidade responde à reestruturação do habitat na avaliação do sucesso da restauração (FORUP *et al.*, 2007; AERTS; HONNAY, 2011). Existe uma gama de

estudos que avaliam o resultado da restauração de ecossistemas antropizados levando em consideração diversos taxa de animais (CRISTO *et al.*, 2019; LUONG *et al.*, 2019, YANG *et al.*, 2021). No entanto, apesar dos avanços, entender de fato como as comunidades biológicas respondem a restauração de áreas degradadas ainda é uma questão atual (AUDINO; LOUZADA; COMITA, 2014; LANGE *et al.*, 2023).

Normalmente estudos que avaliam a resposta da fauna à restauração levam em consideração somente atributos taxonômicos, como a riqueza de espécies e a composição da comunidade de um grupo alvo (CRISTO *et al.*, 2019; YANG *et al.*, 2021). No entanto, uma abordagem focada somente em componentes taxonômicos da biodiversidade pode já não ser suficiente para acessar o real progresso da recuperação da biodiversidade e do funcionamento de um ecossistema previamente degradado (MORENO-MATEOS *et al.*, 2020). Diante disso, Harvey e colaboradores (2017) sugeriram que as estratégias de conservação e de restauração da biodiversidade, bem como dos serviços por ela prestados, devem focar nas interações bióticas. Isso se deve ao fato de que organismos que compõem uma comunidade interagem entre si para diversos fins, como para alimentação, competição e facilitação. Logo, como estes formam um sistema interdependente, avaliar as espécies como unidades isoladas não permite acessar de forma integral a complexidade de um ecossistema (HELENO *et al.*, 2014; HARVEY *et al.*, 2017; PIMM, 1982). Além disso, funções ecológicas podem emergir ou ser influenciadas pela interação entre as espécies (FORUP *et al.*, 2007). Sendo assim, os padrões de diversidade e funcionamento dos ecossistemas podem ser melhor explicados por atributos das redes de interações, do que por atributos taxonômicos *per se* (RAIMUNDO; GUIMARÃES; EVANS, 2018).

Sendo assim, redes de interações podem constituir um alvo relevante para a restauração ecológica, já que reconstruí-las pode ser um importante passo para a reestruturação da comunidade, conservação das espécies e reestabelecimento das funções ecológicas (GENES; DIRZO, 2022; SILVA *et al.*, 2015). Em se tratando especificamente de redes de interações foréticas, estas podem ser uma ferramenta promissora para avaliar o progresso da restauração ecológica. Isso porque, como mencionando anteriormente, estas são difundidas em habitats naturais e antropizados, podendo responder com alterações em sua estrutura em um gradiente de degradação (NORIEGA *et al.*, 2022). Além disso, estas redes foréticas estão relacionadas a funções ecológicas como decomposição de matéria orgânica e ciclagem de nutrientes no solo, podendo alterações

nas interações entre ácaros e besouros escarabeíneos refletir em processos ecológicos importantes para o funcionamento dos ecossistemas (WALTER; PROCTOR, 2013; WICKYNGS; GRANDY, 2011).

Neste contexto, em uma perspectiva mais ampla, esta tese visou entender a ecologia das redes de interações foréticas entre ácaros e besouros escarabeíneos, e aplicá-las como uma ferramenta para indicar a qualidade dos ecossistemas. Este trabalho foi dividido em dois capítulos, que consistem em dois artigos independentes. No primeiro capítulo, buscou-se entender por que algumas espécies de besouros escarabeíneos sustentam uma diversidade maior de ácaros foréticos associados. Para isso, foi verificada a relação de características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos besouros escarabeíneos hospedeiros com a riqueza, abundância de ácaros anexados aos besouros e prevalência da interação. Adicionalmente, foi analisado se esta relação com as características do hospedeiro se altera dependendo do contexto ambiental em que ocorre. Especificamente, avaliou-se quais e como as características do hospedeiro explicam os parâmetros acima mencionados considerando todos os sistemas conjuntamente, a fim de se obter um padrão geral, e individualmente em floresta primária, floresta secundária e áreas de pastagens exóticas. Dado que a forese é extremamente importante para a manutenção das populações de ácaros foréticos, entender aspectos básicos desta interação, como as características do hospedeiro que afetam a associação, pode contribuir para a conservação das espécies carreadas e das funções ecológicas por eles realizadas. Além disso, tais informações podem subsidiar a criação de estratégia de controle de pragas agrícolas e de interesse veterinário, uma vez que ácaros são importantes agentes de controle biológico (AZEVEDO *et al.*, 2018; TOLEDO *et al.*, 2018).

No segundo capítulo, avaliou-se em um primeiro momento o efeito da conversão de ecossistemas florestais primários em pastagens exóticas na estrutura e composição das redes de interações foréticas entre ácaros e besouros escarabeíneos. Constatadas as alterações, verificou-se em seguida se estas redes de interações foram resilientes a esse impacto, sendo capazes de retornar ao estado original em um gradiente de áreas que foram previamente convertidas em pastagens e que estavam passando pelo processo de restauração ecológica por diferentes períodos. Para responder as perguntas, foi avaliado como métricas relacionadas à complexidade e estabilidade das redes de interações foréticas se comportaram em um gradiente de restauração. Além disso, verificou-se se os

valores destas métricas se aproximaram dos sítios de referência de floresta primária e floresta secundária. Adicionalmente, a composição de espécies e de interações das redes foréticas também foi estudada, a fim de se identificar possíveis diferenças entre os sítios de referência e em restauração.

Este estudo foi realizado utilizando besouros escarabeíneos e ácaros foréticos coletados no Sul da Bahia em áreas situadas no domínio da Mata Atlântica, um dos *hotspots* de biodiversidades mundiais (MYERS *et al.*, 2000). Este bioma cobria originalmente uma área de aproximadamente 1.5 milhões de km², que foi reduzida a cerca de 11% da sua cobertura original (LIRA *et al.*, 2012; MYERS *et al.*, 2000). Mesmo tendo sido extremamente reduzida em termos de extensão, a Mata Atlântica abriga ainda uma alta diversidade e um alto grau de endemismos. Cerca de 20.000 espécies vivem no domínio da Mata Atlântica, sendo aproximadamente 30% delas encontradas somente neste bioma (MARQUES; GRELE, 2021). No entanto, sua relevância não se limita somente a elevada biodiversidade encontrada em toda a sua extensão (SCARANO; CEOTTO, 2015). Para além disso, a Mata Atlântica é responsável por prover diversos serviços ecossistêmicos essenciais para o bem-estar humano, como regulação climática e provimento de água (MARQUES; GRELE, 2021).

Apesar da sua importância, a Mata Atlântica tem sido ainda alvo de ameaças advindas de atividades relacionadas à expansão e manutenção das populações residentes em seu domínio. Dentre elas, a conversão de áreas florestais primárias em pastagens pode ser considerada um dos principais estressores e causadores da perda de biodiversidade neste bioma (SILVEIRA *et al.*, 2022). Diante da indiscutível importância na manutenção da biodiversidade e provisão de serviços ecossistêmicos, bem como da destruição já causada pelas atividades antrópicas, a necessidade de recuperação da Mata Atlântica tem sido vista mundialmente como uma questão urgente (ROMANELLI *et al.*, 2022; ROZENDAAL *et al.*, 2019). Sendo assim, a Mata Atlântica consiste em um local adequado para estudos que envolvam os efeitos de modificações causadas pelo homem na biodiversidade, bem como aqueles que buscam avaliar o sucesso da restauração ecológica nos ecossistemas. Em se tratando especificamente de estudos relacionados às interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos, entes bioma se faz um excelente local para este tipo de trabalho, pois apresenta alta diversidade destes artrópodes

e poucos trabalhos envolvendo a interação entre escarabeíneos e ácaros foréticos (MARQUES; GRELLE, 2021; NORIEGA *et al.*, 2022).

REFERÊNCIAS

AERTS, R.; HONNAY, O. Forest restoration, biodiversity and ecosystem functioning. **BMC ecology**, v. 11, n. 1, p. 1–10, 2011.

ASHMEAD, W. H. On a mite preying on the orange scale insect. **The Canadian Entomologist**, v. 11, n. 5, p. 93–94, 1879.

AUDINO, L. D.; LOUZADA, J. N. C.; COMITA, L. Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: is it possible to recover species and functional diversity? **Biological Conservation**, v. 169, p. 248–257, 2014.

AZEVEDO, L. H. *et al.* Potential of *Macrocheles* species (Acari: Mesostigmata: Macrochelidae) as control agents of harmful flies (Diptera) and biology of *Macrocheles embersoni* Azevedo, Castilho and Berto on *Stomoxys calcitrans* (L.) and *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae). **Biological Control**, v. 123, p. 1–8, 2018.

BAHRAMI, F.; ARBABI, M.; SHOUSHARI, R. V. Mesostigmatic mites associated with Coleoptera and biodiversity calculation of these mites phoretic on dung beetles in Golestan Province (North of Iran). **Middle-East Journal of Scientific Research**, v. 9, n. 3, p. 345–366, 2011.

BAJERLEIN, D.; PRZEWOŹNY, M. When a beetle is too small to carry phoretic mites? A case of hydrophilid beetles (Coleoptera: Hydrophilidae) and *Uropoda orbicularis* (Acari: Mesostigmata). **Canadian Journal of Zoology**, v. 90, n. 3, p. 368–375, 2012.

BARLOW, J. *et al.* Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, v. 535, n. 7610, p. 144–147, 2016.

BOWLER, D. E.; BENTON, T. G. Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 80, n. 2, p. 205–225, 2005.

CRISTO, S. C. *et al.* Leaf-litter entomofauna as a parameter to evaluate areas under ecological restoration. **Floresta e Ambiente**, v. 26, n.2, p.1–11, 2019.

CROUZEILLES, R. *et al.* There is hope for achieving ambitious Atlantic Forest restoration commitments. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 17, n. 2, p. 80–83, 2019.

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.

DELZEIT, R. *et al.* Forest restoration: Expanding agriculture. **Science**, v. 366, n. 6463,

p. 316, 2019.

DINIZ, M. F. *et al.* How 30 years of land-use changes have affected habitat suitability and connectivity for Atlantic Forest species. **Biological Conservation**, v. 274, p. 10–37, 2022.

ENGEL, M. S. Insect evolution. **Current Biology Magazine**, v. 25, n. 19, p. 868–872, 2015.

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**, v. 6, n. 5, p. 598–606, 2013.

FARISH, D. J.; AXTELL, R. C. Phoresy redefined and examined in *Macrocheles muscaedomesticae* (Acarina: Macrocheldiae). **Acarologia**, v. 13, n. 1, p. 16–29, 1971.

FORTUNA, M. A.; KRISHNA, A.; BASCOMPTE, J. Habitat loss and the disassembly of mutualistic networks. **Oikos**, v. 122, n. 6, p. 938–942, 2013.

FORUP, M. L. *et al.* The restoration of ecological interactions: plant–pollinator networks on ancient and restored heathlands. **Journal of Applied Ecology**, v. 45, n. 3, p. 742–752, 2008.

GENES, L.; DIRZO, R. Restoration of plant-animal interactions in terrestrial ecosystems. **Biological Conservation**, v. 265, p.1–11, 2022.

GIDAY, K. *et al.* Effects of livestock grazing on key vegetation attributes of a remnant forest reserve: The case of Desa'a a Forest in northern Ethiopia. **Global Ecology and Conservation**, v. 14, p.1–14, 2018.

GÓMEZ-CIFUENTES, A. *et al.* Influence of land use on the taxonomic and functional diversity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the southern Atlantic forest of Argentina. **Journal of Insect Conservation**, v. 21, n. 1, p. 147–156, 2017.

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

HARVEY, E. *et al.* Bridging ecology and conservation: From ecological networks to ecosystem function. **Journal of Applied Ecology**, v. 54, n. 2, p. 371–379, 2017.

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

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**, v. 19, n. 2, p. 353–357, 2016.

KEUM, E.; KANG, M.; JUNG, C. New record of *Arctoseius cetratus* (Sellnick, 1940) (Mesostigmata: Ascidae) phoretic to Sciarid fly from mushroom culture in Korea.

Korean Journal of Environmental Biology, v. 33, n. 2, p. 209–214, 2015.

KONTSCHÁN, J.; HORNOK, S. New records, a completed list and identification key of mites (Acari) associated with the stable fly, *Stomoxys clacitrans* (L.) (Diptera: Muscidae). **Acarologia**, v. 59, n. 1, p. 3–11, 2019.

KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. **A manual of Acarology**. [S.l.]: Texas Tech University, 2009. v. 15.

LALIBERTÉ, E. *et al.* Deforestation homogenizes tropical parasitoid — host networks. **Ecology**, 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**, v. 60, n. 4, p. 319–345, 2018.

LANGE, M. *et al.* Restoration of insect communities after land use change is shaped by plant diversity: A case study on carabid beetles (Carabidae). **Scientific Reports**, v. 13, n. 2140, p.1–10, 2023.

LIRA, K. P. *et al.* Land use and land cover change in Atlantic Forest landscapes. **Forest Ecology and Management**, v. 278, p. 80–89, 2012.

LUONG, J. C. *et al.* Local grassland restoration affects insect communities. **Ecological Entomology**, v. 44, n. 4, p. 471–479, 2019.

MAGNAGO, L. F. S. *et al.* Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic forest fragments. **Biodiversity and Conservation**, v. 24, n. 9, p. 2305–2318, 2015.

MARIBIE, C. W. *et al.* Abundance and diversity of soil mites (Acari) along gradient of land use types in Taita Taveta, Kenya. **Tropical and Subtropical Agroecosystems**, v. 13, p. 11–26, 2011.

MARQUES, M. C. M; GRELLE, C. E.V. The Atlantic Forest: History, biodiversity, threats and opportunities of the mega-diverse Forest. [S.l.]: Springer Cham, 1 ed., 2021, 517 p.

MAŠÁN, P.; HALLIDAY, B. Mesostigmatid mites associated with the dung beetle *Copris lunaris* (Coleoptera: Scarabaeidae). **European Journal of Entomology**, v. 106, n. 4, p. 545–550, 2009.

MOGHADAM, S. G. *et al.* *Copriphis falcinellus* and *Holostaspella exornata* two new records of eviphidoid mites (Mesostigmata: Eviphidoidea: Eviphididae and Mac-rochelidae) from Iran. **Persian Journal of Acarology**, v. 5, n. 2, p. 147–152, 2016.

MORENO-MATEOS, D. *et al.* The long-term restoration of ecosystem complexity. **Nature Ecology & Evolution**, v. 4, n. 5, p. 676–685, 2020.

MYERS, N. *et al.* Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853–858, 2000.

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

NIOGRET, J.; LUMARET, J. P.; BERTRAND, M. Generalist and specialist strategies in macrochelid mites (Acari: Mesostigmata) phoretically associated with dung beetles. In: SABELIS, M. W.; BRUIN, J. (Org.). **Trends in Acarology: Proceedings of the 12th International Congress**. [S.l.]: Springer Netherlands, 2009. p. 343–348.

NORIEGA, J. A. *et al.* Beyond phoresy: symbioses between dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) and mites (Acari). **Entomologia Generalis**, v. 42, n. 4, p. 499–513, 2022.

OKABE, K. Ecological characteristics of insects that affect symbiotic relationships with mites. **Entomological Science**, v. 16, p. 1–16, 2013.

PALMER, M. A.; AMBROSE, R. F.; POFF, N. L. R. Ecological theory and community restoration ecology. **Restoration ecology**, v. 5, n. 4, p. 291–300, 1997.

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

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

PEROTTI, M. 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**, v. 59, p. 201–204, 2000.

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

RAIMUNDO, R. L. G.; GUIMARÃES, P. R.; EVANS, D. M. Adaptive networks for restoration ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 33, n. 9, p. 664–675, 2018.

ROBIN, N. *et al.* A Carboniferous mite on an insect reveals the antiquity of an inconspicuous interaction. **Current Biology**, v. 26, n. 10, p. 1376–1382, 2016.

ROMANELLI, J. P. *et al.* Biodiversity responses to restoration across the Brazilian Atlantic Forest. **Science of The Total Environment**, v. 821, p.1–10, 2022.

ROZENDAAL, D. M. A. *et al.* Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. **Science advances**, v. 5, n. 3, 2019.

SCARANO, F. R.; CEOTTO, P. Brazilian Atlantic forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. **Biodiversity and Conservation**, v. 24, n. 9, p. 2319–2331, 2015.

SILVA, F. R. *et al.* The restoration of tropical seed dispersal networks. **Restoration Ecology**, v. 23, n. 6, p. 1–9, 2015.

SILVEIRA, J. G. *et al.* Land use, land cover change and sustainable intensification of agriculture and livestock in the Amazon and the atlantic forest in Brazil. **Sustainability**, v. 14, n. 5, p.1–23, 2022.

SOARES, R. G. S.; FERREIRA, P. A.; LOPES, L. E. Can plant-pollinator network metrics indicate environmental quality? **Ecological Indicators**, 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**, v. 4276, n. 3, p. 427–434, 2017.

STOKKE, B. G. *et al.* Characteristics determining host suitability for a generalist parasite. **Scientific reports**, v. 8, n. 1, p. 6285, 2018.

SUDING, K. N. Toward an Era of Restoration in Ecology: Successes, Failures, and Opportunities Ahead. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 42, n. 1, p. 465–487, 2011.

THITE, P. S. W.; MORRAN, L.; ROODE, J. Phoresy. **Current Biology**, 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**, v. 6, p. 74–85, 2018.

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

TYLIANAKIS, J. M.; MORRIS, R. J. Ecological Networks Across Environmental Gradients. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 48, n. 1, p.25–48, 2017.

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.

YANG, X. *et al.* Community characteristics and distribution patterns of soil fauna after vegetation restoration in the northern Loess Plateau. **Ecological Indicators**, v. 122, p. 1–11, 2021.

ZACH, P. *et al.* Mites *Trichouropoda* and *Uroobovella* spp. (Uropodoidea) phoretic on bark beetles (Scolytinae): a comparasion from a declining mountain spruce forest in Central Europe. **Journal of Acarology**, v. 42, n. 4, p. 212–217, 2016.

SEGUNDA PARTE - ARTIGOS

ASPECTOS MORFOLÓGICOS, COMPORTAMENTAIS E ECOLÓGICOS DOS ESCARABEÍNEOS HOSPEDEIROS INFLUENCIAM A INTERAÇÃO COM ÁCAROS FORÉTICOS

Taís Helena de Araujo Rodrigues¹, Leopoldo Ferreira de Oliveira Bernardi², Lívia Dorneles Audino², Júlio Louzada³

¹Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, 37200-900, Brasil

²Biodata Consultoria Ambiental, Lavras, Minas Gerais, 37200-000, Brasil,

³Departamento de Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, 37200-900, Brasil

RESUMO

Ácaros de vida livre, especialmente aqueles associados a substratos efêmeros, utilizam besouros escarabeíneos como um veículo para dispersão. Essa associação, denominada forese, beneficia os ácaros com baixa capacidade de locomoção, permitindo-lhes alcançar recursos de maior qualidade e condições mais adequadas para sua sobrevivência. Algumas espécies de besouros rola-bosta podem transportar uma gama de espécies e de indivíduos de ácaros foréticos simultaneamente. Este estudo teve como objetivo entender quais e como as características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos besouros hospedeiros afetam a interação com estes ácaros carreados. Além disso, buscou-se entender se essa relação se altera dependendo do contexto ambiental em que a interação se insere. Os resultados revelaram que o padrão geral da riqueza de ácaros associados está ligado à abundância dos besouros hospedeiros. Isso foi também observado na floresta secundária, em que o número de indivíduos dos carreadores apresentou uma influência positiva no número de espécies de foréticos. Em ambientes de floresta primária, além dos mais numerosos, besouros com maior biomassa e paracoprídeos carregavam mais ácaros. Em contrapartida, nesse sistema, besouros generalistas de floresta e noturnos estavam associados a uma menor riqueza. A abundância do hospedeiro foi também importante para explicar a intensidade da interação em florestas secundárias e pastagens. Exceto neste último, o número de indivíduos de escarabeíneos influenciou positivamente o de ácaros associados. Em se tratando do padrão geral observado, uma maior intensidade da interação foi associada a besouros paracoprídeos e telecoprídeos, noturnos, com maior quantidade de cerdas, especialistas e generalistas de floresta, bem como aqueles generalistas de habitat. A prevalência da interação besouros e ácaros foréticos, no entanto, não pôde ser explicada pelas variáveis analisadas em nenhum dos sistemas estudados. Este trabalho oferece informações sobre fatores intrínsecos dos besouros que moldam a relação com os ácaros por eles carreados. Além disso, destaca que o contexto ambiental desempenha um papel relevante nesta associação, uma vez que características dos besouros relacionadas à riqueza e intensidade da interação variaram de acordo com o

contexto ambiental. Em conjunto, essas descobertas avançam na compreensão da ecologia da interação entre os besouros escarabeíneos hospedeiros e os ácaros associados.

Palavras-chave: Características do Scarabaeinae hospedeiro. Riqueza de ácaros foréticos. Intensidade da interação. Prevalência da interação.

ABSTRACT

Free-living mites, especially those associated with ephemeral substrates, utilize dung beetles as a vehicle for dispersion. This association, referred to as phoresy, benefits mites with limited mobility by allowing them to access higher-quality resources and more suitable conditions for their survival. Some dung beetle species can transport a range of mite species and individuals simultaneously. This study aimed to understand which morphological, behavioral, and ecological characteristics of host beetles affect their interaction with these mites. Additionally, it sought to determine whether this relationship changes depending on the environmental context in which the interaction occurs. The results revealed that the overall pattern of associated mite richness is linked to the abundance of host beetles. This pattern was also observed in secondary forests, where the number of carrier beetle individuals positively influenced the number of phoretic mite species. In primary forest environments, in addition to being more numerous, beetles with higher biomass and paracoprids carried more mites. Conversely, in this system, forest generalist and nocturnal beetles were associated with lower richness. Host abundance was also important in explaining the intensity of the interaction in both primary and secondary forests, as well as in pasture. Except for the latter, the number of scarab beetles positively influenced the number of associated mites. Regarding the observed general pattern, a higher intensity of the interaction was associated with paracoprid and telecoprid beetles, nocturnal behavior, a greater number of bristles, forest specialists, generalists, as well as habitat generalists. However, the prevalence of the interaction between beetles and phoretic mites could not be explained by the analyzed variables in any of the studied systems. This work provides insights into the intrinsic factors of beetles that shape their relationship with the mites they carry. Furthermore, it highlights the role of the environmental context, as beetle characteristics related to the richness and intensity of the interaction varied depending on the environmental context. Collectively, these findings advance our understanding of the ecology of the interaction between host dung beetles and associated mites.

Key words: Characteristics of the Scarabaeinae host. Richness of phoretic mites. Intensity of the interaction. Prevalence of the interaction.

1. INTRODUÇÃO

A forese é uma interação comensal na qual o organismo forético se associa temporariamente a outro organismo, normalmente de tamanho maior, para se dispersar em busca de novos ambientes com condições e recursos adequados para sua

sobrevivência (FARISH; AXTELL, 1971). Esta estratégia de dispersão passiva é bastante utilizada por ácaros de vida livre, os quais normalmente possuem baixa mobilidade. A forese confere a estes artrópodes quelicerados benefícios similares àqueles obtidos através da dispersão ativa por espécies altamente móveis (LIU *et al.*, 2016; THITE; MORRAN; ROODE, 2016). Tais benefícios incluem a colonização de novos ambientes, a redução da competição por alimento e parceiros sexuais, além da proteção contra predadores potenciais (HOUCK, 1991; THITE; MORRAN; ROODE, 2016). Assim, a referida interação compreensivelmente compensa a limitada capacidade desses organismos de se moverem por grandes distâncias, desempenhando um papel vital na manutenção das populações destes ácaros de vida livre (ZACH *et al.*, 2016).

Diversas espécies de ácaros de vida-livre são associadas a recursos efêmeros ou dispostos em ilhas, como carcaças e fezes de vertebrados, por se alimentarem destes substratos ou de organismos a eles associados. Nestes sistemas, a forese constitui o principal mecanismo de dispersão no ambiente (PEROTTI; BRAIG, 2009). Isso porque a natureza temporal e/ou insular de tais recursos faz com que estes organismos necessitem de carreadores para rapidamente acessarem os substratos, e tão logo os deixarem quando estes apresentarem baixa qualidade (KONWERSKI *et al.*, 2017). Nestes micro-habitats transitórios, os ácaros atuam como reguladores do tamanho populacional de outros invertebrados, inclusive de larvas de moscas coprófagas de interesse médico-veterinário (AZEVEDO *et al.*, 2018; PEROTTI; MARIATEGUI; SPEICYS, 2000). Além disso, como principais componentes da fauna edáfica, realizam outras funções ecológicas essenciais para o equilíbrio dos ecossistemas (KRANTZ, 1998). Estes organismos participam da decomposição de matéria orgânica e ciclagem de nutrientes no solo, influenciando assim a disponibilidade de carbono e nitrogênio neste local e para outras formas de vida (WALTER; PROCTOR, 2013; WICKINGS; GRANDY, 2011).

Um dos principais organismos utilizados como carreadores nestes sistemas são os besouros escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeinae) (NORIEGA *et al.*, 2022). Estes besouros conhecidos popularmente como besouros rola-bosta são vistos com frequência em associação com ácaros foréticos, sendo considerado inclusive hospedeiros primários de alguns grupos, como é o caso de diversas espécies pertencentes à família Macrochelidae (NIOGRET; LUMARET; BERTRAND, 2009; BARTLOW; AGOSTA, 2021). Além de Macrochelidae, centenas de espécies de ácaros pertencentes à outras

famílias já foram observadas em associação com besouros escarabeíneos, dentre elas, Eviphididae, Histiosomatidae, Neopygmephoridae Parasitidae, Pygmephoridae, Tarsonomidae, Scutacaridae e Uropodidae (HARTINI; DWIBADRA; TAKAKU, 2009; KATLAV; HAJIQANBAR; TALEBI, 2015; KEUM *et al.*, 2016; KRANTZ, 1983; RODRIGUES; MARCHINI; CARBONARU, 2001). Estes ácaros foréticos se distribuem por diversas regiões no corpo do besouro, como inserção e extensão das pernas, abaixo e sobre os élitros, pronoto e na ligação entre o protórax e o mesotórax dos seus hospedeiros (SOBHI; HAJIQANBAR; MORTAZAVI, 2017; NORIEGA *et al.*, 2022).

Algumas espécies de besouros escarabeíneos podem hospedar simultaneamente nestas diferentes regiões corporais uma gama de espécies e de indivíduos de ácaros foréticos. Assim, entender por que algumas espécies de rola-bosta carregam uma maior riqueza de ácaros foréticos ou são mais intensamente colonizados por estes organismos é uma questão crucial para avançar a compreensão desta relação (NORIEGA *et al.* 2022). Isso porque pouco se sabe sobre quais são os fatores intrínsecos aos escarabeíneos hospedeiros que dirigem estes aspectos da interação (BAJERLEIN; PRZEWOŹNY, 2012; BAJERLEIN *et al.*, 2016). Portanto, uma questão parece ser crítica para um melhor entendimento da relação ácaros foréticos e besouros rola-bostas: quais são características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos besouros hospedeiros que facilitam a interação e/ ou otimizam a capacidade dos ácaros em encontrar habitats de melhor qualidade? (NORIEGA *et al.*, 2022; BAJERLEIN; PRZEWOŹNY, 2012).

É sabido que o tamanho corporal é um dos fatores que podem afetar a intensidade da interação entre ácaros foréticos com os organismo hospedeiros (BAJERLEIN; PRZEWOŹNY, 2012). Além disso, em analogia a relação espécie-área que já é bem documentada na literatura, espera-se que este maior tamanho corporal também se relacione positivamente com a riqueza de foréticos associados aos carreadores (DALLAS; HOLLIAN; FOSTES, 2020). No entanto, o entendimento acerca de como outros fatores morfológicos, comportamentais e ecológicos influenciam a interação, especialmente entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos, é ainda limitado (OKABE, 2013). Por exemplo, a abundância da espécie hospedeira pode explicar a variação na infestação por ácaros foréticos, pois está relacionada a taxa de encontro entre os organismos, e, conseqüentemente, ao número de interações que ocorrerá entre ácaros e besouros escarabeíneos (STOKKE *et al.*, 2018). Adicionalmente, a maneira como essas

características influenciam a dinâmica da interação entre organismos foréticos e seus hospedeiros pode apresentar variações, as quais dependem da escala e do contexto ambiental em que as espécies envolvidas estão inseridas (CARDON *et al.*, 2011; DÁTTILO *et al.*, 2020).

Dado que a interação dos ácaros foréticos com os escarabeíneos carreadores são importantes para a manutenção da diversidade e sobrevivência desses organismos, a associação entre eles pode ter importantes consequências para a manutenção destas funções que são por eles realizadas. Desta forma, compreender aspectos ecológicos dessa interação pode contribuir para a conservação da diversidade de ácaros e para o manejo sustentável dos ecossistemas naturais e antropizados terrestres. Neste contexto, este trabalho buscou entender a influência das características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos hospedeiros na riqueza, na intensidade e na prevalência da interação entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos. Verificou-se ainda se isso depende do contexto ambiental em que a comunidade está inserida. Especificamente, foi avaliado se existe uma variação nas características dos besouros que explicam o número de espécies, a abundância e proporção de besouros infestados por ácaros foréticos considerando todos os sistemas conjuntamente a fim de obter um padrão geral e as áreas de floresta primária, de floresta secundária e de pastagem individualmente. As seguintes perguntas foram respondidas: i) quais características morfológicas, ecológicas e comportamentais afetam a riqueza de ácaros associados, a intensidade e a prevalência da interação entre estes e os besouros carreadores?; ii) como estas características afetam estas variáveis respostas?; iii) as relações encontradas entre as variáveis resposta e as características mensuradas variam dependendo do contexto ambiental em que as espécies estão inseridas?.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

As coletas foram realizadas no ano de 2012 no Sul do estado da Bahia, Brasil, abrangendo os municípios de Eunápolis, Porto Seguro, Belmonte e Itagimirim. Esta região situa-se no domínio da Mata Atlântica, sendo a vegetação nativa dominante a floresta úmida de planícies (INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA, 2012). De acordo com a classificação de Köppen, o clima da região é Af, caracterizado como tropical úmido, com temperatura e precipitação média anual de

22.6°C e 1600 mm, respectivamente. A região não possui uma estação seca bem definida, uma vez que as chuvas são bem distribuídas ao longo do ano (ALVARES *et al.*, 2013).

2.2 Desenho amostral, coleta de besouros escarabeíneos e das características dos hospedeiros

As amostragens dos besouros escarabeíneos foram realizadas em cinco áreas de floresta primária, cinco áreas de floresta secundária e em cinco áreas de pastagens exóticas. Em cada uma destas áreas de amostragem, foi instalado um transecto de 300 m contendo quatro pontos amostrais distantes entre si por pelo menos 100 m. Para a coleta dos besouros escarabeíneos, em cada um destes pontos foram instaladas armadilhas do tipo *pitfall* iscadas com 25 gramas de fezes humanas. É importante ressaltar que os transectos foram instalados, sempre que possível, a pelo menos 50 m de distância da borda dos fragmentos florestais.

Os *pitfalls* permaneceram expostos no campo por 48 horas e, após este período, os escarabeíneos foram recolhidos, acondicionados em sacos plásticos e encaminhados ao laboratório para serem triados. Após a triagem, os besouros foram colocados em mantas entomológicas e secos em estufa a 60°C por uma semana. Posteriormente, os espécimes coletados foram identificados até o menor nível taxonômico possível com o auxílio do taxonomista Dr. Fernando Zagury Vaz-de-Mello da Universidade Federal de Mato Grosso. Espécies vouchers foram depositados na Coleção de Referência de Escarabeíneos Neotropicais da Universidade Federal de Lavras (Lavras, Minas Gerais, Brasil) e no setor de Entomologia da Coleção Zoológica do Instituto de Biociências da Universidade Federal de Mato Grosso (Cuiabá, Mato Grosso, Brasil).

A fim de se avaliar o efeito das características dos escarabeíneos hospedeiros na riqueza, na intensidade da associação e na prevalência da interação, foram mensuradas características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos besouros. As características morfológicas medidas foram biomassa e quantidade de cerdas, esta última obtida como uma medida categórica. Em se tratando das características comportamentais, os escarabeíneos foram classificados quanto as estratégias de alocação de recursos em paracoprídeos, telecoprídeos e endocoprídeos (HALFFTER; MATTHEWS, 1966). Os atributos ecológicos que foram medidos englobam a abundância das espécies, preferência alimentar (chamada a partir daqui de dieta), a especificidade de habitat e o período de

atividade. Estas características foram selecionadas por estarem relacionada a probabilidade de encontro entre as espécies de besouros hospedeiros e os ácaros associados, além da permanência dos foréticos no corpo dos carreadores enquanto durar a interação (BAJERLEIN *et al.*, 2016; DALLAS; HOLLIAN; FOSTES, 2020). Para mais informações de como as características dos besouros foram obtidas, consultar material suplementar.

2.3 Coleta dos ácaros foréticos

Para a realização da coleta dos ácaros foréticos, foram amostrados trinta por cento do total de indivíduos de cada espécie de besouro escarabeíneo coletada por armadilha instalada. No total, isso correspondeu a 1964 indivíduos de besouros distribuídos em 32 espécies. Não existem pesquisas que demonstrem a suficiência amostral necessária para cobrir de forma satisfatória a diversidade de ácaros foréticos associados à besouros escarabeíneos. Sendo assim, este valor foi baseado na experiência da pesquisadora em trabalhos envolvendo a referida interação, porém que ainda não foram publicados e consulta a especialista. Além disso, foram construídas curvas de rarefação relacionando as espécies de ácaros amostrados e os besouros escarabeíneos que foram devidamente inspecionados considerando todos os sistemas conjuntamente e cada um deles individualmente para averiguação da suficiência amostral (Material Suplementar, Figura S1).

Os indivíduos de besouros escarabeíneos amostrados foram cuidadosamente inspecionados usando um estereomicroscópio modelo Olympus SZ51 a fim de se rastrear os ácaros foréticos associados. Primeiramente, inspecionou-se a superfície corporal externa dos besouros e todos os ácaros associados às diferentes regiões corporais dos hospedeiros foram coletados. Em seguida, cada espécime de besouro foi dissecado para que regiões corporais de difícil acesso, como região occipital e inserção das pernas, fossem examinadas e os ácaros associados removidos. A remoção dos ácaros foréticos foi realizada utilizando pincéis, pinças e agulhas.

Os ácaros amostrados foram armazenados em tubos plásticos contendo álcool 80% para posterior triagem. Após triados e contabilizados, os ácaros foréticos foram montados em lâminas contendo meio *Hoyer*. Quando necessário, os espécimes de ácaros foram previamente clarificados em ácido láctico 85% por dois dias. As lâminas montadas

foram então levadas à estufa para secagem a 45°C por um período de duas semanas. Em seguida, os espécimes montados foram identificados até o menor nível taxonômico possível com o auxílio do especialista Dr. Leopoldo Ferreira de Oliveira Bernardi.

2.4 Análises estatísticas

Para avaliar quais e como as características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos besouros escarabeíneos na associação com ácaros foréticos, primeiramente calculou-se a riqueza, a intensidade e a prevalência da interação entre estes organismos. A riqueza de ácaros foréticos associados foi obtida contabilizando-se o número de espécies destes quelicerados encontrado em cada espécie de besouro por amostra. A intensidade da associação forética foi obtida dividindo-se o número total de ácaros pelo número de indivíduos de determinada espécie de besouro coletada, obtendo-se assim a abundância média de ácaros associados ao besouro hospedeiro por amostra. Por fim, a prevalência da interação foi calculada dividindo-se o número de indivíduos de besouros em que foram encontrados pelo menos um espécime de ácaro associado pelo número total de escarabeíneos da respectiva espécie que foram amostrados (BAJERLEIN *et al.*, 2016).

Para avaliar a influência das características dos besouros escarabeíneos na riqueza, intensidade da associação e prevalência da interação com ácaros foréticos, foi realizada uma seleção multi-modelos baseada no critério de Akaike corrigido para pequenas amostras ($\Delta AICc$). Para isso, inicialmente foram construídos modelos globais ou completos, em que todas as variáveis explicativas, as quais consistiram nas características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos besouros hospedeiros, foram inseridas. A riqueza, a intensidade da interação e prevalência da interação foram inseridas nestes modelos globais como as variáveis respostas. Optou-se pela construção de modelos completos devido ao fato deste estudo ter um caráter exploratório, uma vez que pouco se sabe sobre quais fatores intrínsecos ao hospedeiro explicam a associação destes com ácaros foréticos (BAJERLEIN *et al.*, 2016; NORIEGA *et al.*, 2022). Sendo assim, para evitar que variáveis importantes fossem excluídas do modelo, considerou-se todas as relações possíveis entre as variáveis respostas e as explicativas, exceto a interação entre elas (TREDENNICK *et al.*, 2021). As análises acima, bem como as subsequentes, foram feitas considerando os sistemas conjuntamente para se obter um padrão geral e

individualmente (floresta primária, floresta secundária e pastagem) para verificar se existem variações nos resultados dependendo do contexto ambiental.

Em seguida, foram testados diferentes tipos e estruturas dos modelos, incluindo modelos lineares generalizados (GLM) e modelos mistos lineares generalizados (GLMM) com diferentes efeitos aleatórios. Os efeitos aleatórios considerados nos GLMM's foram: a) espécie de besouro escarabeíneo; b) ponto amostral; c) área de coleta e d) combinação desses fatores. A melhor estrutura do modelo foi selecionada baseada no AICc, sendo considerado como o mais ajustado aquele que apresentou o menor valor do critério. Exceto na avaliação do efeito das variáveis explicativas na riqueza de espécies de ácaros nas pastagens, para todas as demais análises ajustou-se um GLMM utilizando a distribuição de erros de Poisson para a variável resposta riqueza, Gamma para a intensidade da infestação e binomial para a prevalência da interação utilizando o pacote “glmmTMB” (BROOKS *et al.*, 2017). Em se tratando da exceção, foi construído um modelo linear generalizado (GLM) com erros Poisson. Após a seleção do modelo global com a melhor estrutura, verificou-se se estes atendiam os pressupostos necessários em relação ao ajuste dos resíduos utilizando o pacote “DHARma” (HARTIG, 2022).

Os modelos globais para riqueza, intensidade da associação e prevalência da interação entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos foram então submetidos a seleção de modelos utilizando a função “dredge” do pacote MuMIn (BARTON, 2023). Partindo do pressuposto que modelos com $\Delta AICc < 2$ eram equivalentes em termos de ajuste e parcimônia, optou-se por realizar uma seleção multi-modelos (ZUUR *et al.*, 2009). Sendo assim, todos os modelos dentro deste critério foram selecionados e em seguida foi obtido o efeito médio das variáveis explicativas selecionadas nestes modelos sobre as variáveis respostas. Este procedimento foi realizado usando a função “model.avg” do referido pacote (BARTON, 2023) (Tabela S2; Tabela S3; Tabela S4). Estas e as demais análises deste trabalho foram realizadas no software R (R CORE TEAM, 2023).

3. RESULTADOS

O padrão geral do número de espécies de ácaros foréticos associados aos besouros escarabeíneos foi explicado somente pela abundância do hospedeiro ($p < 0.001$). O mesmo ocorreu nas florestas secundárias (FS), sendo o efeito desta variável positivo na

riqueza dos ácaros associados tanto em FS, quanto considerando todos os sistemas conjuntamente (Figura 1a, c; Tabela S5). Em se tratando da floresta primária, além da abundância, a biomassa do hospedeiro e a estratégia de alocação de recursos paracoprídea foram associadas a mais altas riquezas de espécies. Já a atividade noturna e a categoria generalista de florestas influenciaram o número de espécies de ácaros associados aos carreadores de forma negativa (Figura 1b; Tabela S5). Em áreas de pastagens, nenhuma das características dos hospedeiros avaliadas afetaram a riqueza de ácaros a eles associados (Figura 1d; Tabela S5).

A intensidade da interação considerando o padrão geral foi influenciada significativamente por diversas características do hospedeiro. Especificamente, uma maior intensidade da interação foi associada a besouros com maior biomassa, a paracoprídeos e telecoprídeos, a atividade noturna, a maior quantidade de cerdas, bem como a especialistas e generalistas de florestas e generalistas de habitat (Figura 2a; Tabela S6). No caso das florestas primárias, apenas a biomassa foi positivamente associada a elevadas intensidades da interação. A atividade noturna, por sua vez, teve um efeito negativo neste sistema (Figura 2b; Tabela S6). Em se tratando das florestas secundárias, maiores intensidades da interação foram associadas à besouros com estratégia de alocação telecoprídea, atividade noturna e generalista em termos de dieta (Figura 2c; Tabela S6). Nas pastagens, somente a abundância das espécies hospedeiras influenciou a intensidade da interação dos ácaros com os besouros carreadores. Neste caso, de maneira contraintuitiva, o número de indivíduos de carreadores influenciou negativamente a abundância média de ácaros associados (Figura 2d; Tabela S6).

Nenhuma das variáveis analisadas relacionadas às características dos hospedeiros explicaram a variação na prevalência de besouros carreando ácaros foréticos ao se observar o padrão geral da interação. O mesmo resultado foi obtido ao se calcular o efeito médio das variáveis morfológicas, comportamentais e ecológicas selecionadas nos melhores modelos para cada um dos sistemas individualmente. Sendo assim, a variação na proporção de besouros escarabeíneos carreando ácaros não foi explicada pelo tamanho e quantidade de cerdas no corpo do hospedeiro, pela estratégia de alocação de recursos, pela dieta, período de atividade, especificidade de habitat, tampouco pela abundância do

hospedeiro em nenhum dos casos avaliados ($p > 0.05$) (Figura 3; Tabela S7).

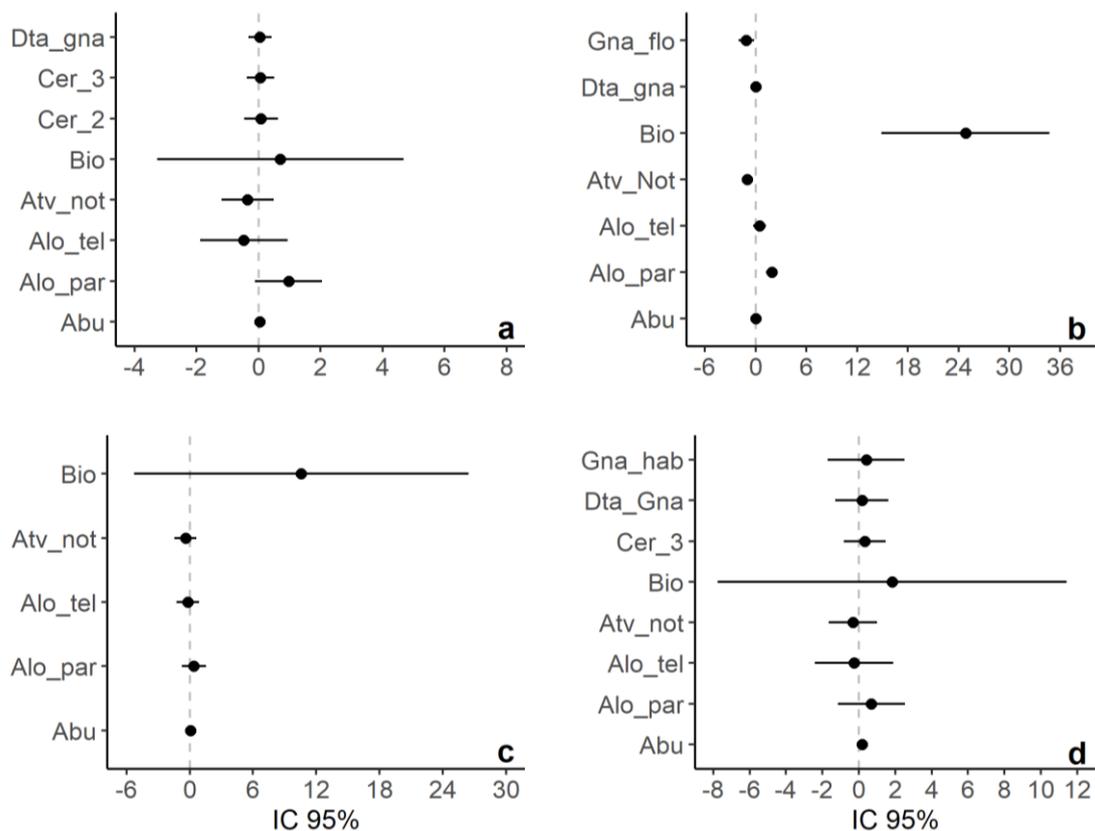


Figura 1: Efeito médio e respectivos intervalos de 95% de confiança (IC 95%) das variáveis obtido através da inferência multi-modelo, modelando a associação das características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos besouros escarabeíneos hospedeiros com a riqueza de ácaros foréticos considerando o padrão geral (a), as florestas primárias (b), as florestas secundárias (c) e as pastagens (d). Abu: abundância de escarabeíneos; Alo_par: estratégia de alocação de recursos paracoprídea; Alo_tel: estratégia de alocação de recursos telecoprídea; Atv_not: período de atividade noturno; Bio: biomassa; Cer_2: quantidade de cerdas intermediárias; Cer_3: maior quantidade de cerdas; Dta_gna: dieta generalista; Gna_flo: generalista de floresta; Gna_hab: generalista de habitat.

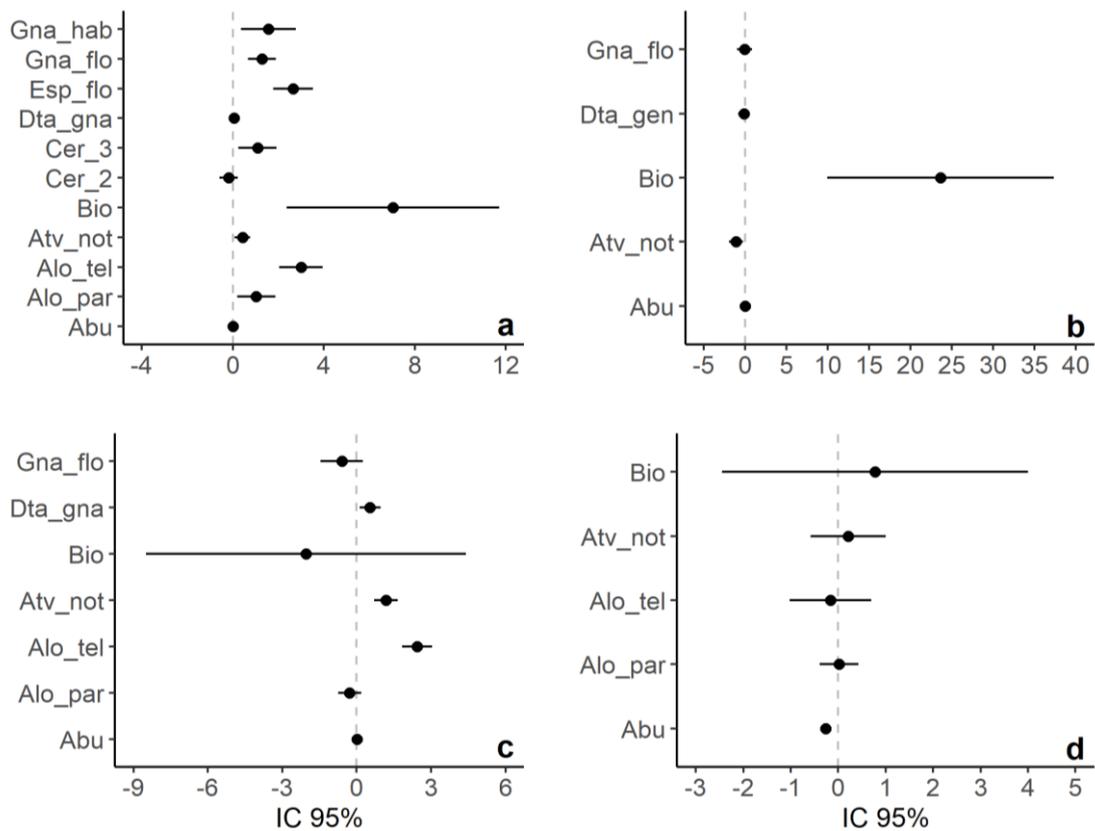


Figura 2: Efeito médio e respectivos intervalos de 95% de confiança (IC 95%) das variáveis obtido através da inferência multi-modelo, modelando a associação das características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos besouros escarabeíneos hospedeiros com a intensidade da associação entre estes e ácaros foréticos considerando o padrão geral (a), as florestas primárias (b), as florestas secundárias (c) e as pastagens (d). Abu: abundância de escarabeíneos; Alo_par: estratégia de alocação de recursos paracoprídea; Alo_tel: estratégia de alocação de recursos telecoprídea; Atv_not: período de atividade noturno; Bio: biomassa; Cer_2: quantidade de cerdas intermediárias; Cer_3: maior quantidade de cerdas; Dta_gna: dieta generalista; Esp_flo: especialista de floresta; Gna_flo: generalista de floresta; Gna_hab: generalista de habitat.

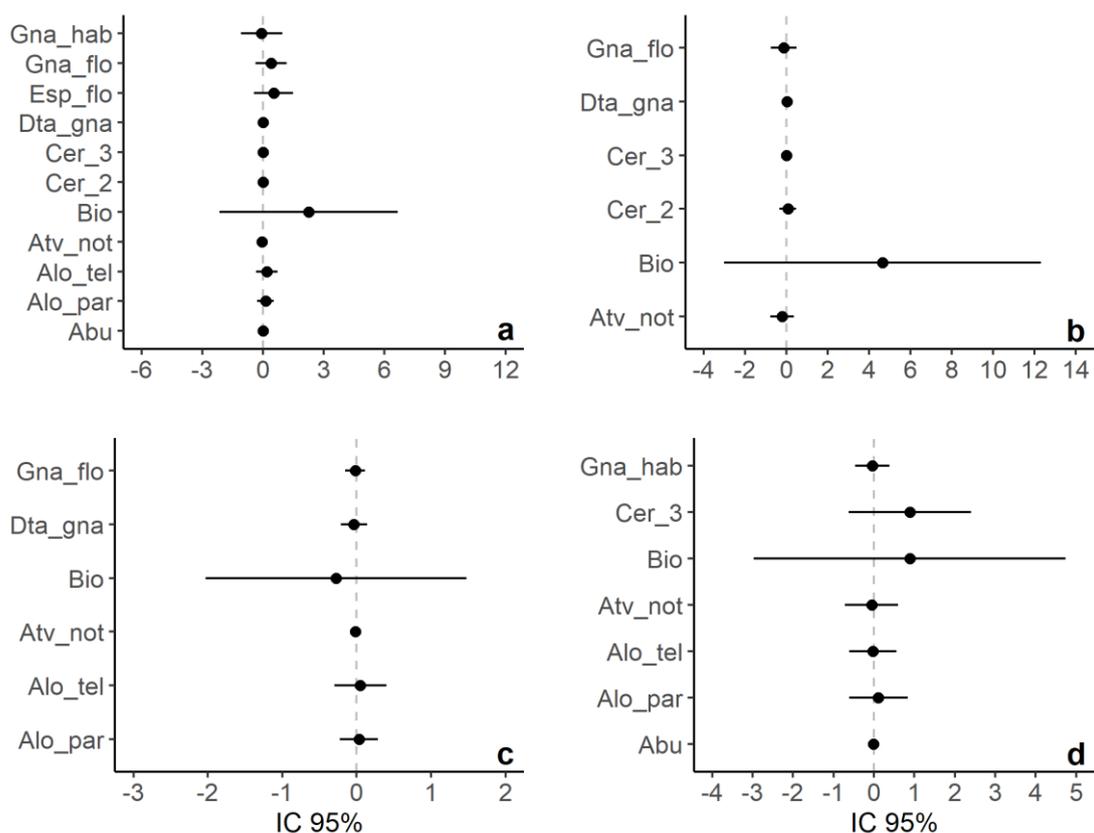


Figura 3: Efeito médio e respectivos intervalos de 95% de confiança (IC 95%) das variáveis obtido através da inferência multi-modelo, modelando a associação das características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos besouros escarabeíneos hospedeiros com a prevalência da associação entre estes e ácaros foréticos considerando o padrão geral (a), as florestas primárias (b), as florestas secundárias (c) e as pastagens (d). Abu: abundância de escarabeíneos; Alo_par: estratégia de alocação de recursos paracoprídea; Alo_tel: estratégia de alocação de recursos telecoprídea; Atv_not: período de atividade noturno; Bio: biomassa; Cer_2: quantidade de cerdas intermediárias; Cer_3: maior quantidade de cerdas; Dta_gna: dieta generalista; Esp_flo: especialista de floresta; Gna_flo: generalista de floresta; Gna_hab: generalista de habitat.

4. DISCUSSÃO

Este é o primeiro estudo que avalia simultaneamente como diversas características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos escarabeíneos hospedeiros afetam a interação entre estes e ácaros foréticos associados. Os resultados obtidos demonstraram que estas características explicaram a riqueza de ácaros foréticos e a intensidade da associação, mas não sua prevalência. Os fatores, bem como o modo como eles influenciaram a associação hospedeiro-foréticos variaram considerando o padrão geral e os sistemas avaliados individualmente. Isso demonstra que a distribuição dos organismos carregados pode estar relacionada não somente a fatores intrínsecos ao carreador, mas também extrínsecos, como o contexto ambiental em que estes estão inseridos (CARDON

et al., 2011). Com isso, diferenças fenotípicas podem ser suplantadas pelos filtros ambientais, que por si só podem afetar a interação no caso de espécies hospedeiras que compartilham o mesmo habitat (CARDON *et al.*, 2011; DALLAS; HOLIAN; FOSTER, 2020).

A riqueza de espécies de ácaros foi associada a diferentes fatores levando-se em consideração o padrão geral e os diferentes sistemas individualmente. A abundância do hospedeiro foi um denominador comum entre os fatores que explicaram a riqueza de ácaros, apresentando uma relação positiva com o número de espécies de foréticos associados aos escarabeíneos, com exceção das pastagens. Esta relação positiva entre o número de indivíduos do hospedeiro e a riqueza de organismos que são hospedados é bem documentada na literatura para interações parasíticas envolvendo diversos táxons (ver meta-análise Kamiya *et al.*, 2014). Em se tratando especificamente de associações foréticas, Campbell, Klopen e Crist (2012) ao estudar a diversidade de ácaros associados a formigas, encontraram resultados semelhantes. Os resultados encontrados podem ser explicados pela relação entre a abundância do organismo hospedeiro e a taxa de encontro entre eles e as espécies que são potencialmente carregadas (DALLAS; HOLIAN; FOSTER, 2020; THITE; MORRAN; ROODE, 2016). Uma maior disponibilidade de besouros escarabeíneos pode implicar em uma maior probabilidade de encontro, impulsionando assim a interação destes com uma maior diversidade de organismos foréticos, sobretudo ácaros generalistas ou eurixenos (NORIEGA *et al.*, 2022). Estes ácaros generalistas se associam a hospedeiros não específicos que compartilham o mesmo nicho ecológico, interagindo normalmente com espécies que apresentam maior densidade populacional (NIOGRET; LUMARET; BERTRAND, 2009; BARTLOW; AGOSTA, 2021).

Apesar de ser plausível a explicação de que o efeito do tamanho populacional dos carregadores na riqueza de foréticas decorre da maior probabilidade de encontro, é importante se discutir o papel do viés amostral nestes achados. Espécies mais abundantes na comunidade podem ser mais facilmente detectadas, bem como suas associações (CARLSON *et al.*, 2020). Diante disso, técnicas e estudos que consigam separar os efeitos reais da abundância do hospedeiro na diversidade de foréticos daqueles efeitos da amostragem são necessários para se entender de forma clara a relação entre estas variáveis.

Em áreas de floresta primária, outras características do hospedeiro foram também importantes para explicar a riqueza de foréticos associados. A biomassa apresentou uma relação positiva com o número de espécies de ácaros carreados, sendo esta relação bastante intuitiva e corroborada por diversos estudos (CAMPBELL; KLOMPEN; CRIST, 2012; KAMIYA *et al.*, 2013). Uma maior biomassa é um indicativo de maior tamanho corporal e, conseqüentemente, de maior disponibilidade espacial para os organismos foréticos colonizarem o besouro hospedeiro (DÁTTILO *et al.*, 2020). Essa maior disponibilidade espacial, por sua vez, pode indicar ainda uma maior disponibilidade de micro-habitats e sítios de ligação para diferentes espécies de foréticos se associarem (BAJERLEIN; PRZEWOŹNY, 2012). Além disso, a área corporal pode ser um fator limitante para a associação entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos. Isso porque pode existir um limite inferior para o tamanho corporal dos besouros que inviabiliza a colonização por determinadas espécies de ácaros foréticos devido a uma incompatibilidade entre estes e o tamanho do hospedeiro (BAJERLEIN; PRZEWOŹNY, 2012; SKELTON *et al.*, 2016). A menor espécie de besouro hospedeiro coletada neste trabalho foi *Uroxys* sp., um besouro de aproximadamente 0.001 gramas, o qual foi dominante em pastagens. Esta espécie de escarabeíneos não foi associada a nenhuma espécie de ácaro forético, corroborando esta hipótese.

Um outro fator que possivelmente explica a relação biomassa-riqueza de ácaros encontrada está associada ao fato de que espécies menores de hospedeiros podem ser extremamente afetadas pelo número de espécies e carga forética carreada a ponto do seu movimento ser comprometido e o objetivo da forese não ser alcançado (BAJERLEIN; PRZEWOŹNY, 2012; BENTON; BOWLER, 2012; WALTER; PROCTOR, 2013). Em contrapartida, espécies de grande tamanho corporal, além de suportar uma maior carga forética sem ter a locomoção comprometida, podem ser melhores dispersores por possuírem maior área de vida e serem capazes de percorrer maiores distâncias (BOWLER; BENTON, 2005; KISDI; UTZ; GYLLENBERG, 2012). Com isso, a colonização de hospedeiros maiores pode favorecer o sucesso da dispersão dos simbioss, e, conseqüentemente, promover a redução da competição por recursos como alimento e parceiros sexuais, acesso a condições mais favoráveis para sobrevivência e escape de predadores para as espécies foréticas (BOWLER; BENTON, 2005). A biomassa dos hospedeiros foi também positivamente associada a intensidade da interação

considerando todos os sistemas conjuntamente e em florestas primárias. Os fatores que explicam essa relação são provavelmente os mesmos que explicam a maior riqueza de espécies de ácaros associados (DÁTTILO *et al.*, 2020). A combinação dos fatores supracitados faz com que tais hospedeiros sejam mais acessíveis a aquisição de foréticos, favorece a permanência e aumenta as chances de sucesso da dispersão passiva dos organismos carreados, justificando assim a maior diversidade de ácaros associados aos besouros hospedeiros em ambientes de floresta primária e maior intensidade da interação neste sistema considerando o padrão geral (BOWLER; BENTON, 2005; DÁTTILO *et al.*, 2020; KISDI; UTZ; GYLLENBERG, 2012).

Além de hospedeiros com maior abundância e tamanho corporal, espécies de escarabeíneos paracoprídeos foram associados a uma maior riqueza de ácaros foréticos carreados em florestas primárias. Besouros que utilizam a estratégia paracoprídea para alocar seus recursos são caracterizados por escavar túneis e enterrar porções de fezes próximo ou logo abaixo do montante de excrementos (HALFFTER; MATTHEWS, 1966). Sendo assim, os escarabeíneos paracoprídeos podem percorrer menores distância e serem piores dispersores quando comparados a besouros telecoprídeos, os quais enterram as fezes longe da porção fonte. Estes resultados vão contra o esperado, pois essa menor capacidade dispersiva dos besouros escavadores, além de ser menos vantajosa para os organismos foréticos, pode implicar em uma menor probabilidade de o hospedeiro encontrar as espécies a serem carreadas (DÁTTILO *et al.*, 2020). Apesar deste trabalho não ter avaliado a interação entre fatores, a possível explicação para este achado é que besouros paracoprídeos foram mais abundantes no referido sistema e, por isso, mais disponíveis para diversas espécies de ácaros foréticos (NIOGRET; LUMARET; BERTRAND, 2009). Em contrapartida, besouros generalistas de floresta e noturnos foram associados a menores riquezas de ácaros associados. Esperava-se que besouros generalistas de floresta fossem associados a uma maior riqueza de foréticos, uma vez que esta característica poderia estar relacionada a uma maior probabilidade de os organismos carreados encontrarem novos habitats de melhor qualidade. Sendo assim, este achado vai contra o esperado, no entanto, os fatores e mecanismos que explicam a relação observada ainda não foram elucidados.

Assim como a riqueza de espécies de ácaros associados, a intensidade da interação foi afetada por diferentes características em se tratando do padrão geral e dos sistemas

individualmente. Para o padrão geral da intensidade da interação, além da biomassa, a estratégia de alocação de recursos, a especificidade de habitat e o período de atividade influenciaram o número médio de ácaros associados aos besouros hospedeiros. Besouros paracoprídeos e telecoprídeos foram associados a maiores intensidades da interação, tendo besouros telecoprídeos um efeito positivo maior nesta variável. Espécies hospedeiras especialistas de floresta, generalistas de floresta, generalistas de habitat e com maior quantidade de cerdas no corpo também foram relacionadas a uma maior abundância de foréticos. A possível explicação para que espécies generalistas de floresta e de habitat estejam associadas a uma maior intensidade da interação pode estar relacionada a maior capacidade de eles transitarem por diferentes tipos de habitat. Isso, por sua vez, pode maximizar a probabilidade de encontro dos hospedeiros com um maior número de indivíduos de ácaros foréticos, aumentando as chances destes serem dispersados para habitats de melhor qualidade (DÁTTILO *et al.*, 2020; THITE; MORRAN; ROODE, 2016). Esta explicação, no entanto, não pode ser totalmente aplicada a espécies de carreadores especialistas de floresta. Neste caso, o efeito positivo na abundância de ácaros foréticos pode estar relacionada ao fato de que sistemas florestais, por si só, costumam abrigar uma maior abundância de ácaros foréticos (WEHNER *et al.*, 2021).

Em relação a quantidade de cerdas, os resultados encontrados considerando conjuntamente todos os sistemas avaliados diferem de Barjeleïn e colaboradores (2016), os quais observaram uma relação negativa entre a densidade de cerdas e a intensidade da associação entre besouros hospedeiros e ácaros foréticos. Estes autores trabalharam especificamente com ácaros da família Uropodidae, que se associam aos carreadores utilizando um pedicelo anal, os quais necessitam de um maior espaço disponível para sua ligação. No entanto, no presente estudo, foram consideradas diversas espécies de ácaros foréticos, que se ligavam ao hospedeiro por diferentes mecanismos de fixação. Neste caso, uma quantidade de cerdas elevada pode ter favorecido a ligação de um maior número de indivíduos de ácaros de diversas espécies (THITE; MORRAN; ROODE, 2016).

Ainda, levando-se em consideração todos os sistemas conjuntamente e as florestas secundárias, hospedeiros noturnos tiveram um efeito positivo na intensidade da interação. No entanto, quando se considerou somente as florestas primárias, esta relação se tornou

negativa, tendo besouros noturnos uma menor abundância média de ácaros associados. Este padrão encontrado pode estar relacionado a uma possível interação do período de atividade noturno com outros fatores intrínsecos ao hospedeiro, como abundância do hospedeiro, que podem afetar conjuntamente a associação (NORIEGA *et al.*, 2022; SILVA, HERNÁNDEZ; 2015).

Nenhuma das características morfológicas, comportamentais e ecológicas afetou a prevalência de ácaros associados aos escarabeíneos hospedeiros em nenhum dos sistemas avaliados. Uma possível explicação para tal resultado é que outros fatores intrínsecos aos organismos carreadores e que não foram avaliados neste estudo é que são responsáveis por explicar proporção de escarabeíneos temporariamente colonizados por ácaros foréticos (NORIEGA *et al.*, 2022). Ainda, a prevalência da interação entre estes organismos foréticos e os besouros hospedeiros pode ter sido também afetada por fatores ambientais, pela área geográfica e outros mecanismos que não foram analisados neste estudo (CARDON *et al.*, 2011; GARCIA-LONGORIA *et al.*, 2019). Sendo assim, mais trabalhos são necessários para entender os fatores e mecanismos que influenciam a prevalência da interação entre estes organismos.

5. CONCLUSÃO

Este estudo trouxe avanços no conhecimento da ecologia das interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos ao apontar fatores inerentes ao hospedeiro que influenciam a associação entre estes organismos e ao indicar que isso varia de acordo com o contexto ambiental. Os resultados mostraram que as características avaliadas influenciaram a riqueza e a intensidade da associação, mas não a prevalência. Em alguns casos, os mecanismos que explicaram essas relações não ficaram muito claros e alguns questionamentos ainda permanecem em aberto. Por exemplo, na referida pesquisa não foi avaliado o efeito da interação entre os fatores morfológicos, comportamentais e ecológicos dos escarabeíneos hospedeiros na associação com os ácaros foréticos (NORIEGA *et al.*, 2022). No entanto, dada a escassez de trabalhos envolvendo a temática, os achados deste trabalho são de extrema relevância e podem servir de norte para guiar novas pesquisas que busquem elucidar aspectos ecológicos e biológicos da interação entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos hospedeiros.

REFERÊNCIAS

- ALVARES, C. A. *et al.* Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.
- AZEVEDO, L. H. *et al.* Potential of *Macrocheles* species (Acari: Mesostigmata: Macrochelidae) as control agents of harmful flies (Diptera) and biology of *Macrocheles embersoni* Azevedo, Castilho and Berto on *Stomoxys calcitrans* (L.) and *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae). **Biological Control**, v. 123, p. 1–8, 2018.
- BAJERLEIN, D. *et al.* To attach or not to attach? The effect of carrier surface morphology and topography on attachment of phoretic deutonymphs of *Uropoda orbicularis* (Acari). **The Science of Nature**, v. 103, p. 1–17, 2016.
- BAJERLEIN, D.; PRZEWOŹNY, M. When a beetle is too small to carry phoretic mites? A case of hydrophilid beetles (Coleoptera: Hydrophilidae) and *Uropoda orbicularis* (Acari: Mesostigmata). **Canadian Journal of Zoology**, v. 90, n. 3, p. 368–375, 2012.
- BARTLOW, A. W.; AGOSTA, S. J. Phoresy in animals: review and synthesis of a common but understudied mode of dispersal. **Biological Reviews**, v. 96, n. 1, p. 223–246, 2021.
- BARTON, K. MuMIn: Multi-Model Inference_. R package version 1.47.5. Software. 2023. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>>. Acesso em: 01 mar. 2023.
- BENTON, T. G; BOWLER, D. E. Dispersal in invertebrates: Influences on individual decisions. In: CLOBERT, M. B.; BENTON, T. G; BULLOCK, J. M. **Dispersal Ecology and Evolution**. Oxford: Oxford University Press, 2012, p. 41–49.
- BROOKS, M. E. *et al.* glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. **The R Journal**, v. 9, n. 2, p. 378–400, 2017.
- CARDON, M. *et al.* Host characteristics and environmental factors differentially drive the burden and pathogenicity of an ectoparasite: a multilevel causal analysis. **Journal of Animal Ecology**, v. 80, n. 3, p. 657–667, 2011.
- CARLSON, C. J. *et al.* What would it take to describe the global diversity of parasites?. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 287, n. 1939, p. 1–12, 2020.
- DALLAS, T.; HOLIAN, L. A.; FOSTER, G. What determines parasite species richness across host species?. **Journal of Animal Ecology**, v. 89, n. 8, p. 1750–1753, 2020.
- DÁTTILO, W. *et al.* Species-level drivers of mammalian ectoparasite faunas. **Journal of Animal Ecology**, v. 89, n. 8, p. 1754–1765, 2020.
- FARISH, D. J.; AXTELL, R. C. Phoresy redefined and examined in *Macrocheles*

muscaedomesticae (Acarina: Macrochelidae). **Acarologia**, v. 13, n. 1, p. 16–29, 1971.

GARCIA-LONGORIA, L. *et al.* Host-parasite interaction explains variation in the prevalence of avian haemosporidians at the community level. **PLoS One**, v. 14, n. 3, p. 1–17, 2019.

HALFFTER, G.; MATTHEWS, E. G. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae. **Folia Entomológica Mexicana**, v. 12, n. 14, p. 1–302, 1966.

HARTIG, F. DHARMA: Residual diagnostics for hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.6. Software. 2022. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>>. Acesso em: 20 mar. 2023.

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**, v. 12, n. 4, p. 416–426, 2009.

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

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. Manual técnico da vegetação brasileira. Produção da Pecuária Municipal. [S.l.: s.n.], 2012.

KAMIYA, T. *et al.* What determines species richness of parasitic organisms? A meta-analysis across animal, plant and fungal hosts. **Biological Reviews**, v. 89, n. 1, p. 123–134, 2014.

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**, v. 3919, n. 1, p. 100–110, 2015.

KRANTZ, G. W. Mites as biological control agents of dung-breeding flies, with special reference to the Macrochelidae. **Biological control of pests by mites**, v. 91, p. 3304, 1983.

KRANTZ, G. W. Reflections on the biology, morphology and ecology of the Macrochelidae. **Experimental & Applied Acarology**, v. 22, n. 3, p. 125–137, 1998.

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**, v. 19, p. 353–357, 2016.

KISDI, E.; UTZ, M.; GYLLENBERG, M. Evolution of condition-dependent dispersal. In: CLOBERT, M. B.; BENTON, T. G.; BULLOCK, J. M. **Dispersal Ecology and Evolution**. Oxford: Oxford University Press, p. 139–151, 2012.

KONWERSKI, S. *et al.* Repeatability of the phoretic relationships between mites of the genus *Trichouropoda* Berlese (Parasitiformes: Uropodina) and longhorn beetles of the

genus *Tetropium* Kirby (Coleoptera: Cerambycidae) in Białowieża Primeval Forest, Central Europe. **International Journal of Acarology**, v. 43, n. 8, p. 612–621, 2017.

LIU, S. *et al.* Seasonal phoresy as an overwintering strategy of a phytophagous mite. **Nature**, London, v. 6, p. 1–8, 2016.

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.

NORIEGA, J. A. *et al.* Beyond phoresy: symbioses between dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) and mites (Acari). **Entomologia Generalis**, v. 42, n. 4, p. 499–513, 2022.

OKABE, K. Ecological characteristics of insects that affect symbiotic relationships with mites. **Entomological Science**, v. 16, p. 1–16, 2013.

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

PEROTTI, M. 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**, v. 59, p. 201–204, 2000.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2023. Disponível em: <<http://www.R-project.org>>. Acesso em: 05 jan. 2023.

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*, v. 30, n. 3, p. 387–390, 2001.

SILVA, P. G.; HERNÁNDEZ, M. I. M. Spatial patterns of movement of dung beetle species in a tropical forest suggest a new trap spacing for dung beetle biodiversity studies. **PloS One**, v. 10, n. 5, p. 1–18, 2015.

SKELTON, J. *et al.* The rules for symbiont community assembly change along a mutualism–parasitism continuum. **Journal of Animal Ecology**, v. 85, n. 3, p. 843–853, 2016.

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**, v. 4276, n. 3, p. 427–434, 2017.

STOKKE, B. G. *et al.* Characteristics determining host suitability for a generalist parasite. **Scientific reports**, v. 8, n. 1, p. 1–10, 2018.

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

TREDENNICK, A. T. *et al.* A practical guide to selecting models for exploration, inference, and prediction in ecology. **Ecology**, v. 102, n. 6, p.1–16, 2021.

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

WEHNER, K. *et al.* How land-use intensity affects sexual and parthenogenetic oribatid mites in temperate forests and grasslands in Germany. **Experimental and Applied Acarology**, v. 83, p. 343–373, 2021.

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

ZACH, P. *et al.* Mites *Trichouropoda* and *Uroobovella* spp. (Uropodoidea) phoretic on bark beetles (Scolytinae): a comparison from a declining mountain spruce forest in Central Europe. **International Journal of Acarology**, v. 42, n. 4, p. 212–217, 2016.

ZUUR, A. F. *et al.* **Mixed effects models and extensions in ecology with R**. New York: springer, 2009.

MATERIAL SUPLEMENTAR

1. Suficiência amostral

Para avaliar se o número de besouros amostrados foi adequado para cobrir a real riqueza de espécies de ácaros existentes nas áreas amostradas, foram construídas curvas de acumulação de espécies considerando todos os sistemas conjuntamente e cada um deles individualmente (floresta primária, floresta secundária, pastagem). Além disso, a fim de se obter a riqueza esperada, foi calculado o número de espécies estimado utilizando o estimador não paramétrico Chao 2 (MAGURRAN, 2013). Analogamente a curva de acumulação tradicional, cada espécie de besouro foi considerada uma unidade amostral. Desta forma, foram construídas matrizes nas quais as espécies de besouros foram inseridas nas linhas e as espécies de ácaros, inseridas nas colunas. As entradas das matrizes foram constituídas pelas abundâncias das espécies de ácaros encontradas em cada espécie de escarabeíneo hospedeiro. A curva de acumulação de espécies utilizada foi baseada em indivíduos, relacionando especificamente o número de espécies de ácaros coletadas e o número de indivíduos de ácaros amostrados na comunidade (GOTELLI; COLWELL, 2011). Estas análises foram realizadas utilizando o pacote “vegan” no software R (OKSANEN *et al.* 2022, R CORE TEAM 2023).

De acordo com a curva de acumulação de espécies, o esforço amostral considerando todos os sistemas e analisando cada um deles individualmente foi inferior ao esperado. As estimativas de riqueza obtidas utilizando o índice Chao 2 corroboraram os resultados obtidos com as curvas de acumulação para todos os sistemas estudados. De acordo com tais estimativas, cerca de 69% da riqueza total de espécies foi coletada amostrando 30% dos besouros escarabeíneos considerando todos os sistemas conjuntamente. Em se tratando especificamente da floresta primária, a cobertura amostral atingiu 70% do número de espécies esperado para as áreas desse sistema. Tanto em áreas de floresta secundária, quanto e de pastagem, a cobertura amostral foi inferior a 50% (Figura S1).

É importante ressaltar que, em se tratando dos trópicos, e principalmente de organismos invertebrados como os ácaros, é comum que se encontre uma baixa cobertura amostral e que as curvas de acumulação não atinjam a assíntota (BURNER *et al.*, 2021; CASTRO *et al.*, 2021). Diversos estudos envolvendo invertebrados, ainda que realizem

extensas amostragens em nível espacial e temporal, falharam em atingir a cobertura desejada. Isso ocorre normalmente devido à alta diversidade deste táxon e presença de muitas espécies raras (BURNER *et al.*, 2021; CODDINGTON *et al.*, 2009; SANTOS; ALMEIDA; FERNANDES, 2021).

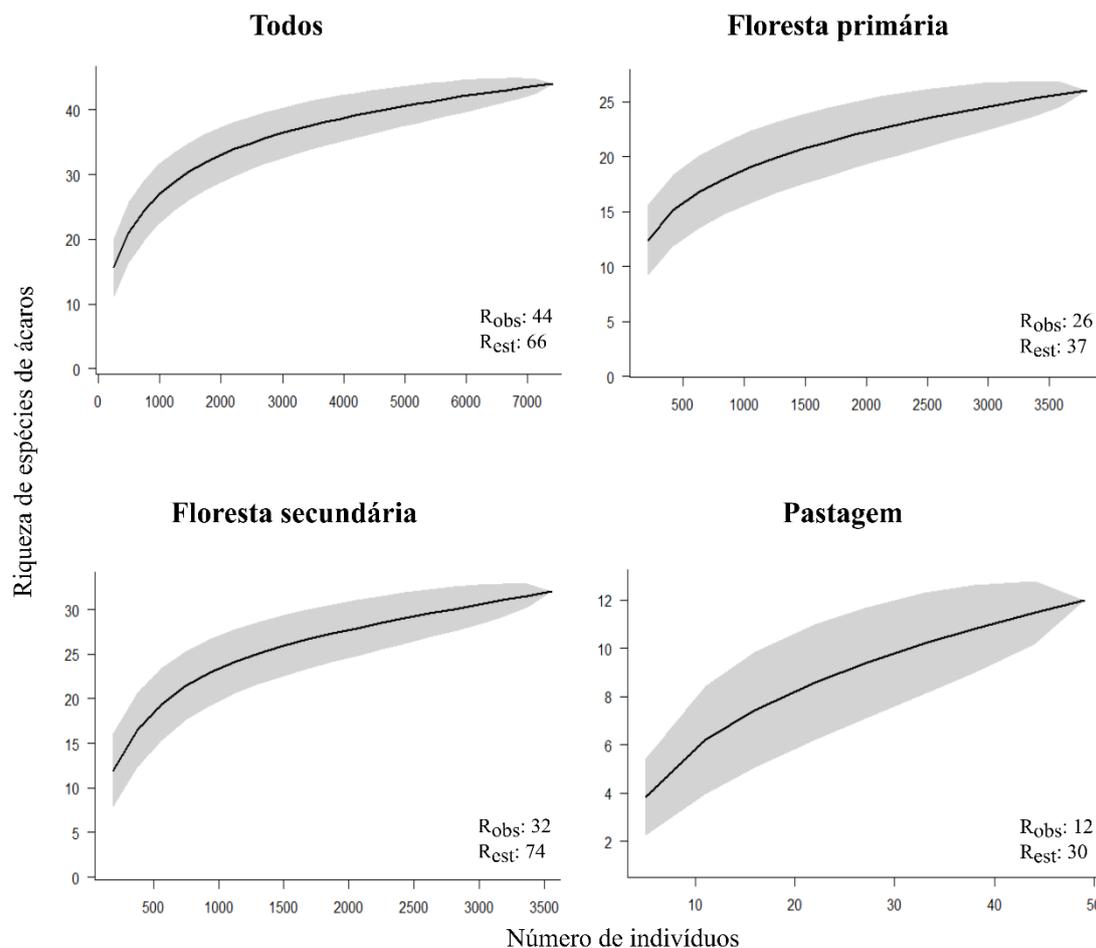


Figura S1: Curva de acumulação de espécies de ácaros foréticos de escarabeíneos (eixo y) em função do número de indivíduos coletados (eixo x) considerando conjuntamente todos os sistemas (Todos) e cada sistema individualmente (Floresta primária, Floresta secundária e Pastagem). Nenhuma das curvas atingiu a assíntota, indicando que o número de espécies de ácaros associados aos escarabeíneos amostrado foi menor do que esperado para as comunidades analisadas. Robs: número de espécies de ácaros observado; Rest: número de espécies de ácaros estimado utilizando o estimador não paramétrico Chao2.

2. Coleta das características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos besouros escarabeíneos

Para explicar a riqueza, a intensidade da associação e a prevalência de ácaros associados a besouros escarabeíneos, foram coletadas características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos hospedeiros. As características morfológicas analisadas foram tamanho corporal, representado pela biomassa da espécie hospedeira e a quantidade de cerdas, esta medida de forma categórica. A característica comportamental avaliada foi representada pela estratégia de alocação de recursos. Por fim, as características ecológicas medidas foram especificidade de habitat, período de atividade, abundância da espécie hospedeira e dieta (Tabela S1).

Para avaliar a influência do tamanho corporal dos besouros escarabeíneos na riqueza de ácaros foréticos, bem como na intensidade e prevalência da interação, foram selecionados aleatoriamente 30 indivíduos de cada espécie de besouro coletada. Estes indivíduos foram secos em estufa durante uma semana a uma temperatura de 60°C e, posteriormente, pesados em uma balança com 0.0001 g de precisão. Quando o número de indivíduos foi inferior a 30 para uma determinada espécie, todos os espécimes foram pesados. A biomassa da espécie foi representada pela biomassa média dos indivíduos amostrados.

Para estimar a densidade de cerdas, os besouros foram observados e categorizados em três níveis de acordo com a quantidade e o espaçamento das cerdas distribuídas em no corpo dos besouros. O primeiro nível (1) de quantidade de cerdas foi representado por besouros com corpo quase que totalmente glabro ou com poucas cerdas, as quais estavam normalmente presentes nas pernas. O último nível (3), por sua vez, representou os escarabeíneos com superfície corporal com grande número e concentração de cerdas em determinadas regiões do corpo. O segundo nível (2), por sua vez, abarcou espécies hospedeiras com quantidades intermediárias de cerdas.

Quanto a estratégia de alocação de recursos, os besouros rola-bosta hospedeiros foram classificados em paracoprídeos, endocoprídeos e telecoprídeos. Os besouros paracoprídeos caracterizam-se por escavar túneis mais profundos 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 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; MATTHEWS, 1966). Esta classificação foi realizada através de consultas a especialistas e à literatura.

As espécies de besouros escarabeíneos foram também caracterizadas quanto a especificidade de habitat. Para isso, além das coletas nas pastagens e nas áreas de floresta primária e secundária, foram realizadas amostragens em cinco áreas de eucaliptais usando a mesma metodologia de coleta de escarabeíneos descrita anteriormente. Baseado nos sistemas em que foram encontradas, as espécies de besouros foram agrupadas em especialista de floresta, generalistas de floresta, especialista de habitat aberto e generalista de habitat. As espécies classificadas como especialistas de florestas foram aquelas encontradas somente em florestas primárias e secundárias. Já aquelas espécies que além de estarem presentes nestes sistemas, foram observadas também nos eucaliptais, foram classificadas como generalistas de floresta. Espécies de escarabeíneos coletadas somente nas pastagens foram agrupadas na categoria especialista de habitat aberto. Por fim, besouros encontrados todos os sistemas amostrados, foram considerados generalistas de habitat.

Em se tratando do período de atividade, os besouros foram classificados como diurnos ou noturnos. Para a realização desta classificação, foram, então, instaladas armadilhas adicionais em cada um dos sistemas amostrados usando o mesmo desenho amostral descrito no item 2.2 do Material e métodos. Porém, as armadilhas do tipo *pitfall*, que também permaneceram expostas em campo por 48 horas, foram checadas a cada doze horas. Especificamente, os besouros coletados nos *pitfalls* foram recolhidos às 5:40 e às 17:40, sendo as iscas substituídas neste momento de checagem. Aqueles besouros que foram retirados das armadilhas na checagem matinal foram classificados como noturnos e aqueles amostrados na checagem do período da tarde, como diurnos.

A abundância da espécie de besouro foi calculada somando todos os indivíduos do referido táxon amostrado na armadilha do tipo *pitfall*. Quanto a dieta, os hospedeiros foram classificados em coprófagos, necrófagos, carpófagos e generalistas. Para isso, foram utilizadas armadilhas do tipo *pitfall* adicionais iscadas com carcaça suína e banana apodrecida para a coleta de besouros escarabeíneos. A categorização das espécies se baseou na porcentagem de indivíduos encontradas nas armadilhas contendo cada um dos tipos de isca. Sendo assim, as espécies foram classificadas como coprófagas, necrófagas

ou carpo-fágos, quando 80% do total de indivíduos foram encontrados, respectivamente, em armadilhas iscadas com fezes, carcaça e banana em decomposição. As espécies que não se encaixaram neste critério, foram classificadas como generalistas (HALFFTER; ARELLANO, 2002). Sendo assim, as espécies que foram classificadas como coprófagos, necrófagos e carpo-fágas foram consideradas especialistas em termos de hábito alimentar (ALMEIDA; LOUZADA, 2009).

Tabela S1: Identidade, características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos escarabeíneos hospedeiros coletados no sul da Bahia, informando a estratégia de alocação de recursos (Alo), período de atividade (Atv), Dieta (Dta), especificidade de habitat (Hab), Biomassa (Bio), quantidade de cerdas (Cer) e a abundância em cada um dos sistemas: floresta primária (FP), floresta secundária (FS) e pastagem (PA). NA corresponde a informações não obtidas (Continua).

Espécie	Alo	Atv	Dta	Hab	Bio	Cer	FP	FS	PA
<i>Ateuchus</i> sp.1	par	diu	cpo	esp_flo	0.0173	1	25	8	0
<i>Ateuchus</i> sp.2	par	diu	cpo	esp_flo	0.0094	1	20	15	0
<i>Ateuchus</i> sp.3	par	diu	cpo	esp_flo	0.0179	1	1	1	0
<i>Canthidium</i> aff. <i>depressum</i>	par	diu	cpo	esp_flo	0.0352	1	1	0	0
<i>Canthidium</i> aff. <i>korschefskyi</i>	par	diu	cpo	esp_flo	0.0141	1	0	0	0
<i>Canthidium</i> aff. <i>lucidum</i>	par	diu	gna	esp_flo	0.0232	1	23	14	0
<i>Canthidium</i> aff. <i>trinodosum</i>	par	diu	gna	esp_flo	0.0073	1	188	70	0
<i>Canthidium</i> sp.1	par	not	cpo	esp_flo	0.0255	2	7	12	0
<i>Canthidium</i> sp.3	par	not	cpo	esp_flo	0.0031	1	0	4	0
<i>Canthon</i> aff. <i>viidus</i>	tel	not	cpo	esp_flo	0.0074	1	0	0	9
<i>Canthon</i> <i>lituratus</i>	tel	not	cpo	esp_flo	0.0056	1	0	0	22
<i>Canthon</i> <i>sulcatus</i>	tel	not	cpo	esp_flo	0.0519	1	90	133	0
<i>Canthonella</i> <i>silphoides</i>	tel	not	cpo	gna_flo	0.0029	1	130	125	0
<i>Chalcocopris</i> <i>hespera</i>	par	not	gna	esp_flo	0.0352	1	0	4	0
<i>Deltochilum</i> aff. <i>calcaratum</i>	tel	not	gna	esp_flo	0.1991	NA	0	1	0
<i>Diabroctis</i> <i>mimas</i>	par	not	gna	gna_flo	0.1122	3	0	0	1
<i>Dichotomius</i> aff. <i>sericeus</i>	par	NA	nco	esp_flo	0.1177	3	354	319	0
<i>Dichotomius</i> <i>geminatus</i>	par	NA	NA	NA	0.1117	3	0	0	16
<i>Dichotomius</i> <i>irinus</i>	par	diu	cpo	esp_flo	0.0533	2	30	5	0
<i>Dichotomius</i> <i>nisus</i>	par	NA	cpo	esp_flo	0.2630	3	0	0	22
<i>Dichotomius</i> <i>schiffleri</i>	par	NA	NA	NA	0.0927	2	1	24	0
<i>Eurysternus</i> <i>calligrammus</i>	end	diu	gna	esp_abo	0.0440	3	24	40	0
<i>Eurysternus</i> <i>hirtellus</i>	end	not	cpo	esp_abo	0.0113	3	25	30	0
<i>Eurysternus</i> <i>nigrovirens</i>	end	diu	cpo	gna_hab	0.0083	3	0	0	2
<i>Onthophagus</i> aff. <i>ranunculus</i>	par	not	cpo	esp_abo	0.0098	2	0	0	4
<i>Paracanthon</i> sp.	NA	not	cpo	gna_hab	0.0046	1	4	5	0
<i>Pseudocanthon</i> sp.	NA	not	gna	esp_abo	0.0037	1	0	0	19

Tabela S1: Identidade, características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos escarabeíneos hospedeiros coletados no sul da Bahia, informando a estratégia de alocação de recursos (Alo), período de atividade (Atv), Dieta (Dta), especificidade de habitat (Hab), Biomassa (Bio), quantidade de cerdas (Cer) e a abundância em cada um dos sistemas: floresta primária (FP), floresta secundária (FS) e pastagem (PA). NA corresponde a informações não obtidas (Conclusão).

Espécie	Alo	Atv	Dta	Hab	Bio	Cer	FP	FS	PA
<i>Streblopus opatroides</i>	NA	NA	cpo	gna_hab	0.0939	1	14	10	0
<i>Trichillum externepunctatum</i>	end	NA	gna	gna_hab	0.0028	3	0	0	51
<i>Uroxys sp.</i>	NA	NA	NA	NA	0.0020	1	41	20	0

par: estratégia de alocação de recursos paracoprídea; tel: estratégia de alocação de recursos telecoprídea; end: estratégia de alocação de recursos endocoprídea; diu: período de atividade diurno; not: período de atividade noturno; cpo: dieta coprófaga; gna: dieta generalista; esp_flo: especialista de floresta; esp_abo: especialista de habitat aberto; gna_flo: generalista de floresta; gna_hab: generalista de habitat.

3. Seleção multi-modelos

Tabela S2: Classificação dos melhores modelos lineares ($\Delta AICc < 2$) avaliando a relação das características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos escarabeíneos hospedeiros com a riqueza de ácaros a eles associados, informando além das variáveis explicativas, o grau de liberdade (gl), Log-likelihood (LI), o valor do critério de Akaike corrigido (AICc), o $\Delta AICc$ e o peso do modelo. São apresentados os melhores modelos considerando o padrão geral e os sistemas individualmente - floresta primária (FP), floresta secundária (FS) e pastagem (PA) (Continua).

	Variáveis explicativas	gl	LI	AICc	$\Delta AICc$	Peso	
Geral	m1	alo+abu	5	-461.96	934.08	0.00	0.23
	m2	alo+atv+abu	6	-460.96	934.14	0.06	0.22
	m3	alo+atv+bio+abu	7	-460.38	935.05	0.97	0.14
	m4	alo+atv+cer+abu	8	-459.62	935.61	1.54	0.11
	m5	alo+bio+abu	6	-461.76	935.73	1.65	0.10
	m6	alo+atv+dta+abu	7	-460.77	935.83	1.75	0.10
	m7	alo+dta+abu	6	-461.84	935.90	1.82	0.09
FP	m1	alo+atv+bio+esp+abu	8	432.82	0.0	0.0	0.74
	m2	alo+atv+bio+dta+esp+abu	9	425.92	2.1	2.0	0.26
FS	m1	alo+atv+bio+abu	7	-200.94	416.60	0.00	0.33
	m2	bio+abu	4	-204.59	417.44	0.84	0.22
	m3	abu	3	-205.85	417.84	1.24	0.18
	m4	atv+bio+abu	5	-203.87	418.12	1.52	0.15
	m5	alo+bio+abu	6	-203.02	418.57	1.97	0.12
PA	m1	cer+abu	3	-45.79	98.05	0.00	0.12
	m2	alo+abu	4	-44.62	98.07	0.01	0.12
	m3	alo+atv+abu	5	-43.48	98.22	0.17	0.11

Tabela S2: Classificação dos melhores modelos lineares ($\Delta AICc < 2$) avaliando a relação das características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos escarabeíneos hospedeiros com a riqueza de ácaros a eles associados, informando além das variáveis explicativas, o grau de liberdade (gl), Log-likelihood (LI), o valor do critério de Akaike corrigido (AICc), o $\Delta AICc$ e o peso do modelo. São apresentados os melhores modelos considerando o padrão geral e os sistemas individualmente - floresta primária (FP), floresta secundária (FS) e pastagem (PA) (Conclusão).

	Variáveis explicativas	gl	LI	AICc	$\Delta AICc$	Peso	
	m4	alo+esp+abu	5	-43.48	98.22	0.17	0.11
	m5	alo+atv+esp+abu	5	-43.48	98.22	0.17	0.11
	m6	bio+abu	3	-45.91	98.30	0.25	0.11
	m7	cer	2	-47.07	98.37	0.32	0.10
PA	m8	bio+dta+esp+abu_	5	-43.84	98.94	0.89	0.08
	m9	bio+cer+abu	4	-45.33	99.48	1.43	0.06
	m10	atv+cer+abu	4	-45.48	99.78	1.43	0.05
	m11	alo+dta+abu	5	-44.39	100.04	1.43	0.04

Alo: estratégia de alocação de recursos; Abu: abundância; Atv: período de atividade; Bio: biomassa; Cer: quantidade de cerdas; Dta: dieta; Esp: especificidade de habitat.

Tabela S3: Classificação dos melhores modelos lineares ($\Delta AICc < 2$) avaliando a relação das características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos escarabeíneos hospedeiros com a intensidade da associação entre estes e ácaros foréticos, informando além das variáveis explicativas, o grau de liberdade (gl), Log-likelihood (LL), o valor do critério de Akaike corrigido (AICc), o $\Delta AICc$ e o peso do modelo. São apresentados os melhores modelos considerando o padrão geral e os sistemas individualmente - floresta primária (FP), floresta secundária (FS) e pastagem (PA).

		Variáveis explicativas	df	LL	AICc	Delta	Peso
Geral	m1	alo+atv+bio+cer+esp	14	-464.41	957.92	0.00	0.37
	m2	alo+atv+bio+cer+esp+abu	15	-463.59	958.44	0.51	0.29
	m3	alo+atv+bio+cer+dta+esp	15	-463.92	959.11	1.18	0.21
	m4	alo+atv+bio+cer+dta+esp+abu	16	-463.24	959.91	1.99	0.14
FP	m1	alo+bio	8	-223.43	463.71	0.00	0.28
	m2	alo+bio+abu	9	-222.43	463.94	0.23	0.25
	m3	alo+bio+dta	9	-222.82	464.71	1.00	0.17
	m4	alo+bio+dta+abu	10	-221.72	464.77	1.05	0.17
	m5	alo+bio+esp	9	-223.16	465.41	1.70	0.12
FS	m1	alo+atv+dta+esp	10	-197.02	415.46	0.00	0.31
	m2	alo+atv+dta+esp+abu	11	-196.02	415.76	0.30	0.27
	m3	alo+atv+bio+dta	10	-197.55	416.52	1.07	0.18
	m4	alo+atv+bio+dta+esp+abu	12	-195.63	417.30	1.84	0.12
	m5	alo+atv+bio+dta+esp	11	-196.84	417.40	1.95	0.12
PA	m1	abu	6	-22.03	57.85	0.00	0.32
	m2	atv+abu	7	-20.81	58.06	0.21	0.29
	m3	bio+abu	7	-21.04	58.51	0.65	0.23
	m4	alo+abu	8	-20.03	59.25	1.40	0.16

Alo: estratégia de alocação de recursos; Abu: abundância; Atv: período de atividade; Bio: biomassa; Cer: quantidade de cerdas; Dta: dieta; Esp: especificidade de habitat.

Tabela S4: Classificação dos melhores modelos lineares ($\Delta AICc < 2$) avaliando a relação das características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos escarabeíneos hospedeiros com prevalência da associação entre estes e ácaros foréticos, informando além das variáveis explicativas, o grau de liberdade (gl), Log-likelihood (LL), o valor do critério de Akaike corrigido (AICc), o $\Delta AICc$ e o peso do modelo. Os melhores modelos são apresentados considerando o padrão geral e os sistemas individualmente - floresta primária (FP), floresta secundária (FS) e pastagem (PA).

		Variáveis explicativas	df	LL	AICc	Delta	Peso
Geral	m1	alo	7	-272.14	558.57	0.00	0.18
	m2	bio+dta+esp	10	-269.37	559.30	0.73	0.12
	m3	atv+bio	7	-272.52	559.33	0.76	0.12
	m4	alo+bio+esp	11	-268.36	559.40	0.83	0.12
	m5	esp	8	271.55	559.46	0.89	0.11
	m6	bio+esp+abu	10	-269.48	559.52	0.95	0.11
	m7	alo+esp	10	-269.48	559.54	0.96	0.11
	m8	atv+bio+esp+abu	11	-268.46	559.61	1.04	0.11
	m9	bio+cer	8	-273.01	561.42	1.81	0.03
FP	m1	atv+bio	7	-130.05	274.76	0.00	0.24
	m2	bio+esp	7	-130.13	274.93	0.17	0.22
	m3	atv+bio+cer	9	-132.55	275.44	1.10	0.14
	m4	bio	6	-128.39	275.96	1.20	0.13
	m5	atv+bio+dta	8	-129.95	276.75	2.00	0.09
FS	m1	dta	6	-118.60	249.74	0.00	0.47
	m2	esp	6	-118.96	250.45	0.26	0.15
	m3	atv	6	-118.97	250.48	0.97	0.15
	m4	bio	6	-119.09	250.72	1.00	0.13
	m5	alo+bio	8	-117.26	251.44	1.96	0.09
PA	m1	cer	3	-31.30	69.08	0.00	0.26
	m2	cer+abu	4	-30.63	70.08	0.99	0.16
	m3	bio	3	-31.85	70.19	0.10	0.15
	m4	bio+cer	4	-30.92	70.65	1.56	0.12
	m5	cer+esp	4	-30.98	70.78	1.69	0.11
	m6	alo	4	-31.02	70.86	1.78	0.11
	m7	atv+cer	4	-31.08	70.97	1.88	0.10

Alo: estratégia de alocação de recursos; Abu: abundância; Atv: período de atividade; Bio: biomassa; Cer: quantidade de cerdas; Dta: dieta; Esp: especificidade de habitat.

Tabela S5: Resultados da seleção multi-modelo do efeito médio das variáveis morfológicas, comportamentais e ecológicas do hospedeiro na riqueza de espécies de ácaros associados considerando o padrão geral, floresta primária (FP), floresta secundária (FS) e pastagem (PA) mostrando os parâmetros, as estimativas e respectivos erros padrão (SE), intervalo de confiança inferior (IC_{2.5}) e superior (IC_{97.5}), importância (I) que mostra a probabilidade da variável estar no melhor modelo e valor de p.

	Parâmetros	Estimativa	SE	IC_{2.5}	IC_{97.5}	I	p
Geral	Intercepto	-0.979	0.503	-1.969	0.011	-	0.052
	Alo_par	0.966	0.549	-0.114	2.046	1	0.079
	Alo_tel	-0.473	0.715	-1.879	0.933	1	0.509
	Abu	0.031	0.004	0.022	0.040	1	<0.001*
	Atv_not	-0.353	0.425	-1.189	0.482	0.57	0.406
	Bio	0.699	2.025	-3.278	4.677	0.24	0.730
	Cer_2	0.076	0.277	-0.468	0.6214	0.11	0.783
	Cer_3	0.061	0.227	-0.384	0.507	0.11	0.785
	Dta_gna	0.041	0.190	-0.333	0.416	0.19	0.828
FP	Intercepto	-1.869	0.354	-2.568	-1.169	-	<0.001
	Alo_par	1.897	0.331	1.242	2.553	1	0.000*
	Alo_tel	0.425	0.388	-0.340	1.191	1	0.276
	Atv_not	-1.016	0.207	-1.427	-0.605	1	<0.001*
	Bio	24.825	5.036	14.883	34.768	1	<0.001*
	Gna_flo	-1.126	0.466	-2.047	-0.206	1	0.016*
	Abu	0.030	0.005	0.018	0.041	1	<0.001*
	Dta_gna	-0.018	0.111	-0.238	0.200	0.26	0.865
FS	Intercepto	-0.949	0.489	-1.914	0.016	-	0.053
	Alo_par	0.386	0.583	-0.760	1.532	0.45	0.509
	Alo_tel	-0.178	0.535	-1.234	0.876	0.45	0.739
	Atv_not	-0.406	0.537	-1.462	0.648	0.48	0.450
	Bio	10.586	8.082	-5.254	26.426	0.82	0.190
	Abu	0.053	0.010	0.033	0.073	1	<0.001*
PA	Intercepto	-1.919	1.455	-4.797	0.958	-	0.191
	Cer_3	0.330	0.576	-0.808	1.469	0.33	0.569
	Abu	0.170	0.102	-0.032	0.373	0.90	0.099
	Alo_par	0.692	0.931	-1.143	2.529	0.49	0.459
	Alo_tel	-0.255	1.089	-2.416	1.904	0.49	0.816
	Atv_not	-0.322	0.676	-1.660	1.015	0.27	0.636
	Gna_hab	0.400	1.067	-1.704	2.505	0.29	0.709
	Bio	1.835	4.869	-7.748	11.420	0.24	0.707
	Dta_Gna	0.169	0.738	-1.285	1.624	0.12	0.819

Abu: abundância de escarabeíneos; Alo_par: estratégia de alocação de recursos paracoprídea; Alo_tel: estratégia de alocação de recursos telecoprídea; Atv_not: período de atividade noturno; Bio: biomassa; Cer_2: quantidade de cerdas intermediárias; Cer_3: maior quantidade de cerdas; Dta_gna: dieta generalista; Gna_flo: generalista de floresta; Gna_hab: generalista de habitat. (*) indicam efeitos significativos, com $p < 0.05$.

Tabela S6: Resultados da seleção multi-modelo do efeito médio das variáveis morfológicas, comportamentais e ecológicas do hospedeiro na intensidade da interação entre espécies de ácaros foréticos e escarabeíneos carreadores considerando o padrão geral, floresta primária (FP), floresta secundária (FS) e pastagem (PA) mostrando os parâmetros, as estimativas e respectivos erros-padrão (SE), intervalo de confiança inferior (IC_{2.5}) e superior IC_{97.5}), importância (I) que mostra a probabilidade da variável estar no melhor modelo e valor de p (Continua).

	Parâmetros	Estimativa	SE	IC_{2.5}	IC_{97.5}	I	p
Geral	Intercepto	-3.172	0.758	-4.664	-1.681	-	0.000
	Alo_par	1.030	0.425	0.194	1.866	1	0.015*
	Alo_tel	3.000	0.487	2.041	3.959	1	<0.001*
	Atv_not	0.420	0.173	0.079	0.761	1	0.015*
	Bio	7.039	2.379	2.360	11.718	1	0.003*
	Cer_2	-0.178	0.200	-0.571	0.214	1	0.374
	Cer_3	1.090	0.425	0.253	1.926	1	0.010*
	Esp_flo	2.647	0.443	1.774	3.520	1	<0.001*
	Gna_flo	1.281	0.306	0.678	1.883	1	<0.001*
	Gna_hab	1.573	0.611	0.371	2.776	1	0.010*
	Abu	-0.004	0.006	-0.017	0.009	1	0.547
	Dta_gna	0.042	0.098	-0.150	0.235	0.34	0.665
FP	Intercepto	0.576	0.338	-0.091	1.243	-	0.090
	Atv_not	-1.148	0.426	-1.989	-0.306	1	0.007*
	Bio	23.634	6.944	9.930	37.337	1	<0.001*
	Abu	-0.005	0.008	-0.022	0.011	0.42	0.523
	Dta_gna	-0.172	0.340	-0.842	0.497	0.34	0.614
	Gna_flo	-0.096	0.454	-0.991	0.797	0.12	0.832
FS	Intercepto	0.430	0.317	-0.195	1.057	-	0.177
	Alo_par	-0.283	0.238	-0.754	0.187	1	0.237
	Alo_tel	2.438	0.307	1.830	3.046	1	<0.001*
	Atv_not	1.182	0.244	0.699	1.665	1	<0.001*
	Dta_gna	0.534	0.214	0.111	0.957	1	0.013*
	Gna_flo	-0.602	0.439	-1.465	0.259	0.82	0.170
	Abu	0.006	0.006	-0.006	0.020	0.39	0.317
	Bio	-2.049	3.284	-8.499	4.399	0.42	0.533
PA	Intercepto	0.631	0.519	-0.404	1.667	-	0.232
	Abu	-0.259	0.054	-0.369	-0.149	1	<0.001*
	Atv_not	0.211	0.398	-0.576	0.998	0.29	0.599
	Bio	0.778	1.635	-2.448	4.006	0.23	0.636

Tabela S6: Resultados da seleção multi-modelo do efeito médio das variáveis morfológicas, comportamentais e ecológicas do hospedeiro na intensidade da interação entre espécies de ácaros foréticos e escarabeíneos carreadores considerando o padrão geral, floresta primária (FP), floresta secundária (FS) e pastagem (PA) mostrando os parâmetros, as estimativas e respectivos erros-padrão (SE), intervalo de confiança inferior (IC_{2.5}) e superior IC_{97.5}), importância (I) que mostra a probabilidade da variável estar no melhor modelo e valor de p (Conclusão).

	Parâmetros	Estimativa	SE	IC_{2.5}	IC_{97.5}	I	p
PA	Alo_par	0.017	0.204	-0.394	0.429	0.16	0.933
	Alo_tel	-0.162	0.437	-1.026	0.702	0.16	0.712

Abu: abundância de escarabeíneos; Alo_par: estratégia de alocação de recursos paracoprídea; Alo_tel: estratégia de alocação de recursos telecoprídea; Atv_not: período de atividade noturno; Bio: biomassa; Cer_2: quantidade de cerdas intermediárias; Cer_3: maior quantidade de cerdas; Dta_gna: dieta generalista; Esp_flo: especialista de floresta; Gna_flo: generalista de floresta; Gna_hab: generalista de habitat. (*) indicam efeitos significativos, com $p < 0.05$.

Tabela S7: Resultados da seleção multi-modelo do efeito médio das variáveis morfológicas, comportamentais e ecológicas do hospedeiro na prevalência da interação entre espécies de ácaros foréticos e escarabeíneos carreadores considerando o padrão geral, floresta primária (FP), floresta secundária (FS) e pastagem (PA) mostrando os parâmetros, as estimativas e respectivos erros-padrão (SE), intervalo de confiança inferior (IC_{2.5}) e superior IC_{97.5}), importância (I) que mostra a probabilidade da variável estar no melhor modelo e valor de p (Continua).

	Parâmetros	Estimativa	SE	IC_{2.5}	IC_{97.5}	I	p
Geral	Intercepto	-0.941	0.529	-1.980	0.097	-	0.075
	Alo_par	0.117	0.206	-0.288	0.522	0.40	0.571
	Alo_tel	0.182	0.273	-0.353	0.719	0.40	0.503
	Bio	2.242	2.245	-2.163	6.647	0.60	0.318
	Dta_gna	-0.009	0.058	-0.123	0.105	0.12	0.872
	Esp_flo	0.513	0.495	-0.459	1.486	0.68	0.301
	Gna_flo	0.391	0.387	-0.369	1.153	0.68	0.313
	Gna_hab	-0.080	0.522	-1.107	0.946	0.68	0.877
	Atv_not	-0.067	0.129	-0.321	0.186	0.23	0.601
	Abu	-0.000	0.000	-0.000	0.000	0.21	0.317
	Cer_2	-0.002	0.036	-0.073	0.068	0.03	0.939
	Cer_3	-0.009	0.062	-0.131	0.112	0.03	0.881
	FP	Intercepto	-0.394	0.128	-0.647	-0.141	-
Atv_not		-0.220	0.291	-0.793	0.353	0.47	0.452
Bio		4.648	3.898	-3.015	12.313	0.83	0.234
Dta_gna		-0.144	0.319	-0.771	0.482	0.09	0.651
Cer_2		0.065	0.204	-0.335	0.466	0.14	0.748
Cer_3		-0.013	0.123	-0.257	0.229	0.14	0.911
Gna_flo		0.009	0.081	-0.150	0.170	0.22	0.903

Tabela S7: Resultados da seleção multi-modelo do efeito médio das variáveis morfológicas, comportamentais e ecológicas do hospedeiro na prevalência da interação entre espécies de ácaros foréticos e escarabeíneos carreadores considerando o padrão geral, floresta primária (FP), floresta secundária (FS) e pastagem (PA) mostrando os parâmetros, as estimativas e respectivos erros-padrão (SE), intervalo de confiança inferior (IC_{2.5}) e superior IC_{97.5}), importância (I) que mostra a probabilidade da variável estar no melhor modelo e valor de p (Conclusão).

	Parâmetros	Estimativa	SE	IC _{2.5}	IC _{97.5}	I	p
FS	Intercepto	-0.194	0.169	-0.529	0.139	-	0.252
	Dta_gna	-0.037	0.090	-0.215	0.141	0.22	0.683
	Gna_flo	-0.020	0.067	-0.152	0.112	0.15	0.764
	Atv_flo	-0.019	0.019	-0.058	0.019	0.15	0.317
	Bio	-0.279	0.889	-2.032	1.472	0.23	0.754
	Alo_par	0.030	0.130	-0.226	0.287	0.09	0.817
	Alo_tel	0.048	0.177	-0.300	0.398	0.09	0.784
PA	Intercepto	-2.303	0.545	-3.396	-1.210	-	<0.001
	Cer_3	0.887	0.763	-0.627	2.402	0.74	0.251
	Abu	-0.013	0.044	-0.102	0.074	0.16	0.760
	Bio	0.882	1.948	-2.971	4.736	0.27	0.653
	Gna_hab	-0.044	0.212	-0.468	0.378	0.11	0.835
	Alo_par	0.111	0.369	-0.615	0.839	0.11	0.762
	Alo_tel	-0.027	0.289	-0.608	0.553	0.11	0.926
Atv_not	-0.059	0.327	-0.712	0.594	0.10	0.859	

Abu: abundância de escarabeíneos; Alo_par: estratégia de alocação de recursos paracoprídea; Alo_tel: estratégia de alocação de recursos telecoprídea; Atv_not: período de atividade noturno; Bio: biomassa; Cer_2: quantidade de cerdas intermediárias; Cer_3: maior quantidade de cerdas; Dta_gna: dieta generalista; Esp_flo: especialista de floresta; Gna_flo: generalista de floresta; Gna_hab: generalista de habitat.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, S. S. P.; LOUZADA, J. N. C. Estrutura da comunidade de Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) em fitofisionomias do Cerrado e sua importância para a conservação. **Neotropical Entomology**, v. 38, n. 1, p. 32–43, 2009.
- BURNER, R. C. *et al.* Flattening the curve: approaching complete sampling for diverse beetle communities. **Insect Conservation and Diversity**, v. 15, n. 2, p. 157–167, 2022.
- CODDINGTON, J. A. *et al.* Undersampling bias: the null hypothesis for singleton species in tropical arthropod surveys. **Journal of animal ecology**, v. 78, n. 3, p.573–584, 2009.
- CASTRO, M. C. *et al.* Gamasina mite communities (Acari: Mesostigmata) in grain production systems of the southwestern Brazilian Amazon. **Systematic and Applied Acarology**, v. 26, n. 1, p. 1–14, 2021.

- GOTELLI, N. J.; COLWELL, R. K. Estimating species richness. In: _____, **Biological diversity: Frontiers in measurement and assessment**. Oxford: Oxford University Press, 2011. p. 39–54.
- HALFFTER, G.; ARELLANO, L. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a Tropical landscape. **Biotropica**, v. 34, n. 1, p. 144–154, 2002.
- HALFFTER, G.; MATTHEWS, E. G. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae. **Folia Entomológica Mexicana**, v. 12, n. 14, p. 1–302, 1966.
- MAGURRAN, A. E. **Measuring biological diversity**. New Jersey: Jhon Wiley & Sons, 2013.
- OKSANEN, J. *et al.* **The vegan package**. Community ecology package, R package version 2.6-4. Software. 2022. Disponível em: <<http://CRAN.Rproject.org/package=vegan>>. Acesso em: 17 mar. 2023.
- R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing 2023. Disponível em: <<http://www.R-project.org>>. Acesso em: 05 jan. 2023.
- SANTOS, J. C.; ALMEIDA, W. R.; FERNANDES, G. W. Arthropods: why it is so crucial to know their biodiversity?. In: SANTOS, J. C; FERNANDES, G. W. **Measuring Arthropod Biodiversity: A Handbook of Sampling Method**. Springer Nature, 2021. p. 3–11.

CONVERSÃO DE FLORESTAS PRIMÁRIAS EM PASTAGENS SIMPLIFICADAS E DESESTABILIZA REDES DE INTERAÇÕES FORÉTICAS: É POSSÍVEL RESTAURAR AS SUAS PROPRIEDADES?

Taís Helena de Araujo Rodrigues¹, Leopoldo Ferreira de Oliveira Bernardi²,
Lívia Dorneles Audino², Júlio Neil Cassa Louzada³

¹Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, 37200-900, Brasil

²Biodata Consultoria Ambiental, Lavras, Minas Gerais, 37200-000, Brasil,

³Departamento de Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, 37200-900, Brasil

RESUMO

A substituição de florestas tropicais por pastagens exóticas é uma das principais ameaças à biodiversidade nestes ecossistemas. Para combater os danos causados por estas ações humanas, a restauração ecológica se destaca como principal estratégia para recuperar a diversidade biológica e as funções do ecossistema degradado. A compreensão das reais respostas das comunidades biológicas a perturbações humanas, bem como da possibilidade de restaurar a biodiversidade após a destruição dos ecossistemas, é fundamental para orientar estratégias de conservação. Neste contexto, redes de interações ecológicas desempenham papel crucial ao proporcionar uma visão holística dos reais efeitos dos impactos antrópicos nas comunidades biológicas. Além disso, podem melhor representar aspectos funcionais da biodiversidade, sendo ideal para medir o sucesso de programas de restauração ecológica. Este estudo teve como objetivo analisar o impacto da conversão de florestas primárias em pastagens exóticas nas redes de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos. Além disso, investigou-se como essas redes respondem à restauração ecológica e se suas propriedades tendem a se assemelhar aos sistemas de referência. Os resultados indicam que a substituição das florestas primárias por pastagens afetou negativamente a riqueza de espécies, a diversidade de Shannon de interações, o número de *links* por espécie e a robustez das redes de interações. Essas métricas não foram influenciadas pela idade das áreas em restauração. Exceto pela robustez das redes em áreas de restauração inicial, nenhuma das propriedades avaliadas convergiu para os valores das florestas primárias. Este estudo contribuiu para a compreensão dos impactos das ações humanas e da restauração nas comunidades biológicas, destacando a importância das redes de interações foréticas como ferramenta indicadora da qualidade ambiental. Essa abordagem pode guiar estratégias de conservação mais eficazes, que foquem não apenas em espécies isoladas, mas também nas redes de interações como um todo e em suas propriedades essenciais para a manutenção da sua complexidade e estabilidade.

Palavras-chave: Floresta tropical. Floresta. Redes de interações. Recuperação florestal.

ABSTRACT

The replacement of tropical forests with exotic pastures is one of the primary threats to biodiversity in these ecosystems. To combat the damage caused by human actions, ecological restoration emerges as a key strategy to recover both biological diversity and ecosystem functions in degraded environments. Understanding the responses of biological communities to human disturbances and the potential for biodiversity restoration after the destruction of natural ecosystems is crucial for guiding conservation efforts. Ecological interaction networks play a pivotal role in providing a holistic view of the real effects of human disturbances on biological communities. Moreover, they can better represent functional aspects of biodiversity, making them ideal for measuring the success of restoration programs. This study aimed to analyze the impact of converting primary forests into exotic pastures on the interaction networks between phoretic mites and dung beetles. Additionally, it investigated how these networks respond to ecological restoration efforts and whether their properties tend to resemble those of reference systems. The results indicate that the replacement of primary forests with pastures had a negative impact on species richness, Shannon diversity of interactions, the number of connections per species, and the robustness of interaction networks. These metrics were not influenced by the age of the restoration areas. With the exception of network robustness in early restoration areas, none of the evaluated properties converged to match the values observed in primary forests. This study contributes to understanding the impacts of human actions and restoration on biological communities, highlighting the importance of interaction networks. This approach can guide more effective conservation strategies, focusing not only on individual species but also on the preservation of interaction networks as a whole and their essential properties.

Key words: Tropical forest. Phoresy. Interaction networks. Forest recovery.

1. INTRODUÇÃO

A conversão de florestas tropicais em usos do solo antropizados representa uma das principais ameaças a estes ecossistemas que desempenham um papel fundamental na provisão de serviços ecossistêmicos globais (DINIZ *et al.*, 2022; NEWBOLD *et al.*, 2015). Entre estes usos do solo antropizados, destacam-se as pastagens exóticas, as quais abrangem uma área de aproximadamente 30 milhões de quilômetros quadrados distribuídas no mundo todo (DELZEIT *et al.*, 2019). Juntamente com a agricultura, a conversão de áreas florestais em pastagens para a criação de gado é uma das principais impulsionadoras do desmatamento, resultando na perda e fragmentação de habitats nas florestas tropicais (DELZEIT *et al.*, 2019; SOUZA *et al.*, 2020). Além dos impactos na perda e fragmentação do habitat, essa mudança no uso do solo acarreta outras consequências ambientais, uma vez que o novo ecossistema apresenta uma estrutura distinta em relação às florestas nativas. Isso ocorre principalmente devido a alterações na

composição vegetal, que, por sua vez, influenciam as condições ambientais (CARMO *et al.*, 2012; MAGNAGO *et al.*, 2015; THOMAZ; NUNES; WATANABE, 2020). No solo, essas modificações também podem resultar em estresse hídrico, aumento da erosão e alterações em sua compactação (GIDAY, 2018).

Muitos estudos têm utilizado componentes da diversidade taxonômica para investigar como as comunidades biológicas respondem a esta mudança no uso do solo (DAVISON; RAHBK; MORUETA-HOLME, 2021). É sabido, por exemplo, que a conversão de florestas em pastagens pode levar à redução da riqueza e abundância, além de provocar alterações na composição de espécies de diversos taxa, incluindo invertebrados edáficos como ácaros e besouros escarabeíneos (GÓMEZ-CIFUENTES *et al.*, 2017; MARIBIE *et al.*, 2011). No entanto, os organismos que compõem as comunidades biológicas estão interconectados por meio de redes de interações complexas (HELENO, 2014; PIMM, 1982). Assim, os efeitos adversos da substituição de florestas nativas por pastagens podem transcender a estrutura da comunidade e moldar as relações entre as espécies que a compõe (PELLISSIER *et al.*, 2018).

Diante da devastação dos ecossistemas naturais causada pelas atividades humanas, a busca por estratégias para mitigar esses danos tem sido um foco de atenção global (MORENO-MATEOS *et al.*, 2020). Nesse contexto, a restauração ecológica emerge como uma das principais abordagens para reverter a degradação das comunidades biológicas e dos ecossistemas (MORENO-MATEOS *et al.*, 2020). Normalmente, a restauração envolve técnicas que vão desde a simples remoção das perturbações até o replantio de espécies nativas (PALMER; AMBROSE; POFF, 1997). No entanto, para que o ecossistema se torne verdadeiramente autossustentável e a restauração seja eficaz, é fundamental que a fauna local se reestabeleça no ambiente previamente degradado (AERTS; HONNAY, 2011; LANGE *et al.*, 2023).

Tradicionalmente, assim como em estudos que avaliam o impacto das atividades humanas nas comunidades biológicas, as pesquisas que analisam a resposta da biodiversidade, e conseqüentemente, o sucesso dos programas de restauração, concentram-se principalmente na sua estrutura taxonômica (CRISTO *et al.*, 2019; YANG *et al.*, 2021). No entanto, uma abordagem limitada aos aspectos taxonômicos da comunidade pode ser insuficiente para representar a complexidade dos sistemas biológicos (MORENO-MATEOS *et al.*, 2020). Diante disso, as redes de interações

surgem como uma alternativa para proporcionar uma visão mais abrangente dos ecossistemas e explicar seus padrões de diversidade, bem como seu funcionamento (HARVEY *et al.*, 2017; RAIMUNDO; GUIMARÃES; EVANS, 2018).

As interações entre as espécies podem ser desequilibradas, alteradas ou até mesmo perdidas devido aos efeitos em cascata resultantes de mudanças ambientais, como alterações no uso do solo (SOARES; FERREIRA; LOPES, 2017). Por exemplo, a diminuição na abundância de uma determinada espécie pode afetar a probabilidade de interação com outras espécies, refletindo, assim, na estrutura da rede de interações como um todo (SOARES; FERREIRA; LOPES, 2017; TYLIANAKIS; MORRIS, 2017). Consequentemente, essas redes de interações podem tornar-se menos complexas, mais suscetíveis a cascata de extinções secundárias e menos resilientes diante de perturbações (FORTUNA; KRISHNA; BASCOMPTE, 2013; LALIBERTÉ *et al.*, 2016; TYLIANAKIS *et al.*, 2010). Por outro lado, a restauração dos ecossistemas e da biodiversidade local pode ter um impacto positivo nas redes de interações, restabelecendo sua complexidade e estabilidade (FORUP *et al.*, 2007).

Portanto, para uma compreensão profunda da resposta das comunidades biológicas às perturbações, é essencial considerar as redes de interações bióticas (HELENO *et al.*, 2014; HARVEY *et al.*, 2017). Além disso, para avaliar de forma abrangente a resiliência dos ecossistemas naturais diante de distúrbios, é crucial compreender como essas redes de interações são influenciadas pela restauração ecológica (HARVEY *et al.*, 2017). Isso se deve ao fato de que, além de sua importância para a conservação da biodiversidade, o restabelecimento da complexidade e, sobretudo, da estabilidade das associações pode ter impactos significativos nas funções essenciais para a manutenção dos ecossistemas (GENES; DIRZO, 2022; SILVA *et al.*, 2015). Neste sentido, redes de interações foréticas surgem como uma ferramenta promissora para avaliar os impactos reais da conversão de ecossistemas naturais em usos do solo antropizados, bem como para indicar o sucesso de ações de restauração ecológica (EWERS; BARTLAM; DIDHAM, 2013; GIBBS; STANTON, 2001).

Na forese, uma associação comensal, organismos tipicamente de tamanho corporal diminuto, utilizam outros organismos para dispersão no ambiente (THITE; MORRAN; ROODE, 2016). Dessa forma, os foréticos obtêm benefícios semelhantes àqueles alcançados pela dispersão ativa por espécies de alta mobilidade, como acesso a

condições ambientais mais adequadas e recursos de melhor qualidade, bem como a redução da competição e evasão de predadores (BOWLER; BENTON, 2005). Estudos têm destacado a importância das interações foréticas como indicadores sensíveis às condições bióticas e abióticas do ambiente (GIBBS; STANTON, 2001). Por exemplo, a interação entre ácaros foréticos e seus hospedeiros pode se intensificar em habitats naturais em comparação com ambientes antropizados (EWERS; BARTLAM; DIDHAM, 2013).

Os ácaros são os principais organismos que se utilizam da forese para se dispersarem no ambiente (PEROTTI; BRAIG, 2009). Eles frequentemente interagem com besouros escarabeíneos, os quais desempenham um papel fundamental no transporte de ácaros foréticos associados a substratos efêmeros ou dispostos em ilhas. Essa interação é amplamente observada em habitats naturais e antropizados (NORIEGA *et al.*, 2022) e está relacionada a funções ecológicas, como a decomposição de matéria orgânica e a ciclagem de nutrientes no solo (WALTER; PROCTOR, 2013; WICKYNGS; GRANDY, 2011). Portanto, as interações foréticas entre esses organismos podem servir como um modelo valioso para estudos que avaliam os efeitos das mudanças no uso do solo na biodiversidade e para uma compreensão holística da resposta da biodiversidade à restauração ecológica.

Nesse contexto, o objetivo deste estudo foi, em primeiro lugar, avaliar se a substituição de florestas primárias por pastagens exóticas afeta a estrutura e a composição das redes de interações envolvendo besouros escarabeíneos e ácaros foréticos na Mata Atlântica. Uma vez identificados os efeitos da mudança no uso do solo nessas redes de interações, investigou-se se era possível restaurar as propriedades dessas redes, avaliando assim os resultados de um programa de restauração de áreas degradadas no referido bioma. As perguntas centrais deste estudo incluem: i) a conversão de áreas florestais primárias na Mata Atlântica leva à simplificação, à diminuição da estabilidade e à alteração na composição das redes de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos?; ii) como essas propriedades e as diferenças na composição das redes se comportam em um gradiente de idade de restauração?; iii) as propriedades das redes de interações podem ser restauradas, se assemelhando aos sistemas de referência?.

Essa pesquisa é particularmente relevante em biomas como a Mata Atlântica, que enfrenta há séculos a conversão de florestas primárias em diferentes usos do solo. Esse

bioma tem 25.7% do seu território coberto por pastagens e, devido a sua importância e grau de ameaça, tornou-se alvo de diversos programas de restauração (FARIA *et al.*, 2023; SILVEIRA *et al.*, 2022). Os resultados deste estudo podem contribuir para o desenvolvimento de estratégias mais eficazes na conservação da biodiversidade, que enfatizem não apenas espécies isoladas, mas também as propriedades das redes de interações importantes para a manutenção da biodiversidade e do funcionamento dos ecossistemas.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo e desenho amostral

As coletas foram conduzidas nos municípios de Eunápolis, Porto Seguro, Belmonte e Itagimirim, localizados no sul do estado da Bahia, Brasil, durante o ano de 2012. Essa região está inserida no domínio da Mata Atlântica, com a floresta úmida de planícies sendo a vegetação nativa predominante (INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA, 2012). Conforme a classificação de Köppen, o clima local é do tipo Af, caracterizado como tropical úmido, com temperatura média anual de 22,6°C e precipitação média anual de 1600 mm (ALVARES *et al.*, 2013). Na região, não há uma estação seca bem definida, já que as chuvas são distribuídas ao longo de todo o ano.

Para avaliar os efeitos da conversão de florestas primárias em pastagens na estrutura da rede de interações, foram realizadas amostragens em cinco áreas de florestas primárias e cinco áreas de pastagem na região. A fim de se testar as hipóteses relacionadas à restauração das redes de interações compostas pelos besouros escarabeíneos e ácaros foréticos, foram realizadas coletas em áreas de restauração com diferentes idades. Amostragens adicionais foram conduzidas em cinco áreas de florestas secundárias, as quais juntamente com as florestas primárias, foram usadas como sítios de referência. Ou seja, estas áreas representaram as condições anteriores à degradação e que os ambientes restaurados devem tender a atingir.

As áreas em restauração incluídas neste estudo estavam sob a gestão da empresa Veracel Celulose S. A., que iniciou um programa de restauração da vegetação da Mata Atlântica em locais previamente degradados por conversão em pastagens na região sul da Bahia a partir de 1994. Além do plantio de espécies arbóreas nativas da Mata Atlântica,

foram realizados esforços para controlar formigas, gramíneas e ervas daninhas em densidades elevadas (>2 kg/ha) nesses locais em restauração. As áreas em restauração variavam em idade, indo de 0 anos (2 meses após o início da restauração) até 18 anos. A área de 15 anos de restauração, bem como as áreas de floresta primária e secundária, fazem parte da Reserva Particular do Patrimônio Natural Estação Veracel (RPPN Estação Veracel). As demais áreas de estudo situavam-se a uma distância entre 20 e 70 km da unidade de conservação, sendo todas elas separadas por pelo menos 500 m umas das outras.

Em cada uma das áreas selecionadas para a realização deste estudo, incluindo as áreas de floresta primária, floresta secundária, pastagem e com diferentes idades de restauração, foi instalado um transecto de 300 m. Em cada um destes transectos, foram demarcados quatro pontos amostrais distantes entre si por pelo menos 100 m. Desta forma, foram instalados no total 30 transectos, englobando 120 pontos amostrais considerando todas as áreas analisadas. Sempre que possível, os transectos foram colocados a pelo menos 50 m da borda do fragmento florestal.

2.2 Coleta das redes de interações compostas por besouros escarabeíneos e ácaros foréticos

Para a coleta dos besouros escarabeíneos, em cada um dos pontos amostrais foi instalada uma armadilha de queda do tipo *pitfall* iscada com 25 gramas de fezes humanas (AUDINO; LOUZADA; COMITA, 2014). Essas armadilhas de queda permaneceram em campo por 48 horas e, após este período, os escarabeíneos foram recolhidos e levados ao laboratório para serem triados. Após a triagem, os besouros foram acondicionados em mantas entomológicas e secos em uma estufa a 60°C por uma semana. Os espécimes coletados foram identificados até o menor nível taxonômico possível com o auxílio do taxonomista Dr. Fernando Zagury Vaz-de-Mello, da Universidade Federal de Mato Grosso. Exemplares das espécies foram depositados na Coleção de Referência de Escarabeíneos Neotropicais da Universidade Federal de Lavras (Lavras, Minas Gerais, Brasil) e no setor de Entomologia da Coleção Zoológica do Instituto de Biociências da Universidade Federal de Mato Grosso (Cuiabá, Mato Grosso, Brasil).

Após a triagem e identificação dos besouros escarabeíneos, foi realizada a coleta dos ácaros foréticos a eles associados. Para isso, foram selecionados trinta por cento do

total de indivíduos de cada espécie de besouro escarabeíneo coletada em cada uma das armadilhas do tipo *pitfall* instaladas nas áreas de estudo. Não existem pesquisas que demonstrem a suficiência amostral necessária para cobrir de forma satisfatória a diversidade de ácaros foréticos associados à besouros escarabeíneos. Portanto, esse valor foi baseado na experiência da pesquisadora em estudos prévios que ainda não foram publicados, além de consulta a um especialista. Adicionalmente, foram construídas curvas de acumulação de interações para as redes de florestas primárias, florestas secundárias, pastagens e para cada uma das áreas em diferentes idades de restauração a fim de se avaliar a suficiência amostral. A cobertura das interações também foi avaliada para cada um dos sistemas analisados (consulte o Material Suplementar).

Os besouros escarabeíneos amostrados nas áreas de floresta primária e secundária, pastagem e áreas com diferentes idades de restauração, foram minuciosamente examinados sob um estereomicroscópio modelo Olympus SZ51. Primeiramente, a superfície corporal dos indivíduos selecionados foi observada e os ácaros associados a diferentes partes do corpo do besouro foram removidos. Em seguida, os besouros foram dissecados para que regiões corporais de difícil alcance ou protegidas, como a inserção das pernas, fossem acessadas e devidamente examinadas para remoção dos ácaros foréticos. A remoção desses ácaros foi realizada com o auxílio de pinças, pincéis e agulhas, os quais foram utilizados para desprender os ácaros foréticos do tegumento dos escarabeíneos hospedeiros. Os espécimes coletados foram armazenados em tubos plásticos contendo álcool 80% e posteriormente montados em lâminas contendo meio *Hoyer*. Quando necessário, os espécimes foram previamente submetidos a um processo de clarificação, sendo estes imersos em ácido láctico 85% em temperatura ambiente por dois dias consecutivos. As lâminas foram, então, secas em estufas a 45°C por um período de duas semanas. Em seguida, os espécimes montados foram identificados até o menor nível taxonômico possível com o auxílio do especialista Dr. Leopoldo Ferreira de Oliveira Bernardi.

2.3 Análises estatísticas

Para a realização das análises estatísticas, primeiramente foram construídas matrizes de interações entre ácaros e besouros escarabeíneos. Nas matrizes de interações, as espécies de besouros escarabeíneos foram dispostas nas linhas e as espécies de ácaros

foréticos, nas colunas. As entradas das matrizes de interações, que representam a força de interação entre o forético e o besouro hospedeiro, consistiram na abundância média da espécie de ácaro por indivíduo de besouro escarabeíneo. A partir dessas matrizes, foram construídas as redes de interações e calculadas as métricas que as caracterizaram utilizando o pacote “bipartite” (DORMANN *et al.*, 2018).

As redes de interações foram caracterizadas quanto à riqueza total de espécies, número de *links* por espécies, diversidade de Shannon de interações e robustez (TYLIANAKIS; TSCHARNTKE; LEWIS, 2007; MORALES-SILVA; SILVA; FARIA, 2023). A riqueza total de espécies é uma das medidas mais comuns para descrever o tamanho de uma rede de interações e foi obtida somando o número de espécies de ácaros e besouros escarabeíneos que compõem as redes amostradas (DEHLING, 2018). O número de *links* por espécie expressa a média de interações por espécie que compõe a rede, sendo calculado pela fórmula L/S , onde L representa o somatório de *links* e S o número de espécies encontrados nas redes de interações (DEHLING, 2018). A diversidade de Shannon de interações mede a diversidade dessas redes, levando em consideração a equitabilidade na distribuição das associações entre as espécies (BLÜTHGEN *et al.*, 2008). A robustez é uma medida direta de estabilidade e expressa a resistência da rede de interações a cascatas de extinções secundárias (DEHLING, 2018). Neste estudo, a robustez foi calculada considerando apenas o efeito da remoção de espécies de besouros escarabeíneos sobre as espécies de ácaros foréticos.

Para avaliar o impacto da conversão de florestas primárias em pastagens na estrutura da rede de interações, foram construídos modelos lineares de efeitos mistos generalizados (GLMM) utilizando o pacote “glmmTMB” (BROOKS *et al.*, 2017). Nos modelos construídos, as métricas que caracterizaram as redes de interações foram inseridas como variáveis respostas, os sistemas como fatores fixos e as áreas de coleta como fatores aleatórios. No GLMM utilizado para avaliar a diferença no tamanho das redes de interações entre floresta primárias e pastagens, foi utilizada a distribuição de erros de Poisson. Para as demais variáveis respostas, ou seja, diversidade de Shannon de interações, número de *links* por espécies e robustez, foi utilizada a família de distribuição Gaussiana. Todos os pressupostos do modelo foram checados utilizando o pacote “DHARma” (HARTIG, 2022).

Foi também analisada a dissimilaridade na composição de espécies e nas interações nas pastagens em relação às floretas primárias. Para isso, calculou-se a diversidade beta de espécies (β_s) e a diversidade beta de interações (β_{wn}) utilizando a função “betalinkr” do pacote “bipartite” (DORMANN *et al.*, 2018; POISOT *et al.*, 2012). Além disso, para visualizar possíveis diferenças na composição de espécies das redes de interações entre ácaros e besouros escarabeíneos, foi realizado um escalonamento multidimensional não métrico (NMDS). Para confirmar estatisticamente estas possíveis diferenças, foi conduzida uma análise de variância multivariada de permutação (PERMANOVA). Nestas análises acima mencionadas, foi utilizado o índice de similaridade de Bray-Curtis. Estes procedimentos estatísticos foram feitos utilizando o pacote “vegan” (OKSANEN *et al.*, 2022).

Após analisar os efeitos da mudança de uso do solo na estrutura das redes de interações foréticas, investigou-se como estas redes se comportaram ao longo de um gradiente de restauração. Primeiramente, foi avaliada a influência do tempo de restauração na estrutura das redes compostas por escarabeíneos e ácaros associados. Para isso, foram construídos modelos lineares generalizados (GLM), em que as métricas das redes de interações foram utilizadas como variáveis resposta e o tempo de restauração da área, como explicativa. Foi utilizada a distribuição de erros de Poisson para a riqueza de espécies e a Gaussiana para diversidade de Shannon de interações, número de *links* por espécies e robustez. As premissas do modelo foram checadas através dos gráficos de resíduos (CRAWLEY, 2012).

Além disso, examinou-se a influência do tempo de restauração na dissimilaridade na composição de espécies e de interações em relação aos sítios de referência. Então, calculou-se β_s e β_{wn} de cada uma das áreas com diferentes tempos de restauração em relação à floresta primária e a floresta secundária utilizando a função “multi_blinkr” do pacote bipartite (DORMANN *et al.*, 2018; POISOT *et al.*, 2012). Em seguida, construiu-se um GLM para cada uma das variáveis resposta utilizando a distribuição de erros Gaussiana para β_{WNFP} e β_{SFP} e a Gamma para β_{WNFS} e β_{SFS} .

Adicionalmente, foi avaliado se os valores das métricas das redes de interações tendem a convergir aos sistemas de referência ao longo do gradiente de restauração. Para comparar os valores destas métricas dos sítios em restauração com os sítios controle, as áreas foram inicialmente agrupadas em três categorias baseadas no estágio sucessional

em inicial (0–4 anos de restauração), intermediário (5–12 anos) e tardio (13– 18 anos) (CONAMA, 1994). As análises realizadas seguiram o mesmo procedimento e estrutura dos modelos mistos lineares generalizados (GLMM) realizados para comparar a estrutura das redes de interações entre florestas primárias e pastagens. No entanto, neste caso, os níveis da variável explicativa foram representados pelos estágios de restauração e os sítios referência (floresta primária e floresta secundária). Em seguida, foram realizadas análises de contrastes utilizando o pacote “emmeans” a fim de se comparar as métricas entre os pares de sistemas (LENTH, 2023).

Por fim, examinou-se se a composição da rede de interações foi semelhante entre os sistemas em diferentes estágios da restauração e os sítios de referência. Foi utilizada uma análise de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) para visualizar possíveis diferenças na composição de espécies das redes de interações. Para confirmar estatisticamente, foi realizada uma análise de variância multivariada de permutação (PERMANOVA) (OKSANEN *et al.*, 2022). A fim de se contrastar a composição dos estágios de restauração e dos sistemas de referência par a par, foi realizada posteriormente uma análise post-hoc usando a função “pairwise.adonis2” do pacote “pairwiseAdonis” (MARTINEZ, 2020). Todas as análises foram conduzidas no software R (R CORE TEAM, 2023).

3. RESULTADOS

Foi amostrado um total de 90 espécies e 10387 indivíduos considerando os besouros escarabeíneos e os ácaros foréticos que compõem as redes de interações de todos os sistemas avaliados. Deste total, 39 espécies e 2307 indivíduos pertencem ao grupo de besouros hospedeiros e 51 espécies e 8080 indivíduos, ao grupo de ácaros foréticos. Destas 51 espécies de ácaros foréticos, foram encontradas 26 nas florestas primárias (FP) e 3803 indivíduos, 32 espécies e 3557 indivíduos nas florestas secundárias (FS), 12 espécies e 61 indivíduos nas pastagens (PA), 13 espécies e 133 indivíduos no estágio inicial de restauração (IN), 16 espécies e 264 indivíduos no estágio intermediário (IT) e 21 espécies e 262 indivíduos no estágio tardio de restauração (TA). Em se tratando dos escarabeíneos hospedeiros, foram observadas 18 espécies e 979 indivíduos em FP, 19 espécies e 838 indivíduos em FS, 9 espécies e 155 indivíduos em PA, 5 espécies e 47

indivíduos em IN, 16 espécies e 210 indivíduos em IT, 14 espécies e 78 indivíduos em TA (Tabela S1).

Entre as espécies de besouros escarabeíneos e de ácaros foréticos que compõem as redes de interações estudadas, foi observada uma riqueza total de 171 interações. A floresta secundária apresentou a maior riqueza de interações, com 75 diferentes associações, seguida pela primária, com 73. A pastagem exótica, por sua vez, apresentou apenas 16 diferentes associações (Figura S3). Em se tratando das áreas em diferentes estágios de restauração, nas áreas em estágio inicial, intermediário e tardio de restauração, foram encontradas, respectivamente, 14, 27 e 38 interações (Figura S4). De acordo com a curva de acumulação de interações, a riqueza de interações observada foi menor que a esperada em todos os sistemas florestais, nas pastagens e nas áreas em diferentes idades de restauração (Figura S1). No entanto, levando-se em consideração a cobertura amostral de interações, na grande maioria dos sistemas, obteve-se uma amostragem superior a 75% do total de associações estimadas (Figura S2).

De acordo com as análises, a conversão de áreas de floresta primárias em pastagens exóticas influencia negativamente a estrutura das redes de interações foréticas entre ácaros e besouros escarabeíneos (Figura 1). As pastagens exóticas apresentaram uma rede de interações composta por um menor número de espécies, ($p < 0.001$, $X^2 = 27.40$), uma menor diversidade de Shannon de interações ($p = 0.001$; $X^2 = 14.491$) e um menor número de *links* por espécie ($p < 0.001$; $X^2 = 18.742$). Além disso, este sistema apresentou a rede com menor robustez, sendo, portanto, mais suscetível a perturbações ($p < 0.001$; $X^2 = 26.140$). Em relação à composição de espécies da rede de interações, os sistemas foram altamente dissimilares entre si ($\beta_s = 0.9310$). Levando em consideração a dissimilaridade de interações como um todo, a discrepância foi ainda maior, atingindo o nível máximo ($\beta_{wn} = 1.0$). A diferença na composição de espécies que fazem parte da rede interações foi confirmada pela PERMANOVA, que demonstrou haver diferenças significativas entre os sistemas ($p = 0.01$; $F = 13.941$, $R^2 = 0.635$) (Figura 2).

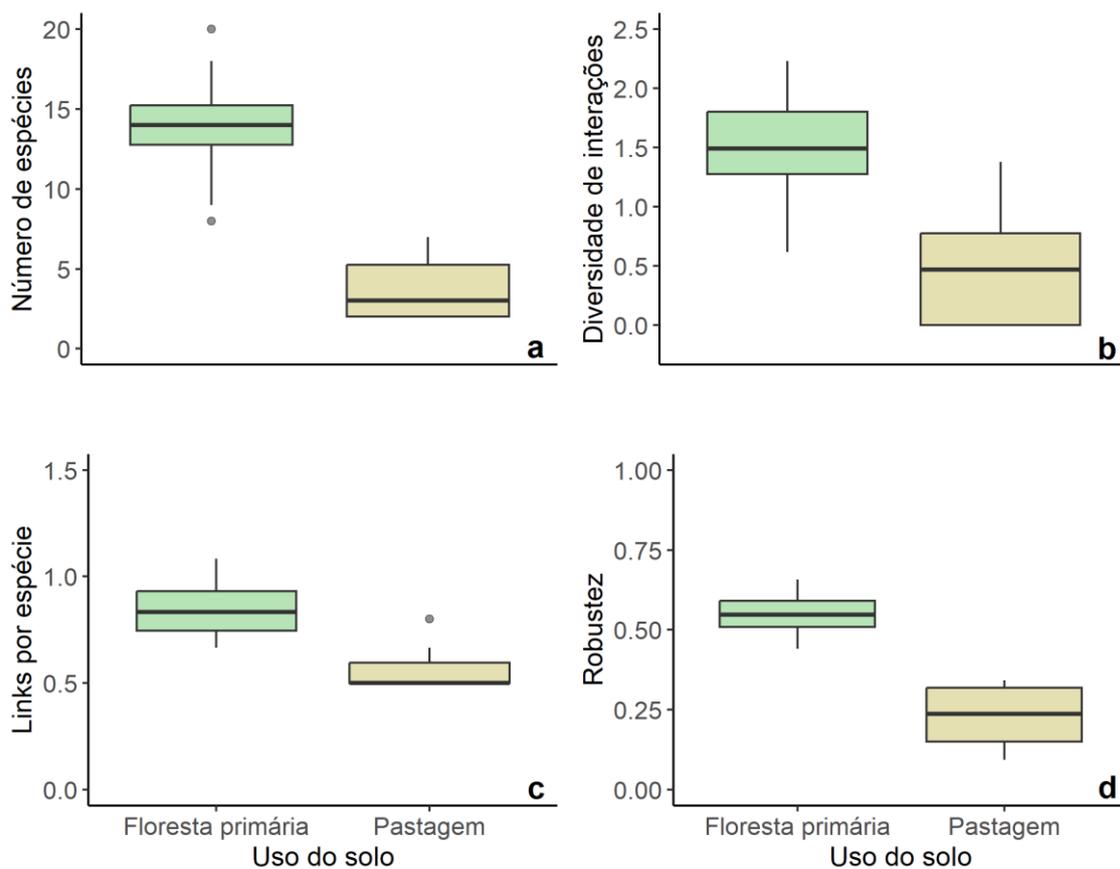


Figura 1: Comparação das propriedades das redes de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos entre dois usos do solo (Floresta primária e pastagem exótica): (a) Riqueza total de espécies que compõem a rede de interações; (b) Diversidade de Shannon de interações; (c) Número de *links* por espécie; (d) Robustez da rede interações considerando somente o nível superior (ácaros). Os *boxplots* verdes representam as florestas primárias e os beges, as pastagens. Todas as propriedades avaliadas representativas da estrutura da rede de interações dos sistemas diferiram entre si.

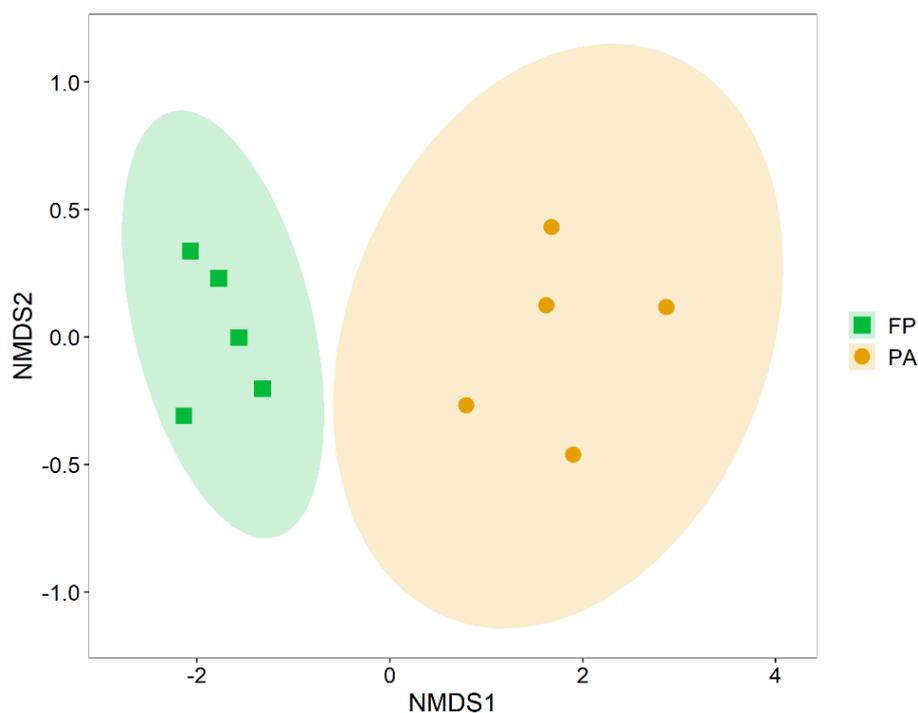


Figura 2: Análise de Escalonamento Multidimensional não métrico (NMDS) da composição de espécies baseada na matriz de distância de abundância de Bray-Curtis das espécies de ácaros e de besouros escarabeíneos e ácaros associados em florestas primárias (FP) e pastagens exóticas (PA).

Após a constatação de que a conversão de florestas primárias em pastagens altera a estrutura da rede de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos, verificou-se se estas propriedades foram influenciadas pela idade dos sítios em restauração. As análises demonstraram que nenhuma das métricas que caracterizaram a as redes de interações foi afetada pelo tempo de restauração (Figura 3). Sendo assim, a riqueza total de espécies ($p = 0.489$; $X^2 = 0.477$), a diversidade de Shannon de interações ($p = 0.129$; $X^2 = 2.299$), o número de *links* por espécie ($p = 0.209$; $X^2 = 1.599$) e a robustez ($p = 0.907$; $X^2 = 0.013$) da rede não aumentou com o tempo de restauração da área avaliada.

Em se tratando da diversidade β de espécies de ácaros foréticos e besouros escarabeíneos hospedeiros, foi encontrada uma relação negativa entre esta métrica e a idade da área em restauração levando em consideração ambos os sistemas de referência (FP e FS) (β_{SFP} : $p = 0.004$; $F = 11.770$; β_{SFS} : $p = 0.014$; $F = 8.045$). Sendo assim, quanto maior a idade da área em restauração, mais similar é a composição de espécies em relação à floresta primária e também à secundária (Figura 4 a, c). Já a diversidade β de interações não apresentou relação significativa com a idade da área em restauração para nenhum dos

sistemas de referência (β_{WNFP} : $p = 0.09$; $F = 3.183$; β_{WNFS} : $p = 0.09$; $F = 3.189$) (Figura 4 b, d).

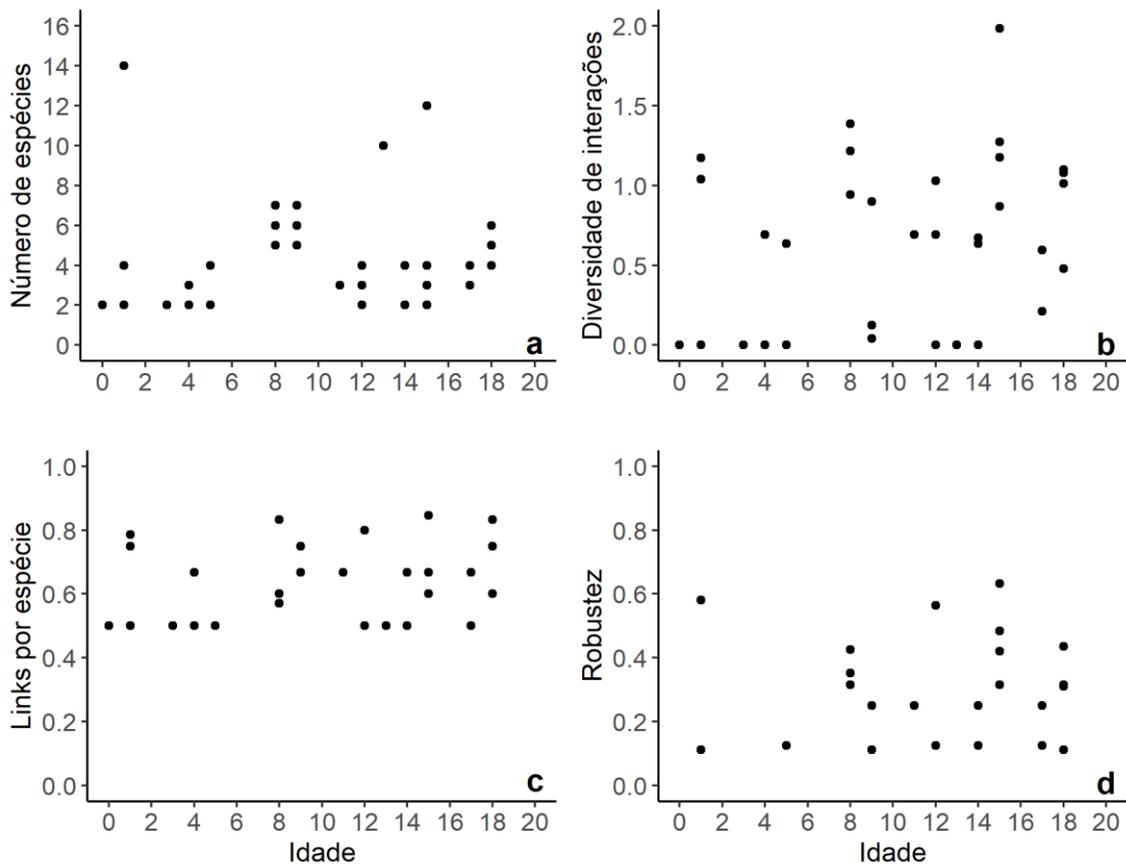


Figura 3: Relação entre a idade da restauração e as propriedades que representam as redes de interações composta por ácaros foréticos e besouros escarabeíneos hospedeiros: (a) Riqueza total de espécies que compõem a rede de interações; (b) Diversidade de Shannon de interações; (c) Número de *links* por espécie; (d) Robustez da rede interações considerando somente o nível superior (ácaros). Nenhuma das métricas apresentou uma relação significativa com a idade da restauração.

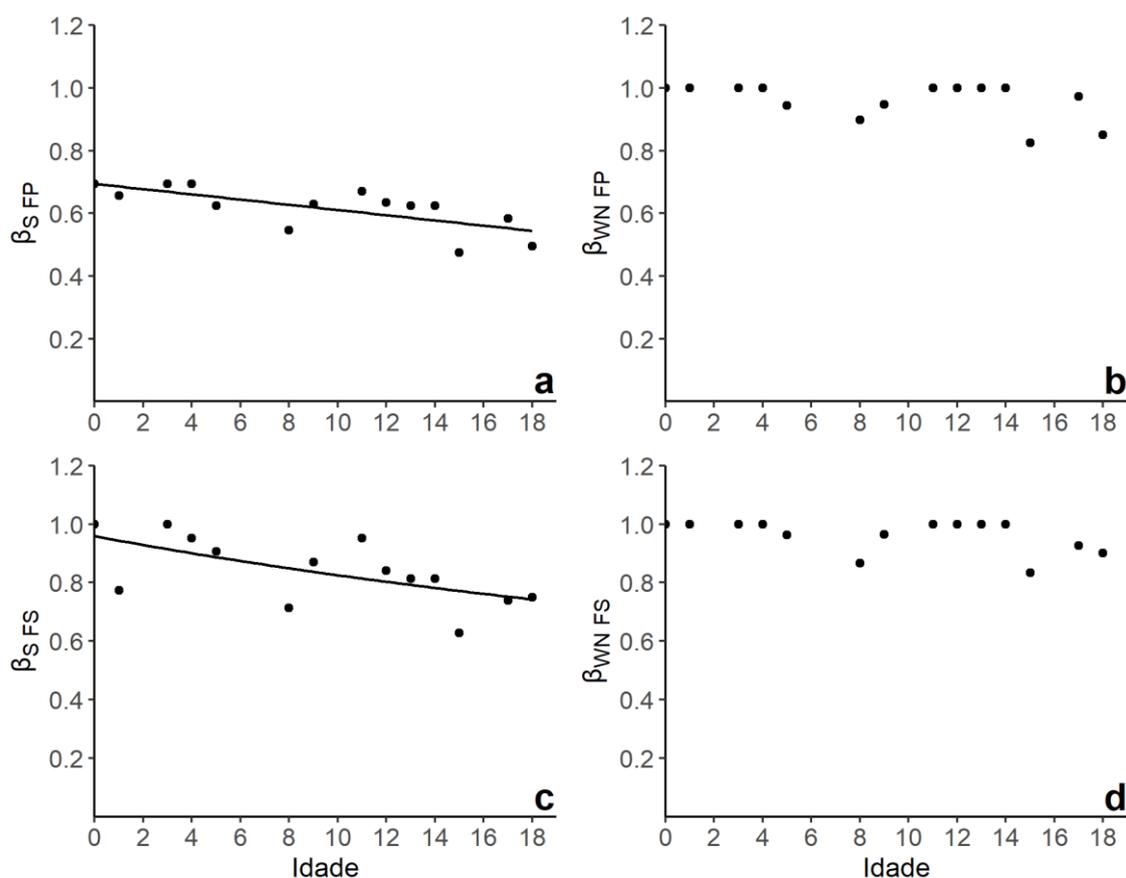


Figura 4: Relação significativa entre a idade da restauração e a dissimilaridade da composição de espécies da rede de interações entre ácaros e besouros escarabeíneos baseada na matriz de distância de Bray-Curtis em relação (a) floresta primária (FP) e (c) floresta secundária. Em (b) e (d) é possível observar a relação entre a dissimilaridade dos pares de interações e a idade da restauração, respectivamente, em relação a FP e FS.

A estrutura da rede de interações composta por besouros escarabeíneos e ácaros foréticos diferiram entre os sistemas avaliados considerando todas as propriedades avaliadas (Figura 5). Especificamente, o número de espécies que compõem a rede foi maior nos sistemas de referência, que não diferiram entre si, e menor nos três estágios de restauração, os quais apresentaram número de espécies similar ($p < 0.001$; $X^2 = 24.745$) (Figura 5 A). Em relação às demais propriedades, os sistemas de referência também apresentaram as maiores médias para diversidade de Shannon de interações ($p = 0.005$; $X^2 = 24.745$), número de *links* por espécie ($p < 0.001$; $X^2 = 23.207$) e robustez ($p < 0.001$; $X^2 = 30.823$) das redes de interações entre escarabeíneos e ácaros foréticos (Figura 5 B, C, D). Exceto em relação à robustez dos estágios iniciais, nenhum dos estágios em restauração se assemelharam aos sítios de referência de floresta primária (Figura 5 A, B, C, D). Este padrão se alterou ao se comparar a estrutura das redes de interações nos

diferentes estágios de restauração com as áreas de floresta secundária. Especificamente, o estágio tardio de restauração não diferiu estatisticamente das FS em relação a diversidade de Shannon de interações, quanto ao número de *links* por espécie (Figura 5 B, C). As áreas em estágio intermediário de restauração, por sua vez, não diferiram de FS em relação ao número de *links* por espécie (Figura 5 C).

Em relação a composição de espécies, os sistemas em restauração e os sítios de referência diferiram estatisticamente entre si (PERMANOVA: $p < 0.001$; $F = 3.706$; $R^2 = 0.438$) (Figura 6). Ao realizar os testes pareados entre os sistemas, constatou-se que a composição de todas as áreas em restauração foi estatisticamente diferente dos sítios de referência FP e FS. Tais sítios de referência, por sua vez, não diferiram entre si, apresentando uma composição de espécies de ácaros foréticos e besouros escarabeíneos hospedeiros similar (Tabela 1).

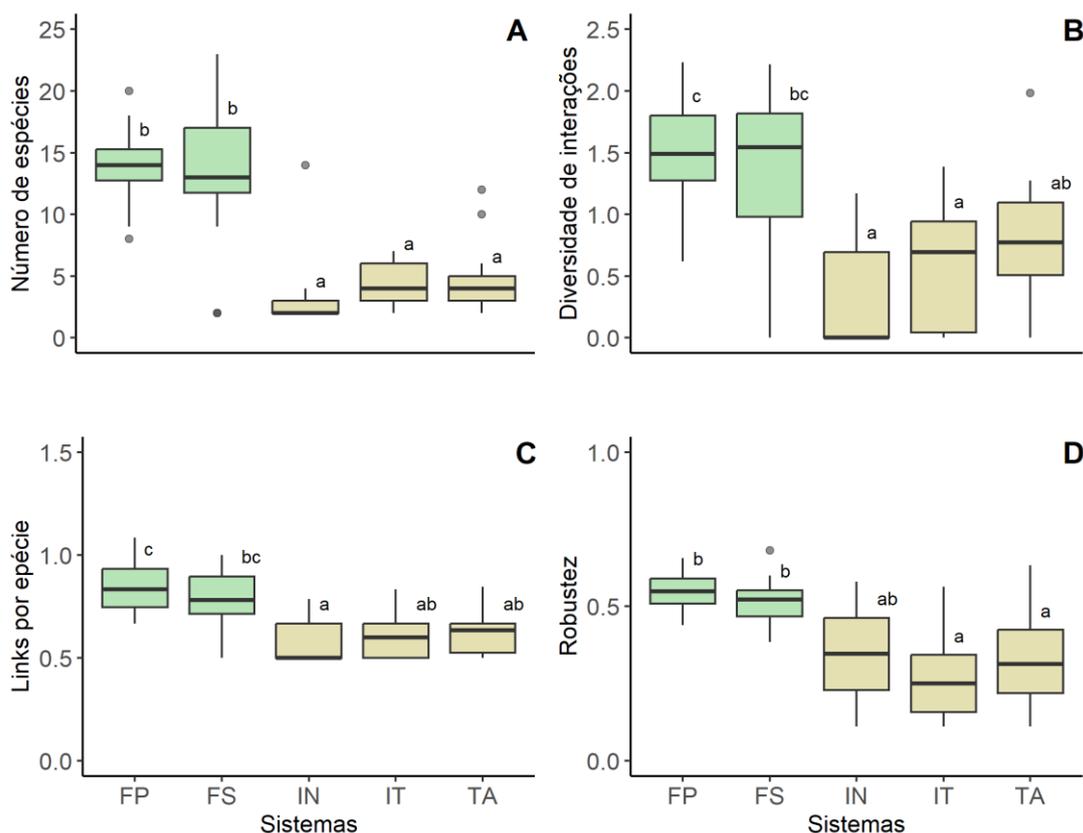


Figura 5: Comparação da estrutura da rede de interações composta por besouros escarabeíneos e ácaros foréticos entre diferentes tipos de habitat (FP = Floresta primária, FS = Floresta secundária; IN = estágio inicial da restauração; IT = estágio intermediário de restauração e TA = estágio tardio de restauração): (A) Riqueza total de espécies que compõem a rede de interações; (B) Diversidade de Shannon de interações; (C) Número de *links* por espécie; (D) Robustez da rede interações

considerando somente o nível superior (ácaros). Os “boxplots” verdes representam a floresta primária e a floresta secundária, que foram consideradas os sítios de referência e os begos os diferentes estágios de restauração. Todas as propriedades avaliadas diferiram entre si. As letras minúsculas próximas às caixas representam as “compact letter display”, sendo que os sistemas que não compartilham letras são significativamente diferentes entre si baseadas nas médias marginais estimadas ao nível de 95% de significância.

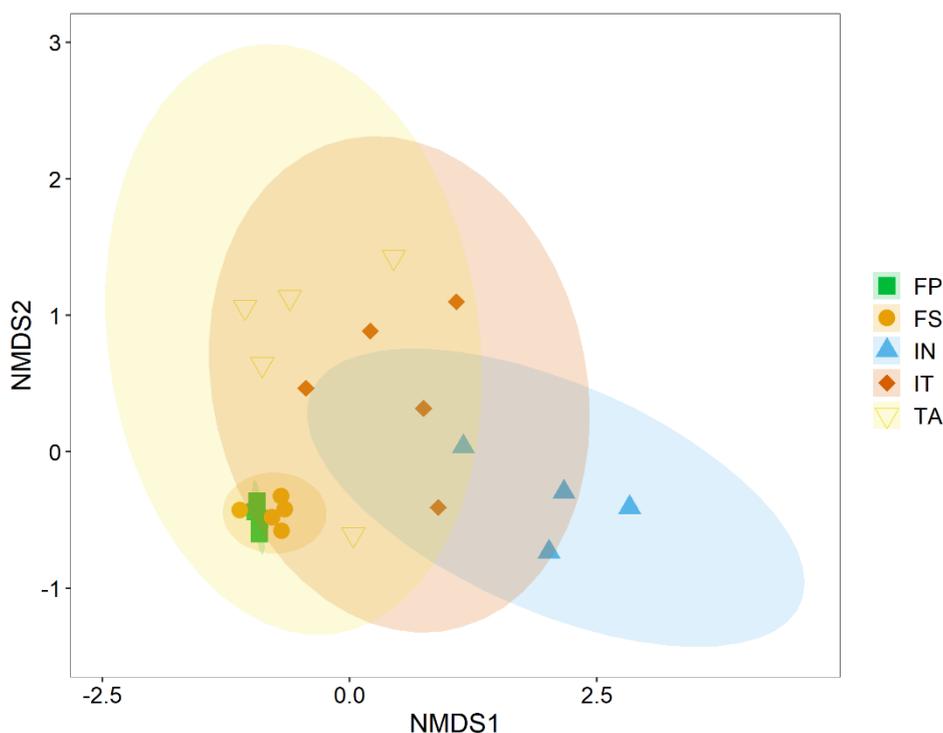


Figura 6: Análise de Escalonamento Multidimensional não métrica (NMDS) da composição de espécies baseada na matriz de distância de abundância de Bray-Curtis das espécies de besouros escarabeíneos e ácaros associados em diferentes tipos de habitat (FP = Floresta primária, FS = Floresta secundária; IN = estágio inicial da restauração; IT = estágio intermediário da restauração e TA = estágio tardio de restauração).

Tabela 1: Comparação par a par da composição de espécies das redes de interações entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos entre os sistemas de referência e as diferentes idades de restauração: FP = floresta primária; FS = floresta secundária; TA = estágio tardio de restauração; IT = estágio intermediário de restauração; IN = estágio inicial de restauração.

	R ²	F	p
FP-FS	0.1557	1.4762	0.194
FP-TA	0.3972	5.2716	0.008
FP-IT	0.4069	5.4883	0.008
FP-IN	0.6028	10.625	0.006
FS-TA	0.2874	3.226	0.017
FS-IT	0.3083	3.567	0.008
FS-IN	0.4903	6.7262	0.006
TA-IT	0.0923	0.8136	0.693
TA-IN	0.2794	2.7141	0.008
IT-IN	0.2552	2.4076	0.007

4. DISCUSSÃO

A conversão de florestas primárias em pastagens resulta na simplificação das redes de interações envolvendo besouros escarabeíneos hospedeiros e ácaros foréticos. Além desta simplificação, refletida pela redução no número total de espécies, diversidade de Shannon de interações e no número de *links* por espécies, a mudança de uso do solo leva a diminuição da robustez das redes de interações. Sendo assim, além de menos complexas, as redes de interações presentes nas pastagens são menos estáveis, e, conseqüentemente mais vulneráveis a perturbações. Observou-se que estes sistemas apresentaram ainda alta dissimilaridade em termos de composição de espécies, o que foi confirmado estatisticamente, e, também, em relação a composição das interações.

As redes de interações em pastagens exóticas, em comparação com as florestas primárias, se mostraram visualmente menores, com menor número de espécies e de conexões, corroborando com estudos que avaliaram os efeitos de impactos antrópicos nas redes de interações (CARMAN; JENKINS, 2016; VABERGEN *et al.*, 2017). A redução no tamanho destas redes de interações em pastagens pode ser atribuída a perda de espécies de ácaros e de besouros especializados em ambientes florestais. Essas espécies podem não sobreviver em habitats abertos devido às mudanças na estrutura, simplificação da vegetação e condições microclimáticas desfavoráveis, o que pode levar à sua extinção local em pastagens (BUCHI; VUILLEUMIER, 2014). Vários estudos demonstraram a redução da diversidade de besouros escarabeíneos em resposta à modificação de ambientes naturais (GUERRA-ALONSO; ZURITA; BELLOCQ, 2019; MACHADO *et al.*, 2023; MACIEL *et al.*, 2023). A comunidade de ácaros responde de maneira semelhante, exibindo menor diversidade em sistemas antropizados, especialmente em pastagens estruturalmente homogêneas (MINOR; CIANCIOLO, 2007; WEHNER *et al.*, 2021).

A menor complexidade observada nas redes de interações das pastagens também pode ser atribuída a perda de associações especialistas entre ácaros foréticos e besouros hospedeiros. Essas associações são vulneráveis a perturbações, sendo as primeiras a desaparecerem frente a cascatas de extinções secundárias (AIZEN; SABATINO; TYLIANAKIS, 2012; TYLIANAKIS *et al.*, 2008). De fato, algumas espécies de ácaros foréticos têm uma relação especialista com seus besouros escarabeíneos carreadores (THITE; MORRAN; ROODE, 2016). Por exemplo, Niogret, Jean-Pierre e Bertrand

(2009), caracterizaram algumas espécies da família Macrochelidae como extenoxenas em relação aos besouros carreadores. Portanto, o desaparecimento de poucas espécies hospedeiras pode ser suficiente para causar a extinção local dos ácaros associados, e, conseqüentemente a perda de interações especialistas e empobrecimento destas redes interações (AIZEN; SABATINO; TYLIANAKIS, 2012; BUCHI; VUILLEUMIER, 2014).

No que se refere especificamente ao número de *links* por espécie, uma métrica que reflete o número de interações nos sistemas, os valores menores nas pastagens podem ser atribuídos, possivelmente, à menor abundância de organismos encontrados nesse ambiente (TYLIANAKIS; MORRIS, 2017). A abundância das espécies que compõem as redes de interações ecológicas está positivamente relacionada à probabilidade de encontro entre os organismos que potencialmente se associam (SOARES; FERREIRA; LOPES, 2017). Portanto, as perturbações resultantes da mudança no uso do solo podem ter reduzido a abundância de certas espécies de ácaros e besouros escarabeíneos a níveis tão baixos que a taxa de encontro entre eles também diminuiu ou foi anulada, afetando suas conexões (TYLIANAKIS *et al.*, 2010; TYLIANAKIS; MORRIS, 2017).

Além disso, foi observado que nas pastagens, diferentemente das florestas primárias, as redes de interações foréticas foram dominadas por poucas interações extremamente fortes. Isso resultou em uma menor diversidade de Shannon de interações, indicando que as conexões não são distribuídas de forma homogênea (LANDI *et al.*, 2018). Essa observação é consistente com o estudo de Tylianakis, Tschardt e Lewis (2007), que notaram que as redes compostas por parasitoides e hospedeiros em pastagens e áreas de agricultura eram dominadas por uma única interação forte, tornando-as menos equitativas em comparação com habitats de florestas conservadas.

A simplificação das redes de interações causada pela mudança do uso do solo, representada pela menor riqueza, diversidade de Shannon nas interações e número de *links* por espécie observados nas pastagens, pode ter impactado negativamente sua estabilidade nesses ecossistemas (LANDI *et al.*, 2018). Diversos autores observaram o efeito negativo da menor complexidade nas redes de interações perturbadas em sua estabilidade (VAN ALTENA; HEMERICK; RUITER, 2016; DUNNE; WILLIAMS, 2009). Redes de interações menos diversas podem apresentar menor redundância funcional e, com isso, menor resistência ou resiliência a flutuações populacionais e a

cascatas de extinções secundárias (BLÜTHGEN; KLEIN, 2011; LANDI *et al.*, 2018; TSCHARNTKE; TYLIANAKIS; LEWIS, 2007). Nesse contexto, uma rede de interações, por exemplo, com maior número de espécies de besouros escarabeíneos pode ser particularmente relevante para a manutenção de espécies de ácaros generalistas (JOHNSON *et al.*, 2014; SUWEIS *et al.*, 2015). Isso porque uma maior disponibilidade de espécies carreadoras pode permitir que, mesmo que um hospedeiro seja perdido, estes foréticos generalistas dispersem na paisagem (THITE; MORRAN; ROODE, 2016).

A conversão de florestas primárias em pastagens também influenciou a composição de espécies das redes de interações foréticas, a qual foi altamente dissimilar em relação às florestas primárias. Esses resultados estão em concordância com estudos que compararam a composição de espécies de ácaros e besouros escarabeíneos em ambientes naturais e antropizados (MACIEL *et al.*, 2023; WEHNER *et al.*, 2021). Essa diferença na identidade e distribuição das espécies nos sistemas provavelmente está relacionada a diferenças na estrutura da vegetação e condições microclimáticas que eles apresentam (GIDAY, 2018). Estes fatores funcionam como filtros ambientais, selecionando um conjunto específico de espécies em ambientes abertos como as pastagens, que diferem daquele de ambientes mais complexos como as florestas primárias (MARIBIE *et al.*, 2011). Além disso, a composição de interações foi altamente dissimilar entre os sistemas, muito provavelmente devido às alterações na composição de espécies (DEHLING *et al.*, 2020).

Diante dos efeitos da mudança do uso do solo nas propriedades das redes de interações foréticas, torna-se evidente a importância da restauração para a conservação destas associações. Os resultados deste estudo revelaram que, apesar da composição de espécies das redes de interações tender a ser mais similar a ambos os sistemas de referência, nenhum dos atributos avaliados foi influenciado pelo tempo de restauração. Era esperado que, ao longo do gradiente de transição entre áreas abertas e sistemas com maior heterogeneidade da vegetação e cobertura de dossel, houvesse um aumento na complexidade e robustez das redes de interações, bem como uma redução na dissimilaridade de interações em relação aos sistemas de referência (MORENO-MATEOS *et al.*, 2017). No entanto, apesar destes resultados contrariarem as expectativas, tais achados estão alinhados com o observado por Noreika e colaboradores (2019). Esses pesquisadores, ao investigarem a recuperação das redes de interações entre plantas e

polinizadores após a restauração de áreas de pastagens, constataram que o tamanho das redes, o número de conexões e a conectividade delas não foram afetados pelo tempo decorrido desde o início da restauração. No presente estudo, também foi avaliada a robustez da rede interações, a qual não demonstrou resposta ao tempo de restauração. Acredita-se que este resultado seja um reflexo da não responsividade das demais métricas analisadas, as quais influenciam diretamente a estabilidade das redes de interações (LANDI *et al.*, 2018).

Embora não tenha havido resposta ao gradiente temporal, foi observado que as propriedades das redes de interações foréticas podem indicar o status de restauração do ecossistema ao se contrastar os diferentes estágios de restauração com os sítios de referência. Contrariando as hipóteses, o número total de espécies nas redes de interações em áreas restauradas foi significativamente inferior ao encontrado em florestas primárias e secundárias. Além disso, a composição de espécies de besouros hospedeiros e ácaros associados também diferiu entre os sistemas em restauração e os sítios de referência. Esses resultados sugerem que 18 anos podem não ter sido suficientes para restaurar estas propriedades das redes de interações (AUDINO; LOUZADA; COMITA, 2014). Isso pode estar relacionado à não recuperação de fatores bióticos, relacionados, por exemplo, a obtenção de recursos alimentares das espécies que compõem as redes de interações. Besouros escarabeíneos hospedeiros se alimentam principalmente de fezes de vertebrados, especialmente de mamíferos, sendo altamente dependentes desse grupo (FUZESSY *et al.*, 2021). A comunidade de mamíferos pode levar décadas para se reestabelecer, não tendo sido o tempo de restauração das áreas estudadas provavelmente suficiente para a reestruturação dessa comunidade (LAWR; MUPEPELE; KLEIN, 2019). Como resultado, a comunidade de besouros escarabeíneos também pode não ter se recuperado (AUDINO; LOUZADA; COMITA, 2014; FUZESSY *et al.*, 2021). Com a redução da riqueza de espécies de escarabeíneos, os ácaros foréticos, especialmente as espécies estenoxenas em relação aos hospedeiros, também podem ter tido sua riqueza diminuída, levando ao empobrecimento das redes de interações em áreas em restauração (NORIEGA *et al.*, 2022; THITE; MORRAN; ROODE, 2016).

Com exceção da robustez das florestas em estágio inicial de restauração, nenhuma das demais propriedades das redes de interações se assemelhou aos valores de referência das florestas primárias. Devoto e colaboradores (2012), em um dos poucos estudos que

compararam os resultados da restauração com sítios de referência de florestas primárias, descobriram que a diversidade de interações era substancialmente menor em áreas em restauração com pelo menos 15 anos desde o início do programa. Quando são considerados estudos que se concentram apenas em aspectos taxonômicos da estrutura das comunidades biológicas, resultados que indicam que a complexidade das comunidades não atingiu os valores de referência são ainda mais comuns (ROMANELLI *et al.*, 2022). Estes estudos abrangem diversos taxa, incluindo invertebrados (AUDINO; LOUZADA; COMITA, 2014; DUNN, 2004).

No entanto, ao se considerar florestas secundárias como sistema de referência, observou-se uma recuperação parcial da complexidade das redes de interações. As florestas secundárias com idades entre 30 e 40 anos, como as amostradas neste estudo, podem ser consideradas como metas intermediárias para a restauração da biodiversidade e das funções ecossistêmicas (LONDE *et al.*, 2020). Isso deve-se ao fato de que estes sistemas podem sustentar uma alta diversidade de espécies, desempenhando um papel crucial na conservação da biodiversidade animal, especialmente quando a conservação de florestas primárias não é viável. As áreas em estágio avançado de restauração deste estudo exibiram níveis comparáveis de diversidade de Shannon de interações e número de *links* por espécie em relação a florestas secundárias. Sendo assim, a recuperação da complexidade das redes de interações parece ter sido parcialmente bem-sucedida, contribuindo positivamente para a conservação dessas redes de interações foréticas (LONDE *et al.*, 2020; ROMANELLI *et al.*, 2022). Apesar disso, a estabilidade das redes de interações não foi restaurada nos estágios intermediário e avançado de restauração. Isso sugere que, embora parcialmente mais complexas, as redes em áreas em restauração permanecem ainda mais suscetíveis a perturbações (LANDI *et al.*, 2018). Provavelmente, mais tempo será necessário para que essas redes de interações se reorganizem e alcancem uma estrutura estável (AUDINO; LOUZADA; COMITA, 2014; ROMANELLI *et al.*, 2022).

5. CONCLUSÃO

Este estudo abordou o impacto da conversão de florestas primárias do bioma Mata Atlântica em pastagens nas redes de interações foréticas, bem como a resiliência destas a esta mudança do uso do solo frente a restauração desses ecossistemas. Os resultados desse

trabalho demonstram ocorrer uma simplificação das redes de interações foréticas nesse sistema antropizado. Além do empobrecimento, a mudança do uso do solo levou à diminuição da estabilidade destas associações, tornando estas redes mais suscetíveis a perturbações. Essas alterações nas propriedades das redes de interações podem ter implicações no funcionamento dos ecossistemas. Isso porque a diminuição na complexidade pode indicar uma menor complementariedade funcional, e consequentemente, menor eficácia na realização de funções ecológicas como controle populacional de espécies de interesse médico-veterinário e ciclagem de nutrientes (DEVOTO *et al.*, 2012). Ainda, a menor estabilidade nas redes de interações indicam que a manutenção das funções ecológicas realizadas por ácaros foréticos pode ficar comprometida diante de mudanças ambientais que afetem as populações de besouros escarabeíneos (AZEVEDO *et al.*, 2018; PEROTTI; MARIATEGUI; SPEICYS, 2000).

Além disso, os achados deste trabalho demonstram que, mesmo após 18 anos do início da restauração em áreas florestais previamente convertidas em pastagens, a complexidade das redes de interações foréticas não se recupera completamente. Essa limitação na recuperação da complexidade parece contribuir para a falta de estabilidade dos sistemas, deixando as áreas em restauração altamente vulneráveis a cascata de extinções secundárias desencadeadas por perturbações ambientais. Portanto, dado que as propriedades das redes de interações podem estar diretamente ligadas às funções realizadas pelas espécies que a compõem, a restauração ecológica pode não ter recuperado plenamente o funcionamento ecossistêmico das áreas impactadas. Nesse contexto, as redes de interações foréticas surgem como uma ferramenta valiosa para avaliar os verdadeiros impactos das mudanças no uso do solo na biodiversidade. Além disso, elas constituem uma ferramenta promissora na avaliação dos resultados da restauração ecológica em sistemas previamente degradados. Esses resultados têm implicações significativas para o desenvolvimento de estratégias de conservação mais eficazes, que devem considerar não apenas a preservação de espécies de forma isolada, mas também a conservação das redes de interações em sua totalidade, incluindo sua complexidade e estabilidade.

REFERÊNCIAS

AERTS, R.; HONNAY, O. Forest restoration, biodiversity and ecosystem functioning.

BMC ecology, v. 11, n. 1, p. 1–10, 2011.

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.

ALVARES, C. A. *et al.* Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.

AUDINO, L. D.; LOUZADA, J.; COMITA, L. Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: Is it possible to recover species and functional diversity? **Biological Conservation**, v. 169, p. 248–257, 2014.

BLÜTHGEN, N. *et al.* What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits?. **Ecology**, v. 89, n. 12, p. 1–24, 2008.

BLÜTHGEN, N.; KLEIN, A. M. Functional complementarity and specialisation: the role of biodiversity in plant–pollinator interactions. **Basic and Applied Ecology**, v. 12, n. 4, p. 282–291, 2011.

BOWLER, D. E.; BENTON, T. G. Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 80, n. 2, p. 205–225, 2005.

BROOKS, M. E. *et al.* glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. **The R Journal**, v.9, n.2, p. 378–400, 2017.

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.

CARMAN, K.; JENKINS, D. G. Comparing diversity to flower-bee interaction networks reveals unsuccessful foraging of native bees in disturbed habitats. **Biological Conservation**, v. 202, p. 110–118, 2016.

CARMO, J. B. *et al.* Conversion of the coastal Atlantic forest to pasture: Consequences for the nitrogen cycle and soil greenhouse gas emissions. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 148, p. 37–43, 2012.

CRAWLEY, M. J. **The R book**. Reino Unido: John Wiley & Sons, 2012.

CRISTO, S. C. *et al.* Leaf-litter entomofauna as a parameter to evaluate areas under ecological restoration. **Floresta e Ambiente**, v. 26, 2019.

DAVISON, C. W.; RAHBEK, C.; MORUETA-HOLME, N. Land-use change and biodiversity: Challenges for assembling evidence on the greatest threat to nature. **Global Change Biology**, v. 27, n. 21, p. 5414–5429, 2021.

DEHLING, D. 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.

DEHLING, D. M. *et al.* Similar composition of functional roles in Andean seed-dispersal networks, despite high species and interaction turnover. **Ecology**, v. 101, n. 7, p.1–11, 2020.

DELZEIT, R. *et al.* Forest restoration: Expanding agriculture. **Science**, v. 366, n. 6463, p. 316, 2019.

DEVOTO, M. *et al.* Understanding and planning ecological restoration of plant-pollinator networks. **Ecology Letters**, v. 15, n. 4, p. 319–328, 2012.

DINIZ, M. F. *et al.* How 30 years of land-use changes have affected habitat suitability and connectivity for Atlantic Forest species. **Biological Conservation**, v. 274, p. 10–37, 2022.

DORMANN, C. F. *et al.* Package “bipartite”. 2012. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/project.org/web/packages/bipartite/bipartite.pdf>>. Acesso em: 01 jan.2023.

DUNN, R. R. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. **Conservation Biology**, v. 18, n. 2, p. 302–309, 2004.

DUNNE, J. A.; WILLIAMS, R. J. Cascading extinctions and community collapse in model food webs. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 364, n. 1524, p. 1711–1723, 2009.

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**, v. 6, n. 5, p. 598–606, 2013.

FARIA, D. *et al.* The breakdown of ecosystem functionality driven by deforestation in a global biodiversity hotspot. **Biological Conservation**, v. 283, p. 110–126, 2023.

FORTUNA, M. A.; KRISHNA, A.; BASCOMPTE, J. Habitat loss and the disassembly of mutualistic networks. **Oikos**, v. 122, n. 6, p. 938–942, 2013.

FUZESSY, L. F. *et al.* Identifying the anthropogenic drivers of declines in tropical dung beetle communities and functions. **Biological Conservation**, v. 256, p. 1–11, 2021.

GENES, L.; DIRZO, R. Restoration of plant-animal interactions in terrestrial ecosystems. **Biological Conservation**, v. 265, p. 1–11, 2022.

GIBBS, J. P.; STANTON, E. J. Habitat fragmentation and arthropod community change: carrion beetles, phoretic mites, and flies. **Ecological Applications**, v. 11, n. 1, p. 79–85, 2001.

GIDAY, K. *et al.* Effects of livestock grazing on key vegetation attributes of a remnant forest reserve: The case of Desa'a a Forest in northern Ethiopia. **Global Ecology and**

Conservation, v. 14, 2018.

GÓMEZ-CIFUENTES, A. *et al.* Influence of land use on the taxonomic and functional diversity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the southern Atlantic forest of Argentina. **Journal of Insect Conservation**, v. 21, n. 1, p. 147–156, 2017.

GUERRA-ALONSO, C. B.; ZURITA, G. A.; BELLOCQ, M. I. Livestock areas with canopy cover sustain dung beetle diversity in the humid subtropical Chaco forest. **Insect Conservation and Diversity**, v. 12, n. 4, p. 296–308, 2019.

HARTIG, F. DHARMA: Residual diagnostics for hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.6. Software. 2022. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>>. Acesso em: 20 mar. 2023.

HARVEY, E. *et al.* Bridging ecology and conservation: from ecological networks to ecosystem function. **Journal of Applied Ecology**, v. 54, n. 2, p. 371–379, 2017.

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

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. Manual técnico da vegetação brasileira. Produção da Pecuária Municipal. [S.l: s.n.], 2012.

JOHNSON, S. *et al.* Trophic coherence determines food-web stability. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 50, p. 1–6, 2014.

LALIBERTÉ, E. *et al.* Deforestation homogenizes tropical parasitoid – host networks. **Ecology**, 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**, v. 60, n. 4, p. 319–345, 2018.

LONDE, V. *et al.* Reference and comparison values for ecological indicators in assessing restoration areas in the Atlantic Forest. **Ecological Indicators**, v. 110, p. 1–9, 2020.

MACHADO, A. F. *et al.* Severe simplification of the structure of dung beetle assemblages in neotropical soybean croplands regardless of the native vegetation domain. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 357, p. 1–12, 2023.

MACIEL, R. *et al.* Tropical savanna conversion to exotic pastures negatively affects taxonomic and functional diversity of dung beetle assemblages, but not dung removal. **Insect Conservation and Diversity**, p. 1–12, 2023.

MAGNAGO, L. F. S. *et al.* Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic forest fragments. **Biodiversity and Conservation**, v. 24, n. 9, p. 2305–2318, 2015.

MARIBIE, C. W. *et al.* Abundance and diversity of soil mites (Acari) along gradient of land use types in Taita Taveta, Kenya. **Tropical and Subtropical Agroecosystems**, v.

13, p. 11–26, 2011.

MARTINEZ, A. P. **pairwiseAdonis**: Pairwise Multilevel Comparison using Adonis. Community ecology package, R package version 0.4.1. Software. 2020. Disponível em: <<https://github.com/pmartinezarbizu/pairwiseAdonis>>. Acesso em: 20 mar. 2023.

MINOR, M. A.; CIANCIOLO, J. M. Diversity of soil mites (Acari: Oribatida, Mesostigmata) along a gradient of land use types in New York. **Applied Soil Ecology**, v. 35, n. 1, p. 140–153, 2007.

MORALES-SILVA, T.; SILVA, B. C.; FARIA, L. D. B. Soil contamination with permissible levels of lead negatively affects the community of plant-associated insects: A case of study with kale. **Environmental Pollution**, v. 304, p. 1–9, 2022.

MORENO-MATEOS, D. *et al.* The long-term restoration of ecosystem complexity. **Nature Ecology & Evolution**, v. 4, n. 5, p. 676–685, 2020.

NEWBOLD, T. *et al.* Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. **Nature**, v. 520, n. 7545, p. 45–50, 2015.

NOREIKA, N. *et al.* Pollinator foraging flexibility mediates rapid plant-pollinator network restoration in semi-natural grasslands. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 1–11, 2019.

OKSANEN, J. *et al.* **The vegan package**. Community ecology package, R package version 2.6-4. Software. 2022. Disponível em: <<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>>. Acesso em: 17 mar. 2023.

PALMER, M. A.; AMBROSE, R. F.; POFF, N. L. R. Ecological theory and community restoration ecology. **Restoration ecology**, v. 5, n. 4, p. 291–300, 1997.

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

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

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

POISOT, T. *et al.* The dissimilarity of species interaction networks. **Ecology Letters**, v. 15, p. 1353–1361, 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.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2023. Disponível em: <<http://www.R-project.org>>. Acesso em: 05 jan. 2023.

- RAIMUNDO, R. L. G; GUIMARÃES, P. R.; EVANS, D. M. Adaptive networks for restoration ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 33, n. 9, p. 664–675, 2018.
- ROMANELLI, J. P. *et al.* Biodiversity responses to restoration across the Brazilian Atlantic Forest. **Science of The Total Environment**, v. 821, p.1–10, 2022.
- SILVA, F. R. *et al.* The restoration of tropical seed dispersal networks. **Restoration Ecology**, v. 23, n. 6, p. 1–9, 2015.
- SILVEIRA, J. G. *et al.* Land use, land cover change and sustainable intensification of agriculture and livestock in the Amazon and the atlantic forest in Brazil. **Sustainability**, v. 14, n. 5, p. 1–23, 2022.
- SOARES, R. G. S.; FERREIRA, P. A.; LOPES, L. E. Can plant-pollinator network metrics indicate environmental quality? **Ecological Indicators**, v. 78, p. 361–370, 2017.
- SOUZA, C. M. Jr. *et al.* Reconstructing three decades of land use and land cover changes in brazilian biomes with landsat archive and earth engine. **Remote Sensing**, v. 12, n. 17, p. 1–27, 2020.
- SUWEIS, S. *et al.* Effect of localization on the stability of mutualistic ecological networks. **Nature communications**, v. 6, n. 1, p. 1–7, 2015.
- THITE, P. S. W.; MORRAN, L.; ROODE, J. Phoresy. **Current Biology**, v. 15, n. 5, p. 477–491, 2016.
- THOMAZ, E. L.; NUNES, D. D.; WATANABE, M. Effects of tropical forest conversion on soil and aquatic systems in southwestern Brazilian Amazonia: A synthesis. **Environmental research**, v. 183, 2020.
- TYLIANAKIS, J. M. *et al.* Conservation of species interaction networks. **Biological Conservation**, v. 143, n. 10, p. 2270–2279, 2010.
- TYLIANAKIS, J. M. *et al.* Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. **Ecology Letters**, v. 11, n. 12, p. 1351–1363, 2008.
- TYLIANAKIS, J. M.; MORRIS, R. J. Ecological networks across environmental gradients. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 48, n. 1, p. 25–48, 2017.
- TYLIANAKIS, J. M.; TSCHARNTKE, T.; LEWIS, O. T. Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs. **Nature**, v. 445, n. 7124, p. 202–205, 2007.
- VAN ALTENA, C.; HEMERIK, L.; DE RUITER, P. C. Food web stability and weighted connectance: the complexity-stability debate revisited. **Theoretical Ecology**, v. 9, p. 49–58, 2016.
- VANBERGEN, A. J. *et al.* Network size, structure and mutualism dependence affect the propensity for plant–pollinator extinction cascades. **Functional Ecology**, v. 31, n. 6,

p. 1285–1293, 2017.

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

WEHNER, K. *et al.* How land-use intensity affects sexual and parthenogenetic oribatid mites in temperate forests and grasslands in Germany. **Experimental and Applied Acarology**, v. 83, p. 343–373, 2021.

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

YANG, X. *et al.* Community characteristics and distribution patterns of soil fauna after vegetation restoration in the northern Loess Plateau. **Ecological Indicators**, v. 122, p. 1–11, 2021.

MATERIAL SUPLEMENTAR

1. Suficiência amostral

Para avaliar a suficiência amostral, foi construída uma curva de acumulação de interações para cada um dos sistemas avaliados, incluindo floresta primária, floresta secundária, pastagem e as áreas em restauração de cada idade individualmente usando a função “speccaccum” do pacote “vegan” (OKSANEN *et al.*, 2022). 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. Sendo assim, foram construídas matrizes nas quais as espécies de besouros foram inseridas nas linhas e as espécies de ácaros, inseridas nas colunas. As entradas das matrizes foram constituídas pela abundância das espécies de ácaros encontradas em cada espécie de escarabeíneo. A curva de acumulação de espécies utilizada foi a baseada em indivíduos, a qual relaciona o número de espécies coletadas com o número de indivíduos amostrados na comunidade (GOTELLI; COWELL, 2011). Estas análises foram realizadas no software R (R CORE TEAM, 2023).

Além disso, de maneira complementar, foi avaliada a cobertura da amostragem das interações utilizando o método proposto por Macgregor, Evans e Pocock (2017). O método utilizado foi o SC_{w1} , que calcula a proporção de interações coletadas em relação ao total estimado baseando-se na frequência de interações. Neste caso, a frequência de interações foi representada pelo número de indivíduos do nível superior interagindo com determinada espécie de escarabeíneo do nível inferior. O estimador utilizado para a base dos cálculos de SC_{w1} foi Chao1 (MACGREGOR; EVANS; POCOCK, 2017; MAGURRAN, 2013).

De acordo com as curvas de acumulação de interações construídas para cada um dos sistemas e para as áreas com diferentes tempos de restauração, o esforço amostral foi satisfatório somente na floresta primária, na floresta secundária e nas pastagens. Apesar de não atingirem a assíntota, essas curvas demonstraram uma tendência à estabilização. As demais áreas em restauração, no entanto, apresentaram uma curva ascendente, indicando que o esforço amostral não foi suficiente (Figura S1). Não foi possível obter estas estatísticas para as áreas em restauração de 1999, 2001 e 2012, uma vez que nestes casos havia apenas uma espécie de besouro hospedeiro, e, portanto, apenas uma amostra disponível para análise.

Os resultados do SCw1, por outro lado, demonstraram que as estimativas de cobertura das interações na maioria dos sistemas foram superiores a 75%. Isso significa que, exceto nas áreas em restauração desde 1994, 2001 e 2004, em todos os demais sistemas apenas 25% ou menos das interações estimadas não foram coletadas. Portanto, de acordo com este método de avaliação de suficiência amostral, as coletas que foram realizadas atingiram a maior parte das espécies e das interações presentes nas áreas de estudo (Figura S2).

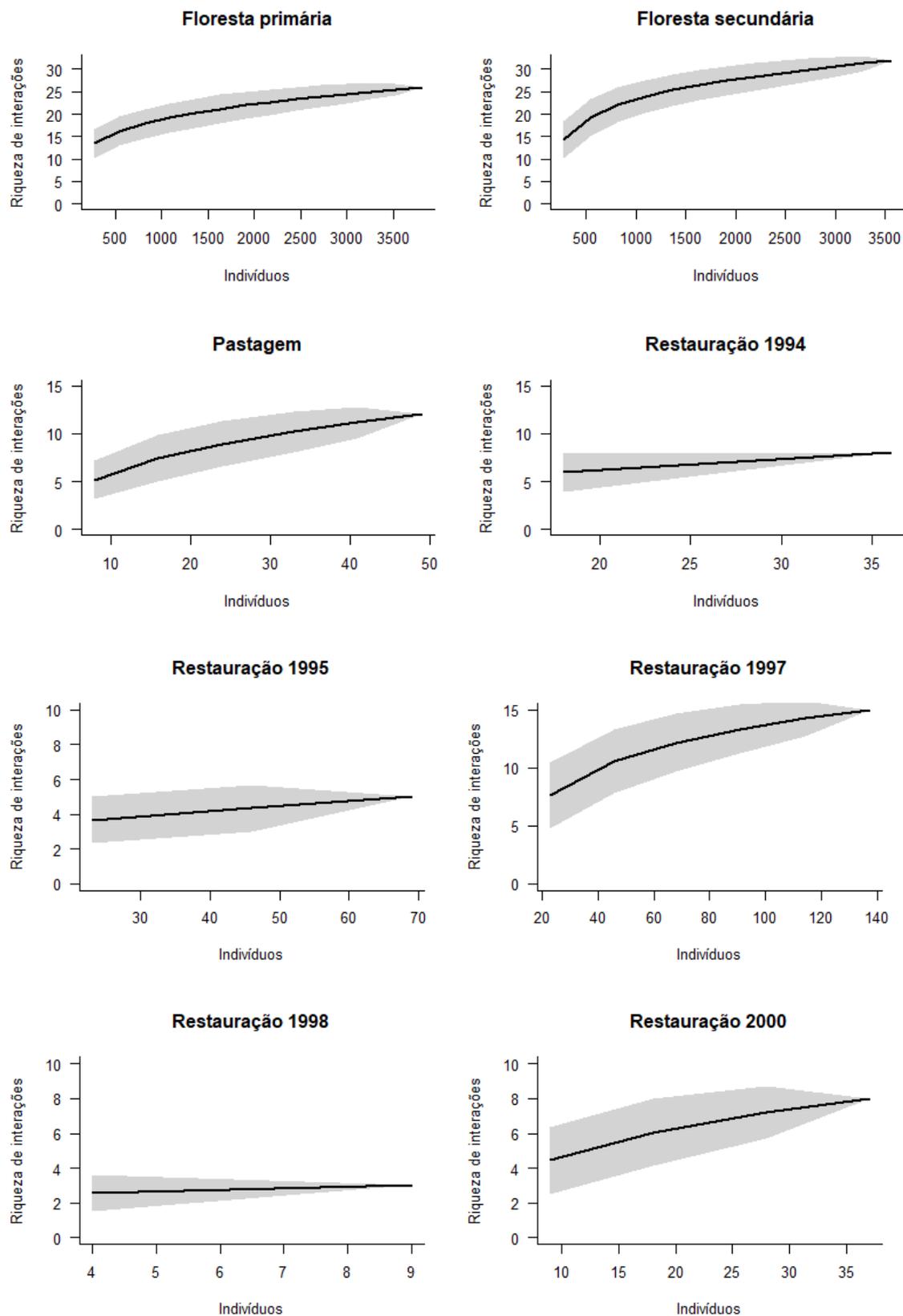


Figura S1: Curva de acumulação de riqueza de interações com o aumento do esforço amostral, que corresponde ao número máximo de indivíduos de ácaros foréticos coletados nos hospedeiros escarabeíneos em cada sistema. A linha sólida representa a o acúmulo de espécie com o aumento da amostragem e o sombreado representa o desvio padrão da curva. As curvas de acumulação de

interações representam as coletas realizadas na floresta primária, floresta secundária, pastagem e áreas em diferentes tempos de restauração (Continua).

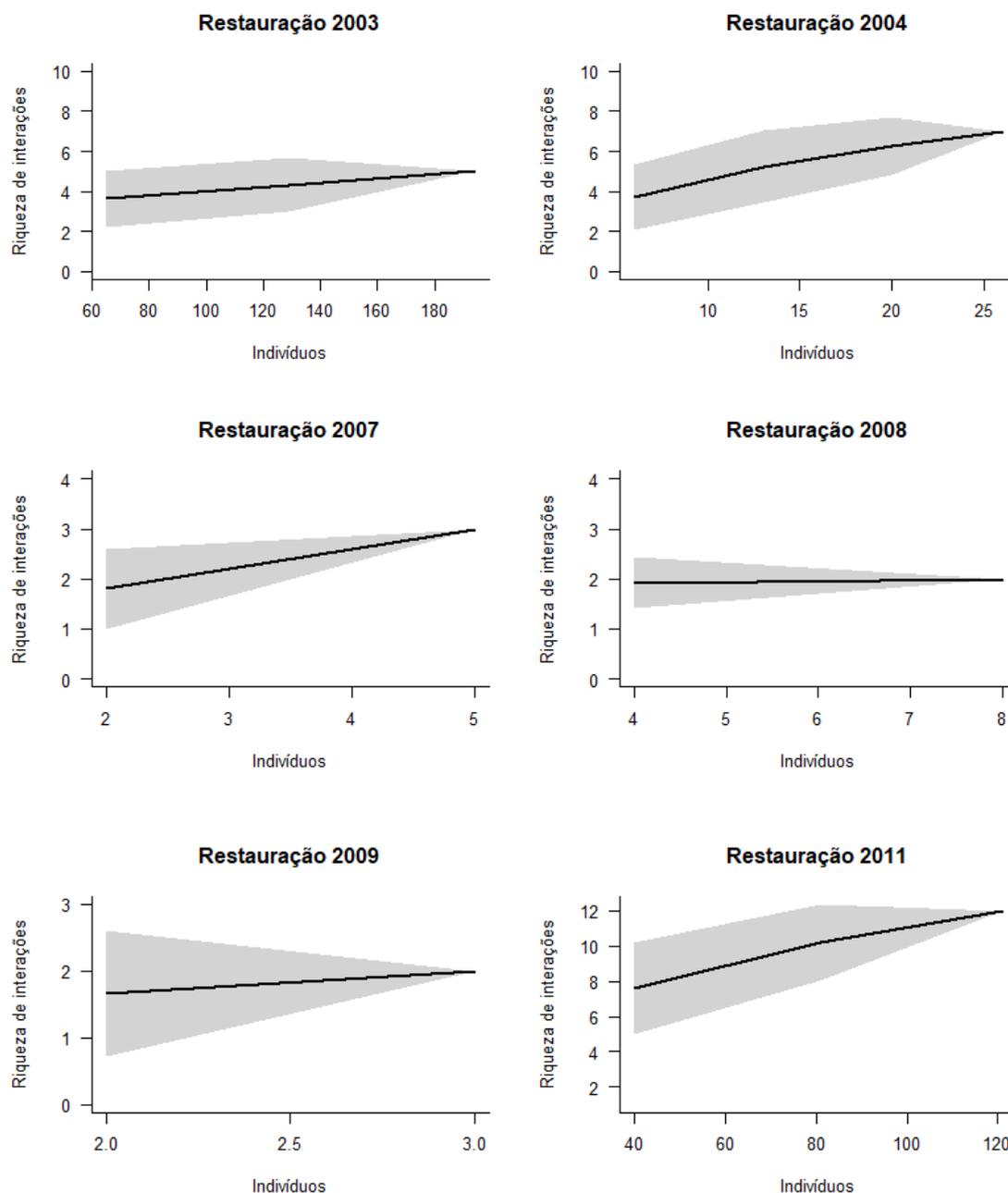


Figura S1: Curva de acumulação de riqueza de interações com o aumento do esforço amostral, que corresponde ao número máximo de indivíduos de ácaros foréticos coletados nos hospedeiros escarabeíneos em cada sistema. A linha sólida representa a o acúmulo de espécie com o aumento da amostragem e o sombreado representa o desvio padrão da curva. As curvas de acumulação de interações representam as coletas realizadas na floresta primária, floresta secundária, pastagem e áreas em diferentes tempos de restauração (Conclusão).

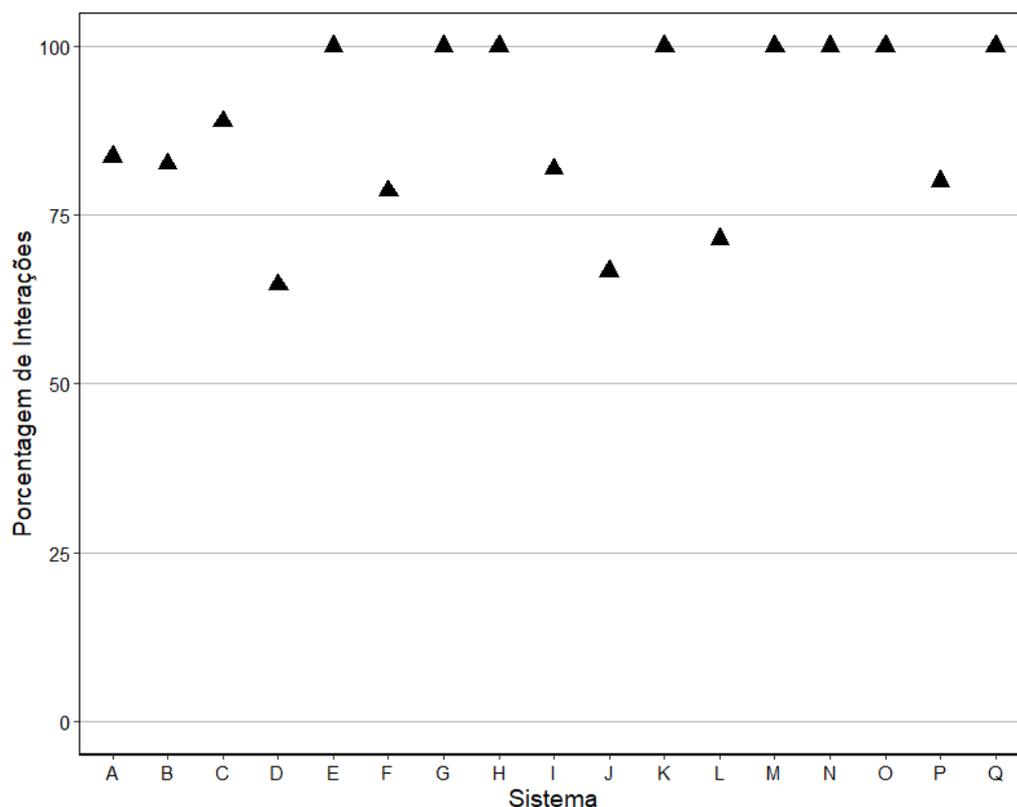


Figura S2: Estimativa de cobertura das interações amostradas em redes bipartidas compostas ácaros foréticos e besouros escarabeíneos coletadas em áreas de: (A) Floresta primária, (B) Floresta secundária, (C) Pastagens, (D) Restauração 1994, (E) Restauração 1995; (F) Restauração 1997, (G) Restauração 1998, (H) Restauração 1999, (I) Restauração 2000, (J) Restauração 2001, (K) Restauração 2003, (L) Restauração 2004, (M) Restauração 2007, (N) Restauração 2008, (O) Restauração 2009, (P) Restauração 2011, (Q) Restauração 2012 no sul do estado da Bahia, Brasil.

2. Redes de interações

Tabela S1: Lista de espécies de ácaros foréticos e besouros escarabeíneos e suas abundâncias, com os respectivos códigos utilizados na construção das redes de interações coletadas em sistemas florestais primário (FP) e secundário (FS), pastagem (PA), áreas em estágio inicial (IN), intermediário (IT) e tardio (TA) de restauração no sul da Bahia (Continua).

Código	Espécie	FP	FS	PA	IN	IT	TA
a1	sp.1	189	52	0	1	2	11
a10	sp.10	11	2	0	0	0	0
a11	sp.11	60	15	0	0	0	0
a12	sp.12	28	12	0	0	14	37
a13	<i>Macrocheles</i> sp.3	2	0	0	0	0	0
a14	<i>Macrocheles</i> sp.4	1	0	0	0	0	0
a15	sp.15	1	4	0	0	0	0
a16	Uropodina sp.2	49	10	0	0	0	1
a17	sp.17	2	1	0	0	0	0
a18	<i>Macrocheles</i> sp.5	1	0	0	0	0	0
a19	Uropodina sp.3	42	9	0	0	0	0
a2	<i>Macrocheles</i> sp.1	1	0	0	0	0	0
a20	sp.20	6	5	0	0	0	0

Tabela S2: Lista de espécies de ácaros foréticos e besouros escarabeíneos e suas abundâncias, com os respectivos códigos utilizados na construção das redes de interações coletadas em sistemas florestais primário (FP) e secundário (FS), pastagem (PA), áreas em estágio inicial (IN), intermediário (IT) e tardio (TA) de restauração no sul da Bahia (Continua).

Código	Espécie	FP	FS	PA	IN	IT	TA
a21	sp.21	10	23	0	0	13	29
a22	sp.22	3	0	0	0	0	0
a24	sp.24	10	0	0	0	0	0
a25	sp.25	1	5	0	0	0	0
a26	<i>Macrocheles</i> sp.6	3	7	0	0	0	0
a27	<i>Macrocheles</i> sp.7	0	0	1	0	1	0
a28	<i>Macrocheles</i> sp.8	0	0	1	2	0	0
a29	<i>Macrocheles</i> sp.9	0	0	9	0	0	0
a3	<i>Macrocheles</i> sp.2	1	1	0	0	0	2
a30	<i>Macrocheles</i> sp.10	0	1	13	0	0	0
a31	<i>Macrocheles</i> sp.11	0	1	6	1	0	0
a32	<i>Macrocheles</i> sp.12	0	0	3	5	0	0
a33	sp.33	0	8	8	10	0	9
a34	<i>Macrocheles</i> sp.13	2	5	0	1	5	6
a35	<i>Macrocheles</i> sp.14	0	4	0	0	9	0
a36	Uropodina sp.4	0	1	2	0	0	0
a37	sp.37	0	12	0	0	0	0
a38	sp.38	0	8	0	0	0	4
a39	<i>Macrocheles</i> sp.15	0	1	1	0	0	0
a4	sp.4	1493	2135	3	0	0	3
a40	<i>Macrocheles</i> sp.16	0	1	0	0	0	0
a41	<i>Macrocheles</i> sp.17	0	1	0	22	2	27
a42	sp.42	0	33	0	1	2	4
a43	sp.43	0	17	0	3	2	8
a44	sp.44	0	0	0	0	0	1
a45	sp.45	0	0	0	1	1	4
a46	Uropodina sp.5	0	0	0	72	143	11
a47	<i>Megalolaelaps</i> sp.1	0	0	0	0	1	0
a48	<i>Laelapidae</i> sp.1	0	0	1	13	2	0
a5	sp.5	372	487	0	0	63	82
a50	sp.50	0	1	0	0	0	0
a51	sp.51	0	0	0	1	0	0
a52	<i>Macrocheles</i> sp.18	0	0	0	0	2	0
a53	<i>Macrocheles</i> sp.19	0	0	0	0	0	2
a6	sp.6	11	0	0	0	0	2
a7	sp.7	34	6	0	0	0	9
a8	sp.8	38	16	0	0	0	1
a9	Uropodina sp.1	1432	673	1	0	2	9
s55	<i>Ateuchus</i> sp.1	25	8	0	0	0	0
s56	<i>Ateuchus</i> sp.2	20	15	0	0	4	16
s57	<i>Ateuchus</i> sp.3	1	1	0	0	4	1
s58	<i>Canthidium</i> aff <i>trinodosum</i>	188	69	0	0	0	3
s59	<i>Canthidium</i> aff <i>depressum</i>	1	0	0	0	0	0
s60	<i>Canthidium</i> aff <i>korschefskyi</i>	1	0	0	0	0	0
s61	<i>Canthidium</i> aff <i>lucidum</i>	23	14	0	0	0	0
s62	<i>Canthidium</i> sp.1	7	12	0	0	0	1
s63	<i>Canthidium</i> sp.3	0	4	0	0	0	0
s64	<i>Canthidium</i> sp.4	0	0	0	0	4	1
s65	<i>Canthidium</i> sp.5	0	0	0	0	130	0
s66	<i>Canthon</i> aff <i>viidus</i>	0	0	9	32	4	0
s67	<i>Canthon histrio</i>	0	0	0	3	14	0
s68	<i>Canthon lituratus</i>	0	0	22	0	0	0
s69	<i>Canthon mutabilis</i>	0	0	0	0	0	0
s70	<i>Canthon sulcatus</i>	90	133	0	0	0	0

Tabela S3: Lista de espécies de ácaros foréticos e besouros escarabeíneos e suas abundâncias, com os respectivos códigos utilizados na construção das redes de interações coletadas em sistemas florestais primário (FP) e secundário (FS), pastagem (PA), áreas em estágio inicial (IN), intermediário (IT) e tardio (TA) de restauração no sul da Bahia (Conclusão).

Código	Espécie	FP	FS	PA	IN	IT	TA
s71	<i>Canthonella silphoides</i>	130	125	0	0	13	7
s72	<i>Chalcocopris hespera</i>	0	4	0	0	0	0
s73	<i>Coprophanæus dardanus</i>	0	0	0	0	1	0
s74	<i>Deltochilum aff calcaratum</i>	0	1	0	0	0	0
s75	<i>Diabroctis mimas</i>	0	0	1	0	0	0
s76	<i>Dichotomius aff sericeus</i>	354	319	0	0	9	33
s78	<i>Dichotomius aff laevicollis</i>	0	0	0	0	17	0
s79	<i>Dichotomius geminatus</i>	0	0	16	3	0	0
s80	<i>Dichotomius irinus</i>	30	5	0	0	0	0
s81	<i>Dichotomius mormon</i>	0	0	0	0	2	0
s82	<i>Dichotomius nisus</i>	0	0	22	0	0	1
s83	<i>Dichotomius schiffleri</i>	1	24	0	0	0	0
s84	<i>Dichotomius semisquamosus</i>	0	0	0	1	1	2
s85	<i>Eurysternus calligrammus</i>	24	40	0	0	0	2
s86	<i>Eurysternus hirtellus</i>	25	30	0	0	1	3
s87	<i>Eurysternus nigrovirens</i>	0	0	2	0	1	4
s88	<i>Ontherus azteca</i>	0	0	0	0	4	2
s89	<i>Onthophagus aff ranunculus</i>	0	0	4	0	0	0
s90	<i>Paracanthon sp.</i>	4	5	0	0	0	0
s91	<i>Pseudocanthon sp.</i>	0	0	19	0	0	0
s92	<i>Streblopus opatroides</i>	14	9	0	0	0	0
s93	<i>Trichillum externepunctatum</i>	0	0	51	8	1	0
s94	<i>Uroxys sp.</i>	41	20	0	0	0	1

Obs: códigos que são iniciados com a letra a representam espécies de ácaros foréticos e aqueles iniciados com a letra s representam espécies de besouros escarabeíneos hospedeiros.

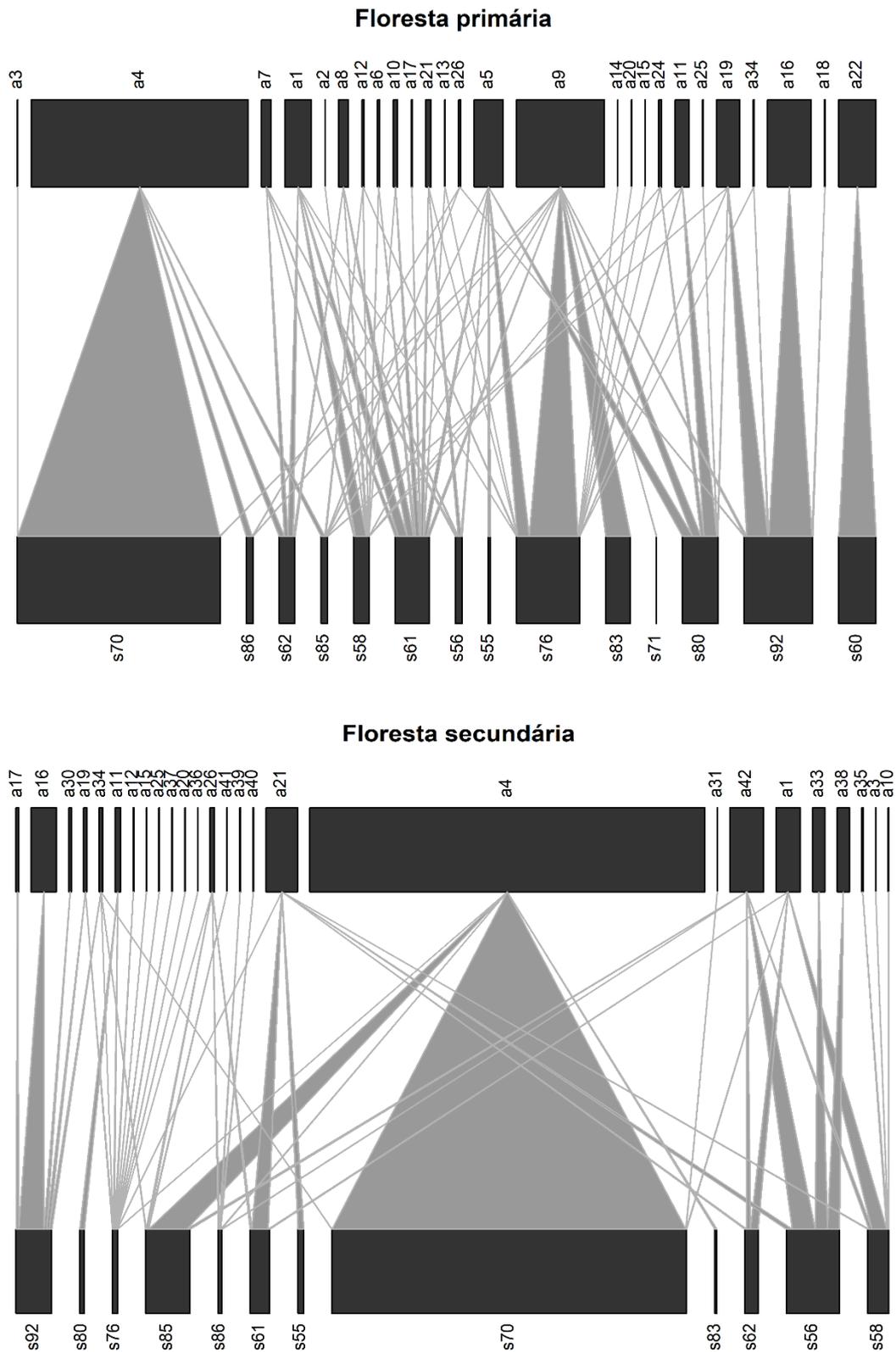


Figura S3: Redes de interações bipartidas entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos coletadas em áreas de floresta primária, secundária, pastagens e áreas em diferentes idades de restauração no sul do estado da Bahia, Brasil. Em cada uma das redes, as barras superiores representam os ácaros foréticos 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 (Continua).

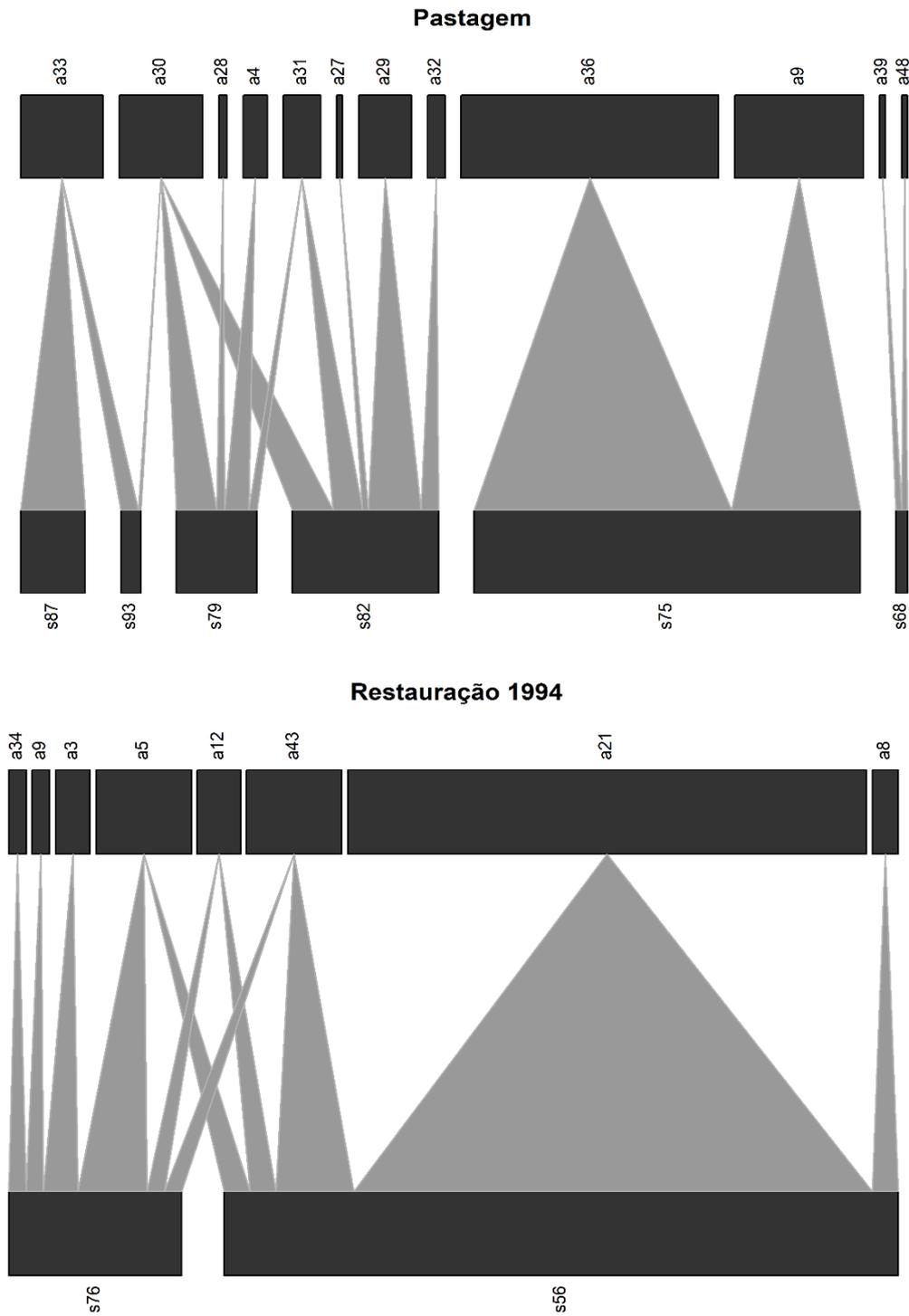


Figura S3: Redes de interações bipartidas entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos coletadas em áreas de floresta primária, secundária, pastagens e áreas em diferentes idades de restauração no sul do estado da Bahia, Brasil. Em cada uma das redes, as barras superiores representam os ácaros foréticos 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 (Continua).

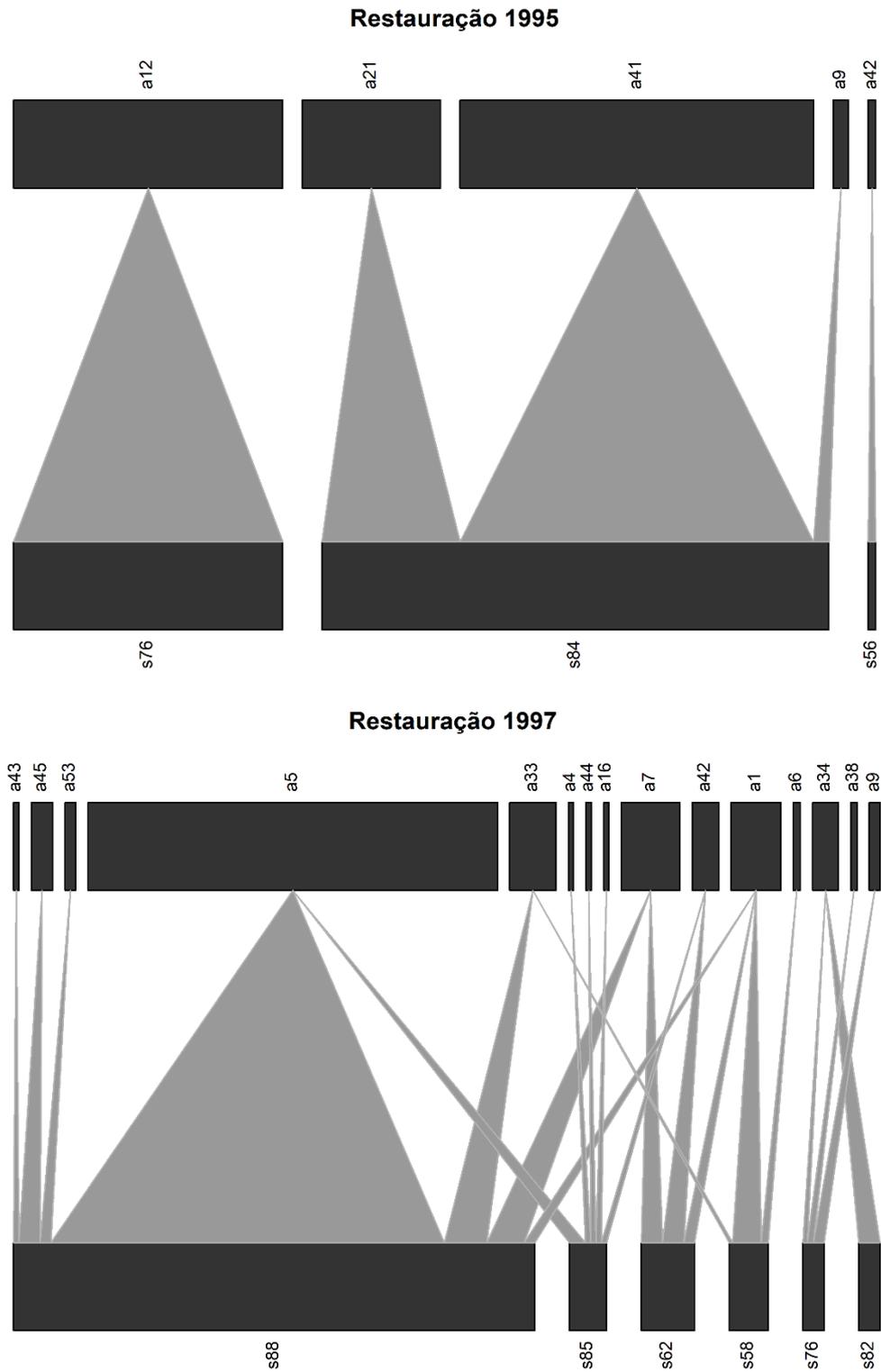


Figura S3: Redes de interações bipartidas entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos coletadas em áreas de floresta primária, secundária, pastagens e áreas em diferentes idades de restauração no sul do estado da Bahia, Brasil. Em cada uma das redes, as barras superiores representam os ácaros foréticos 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 (Continua).

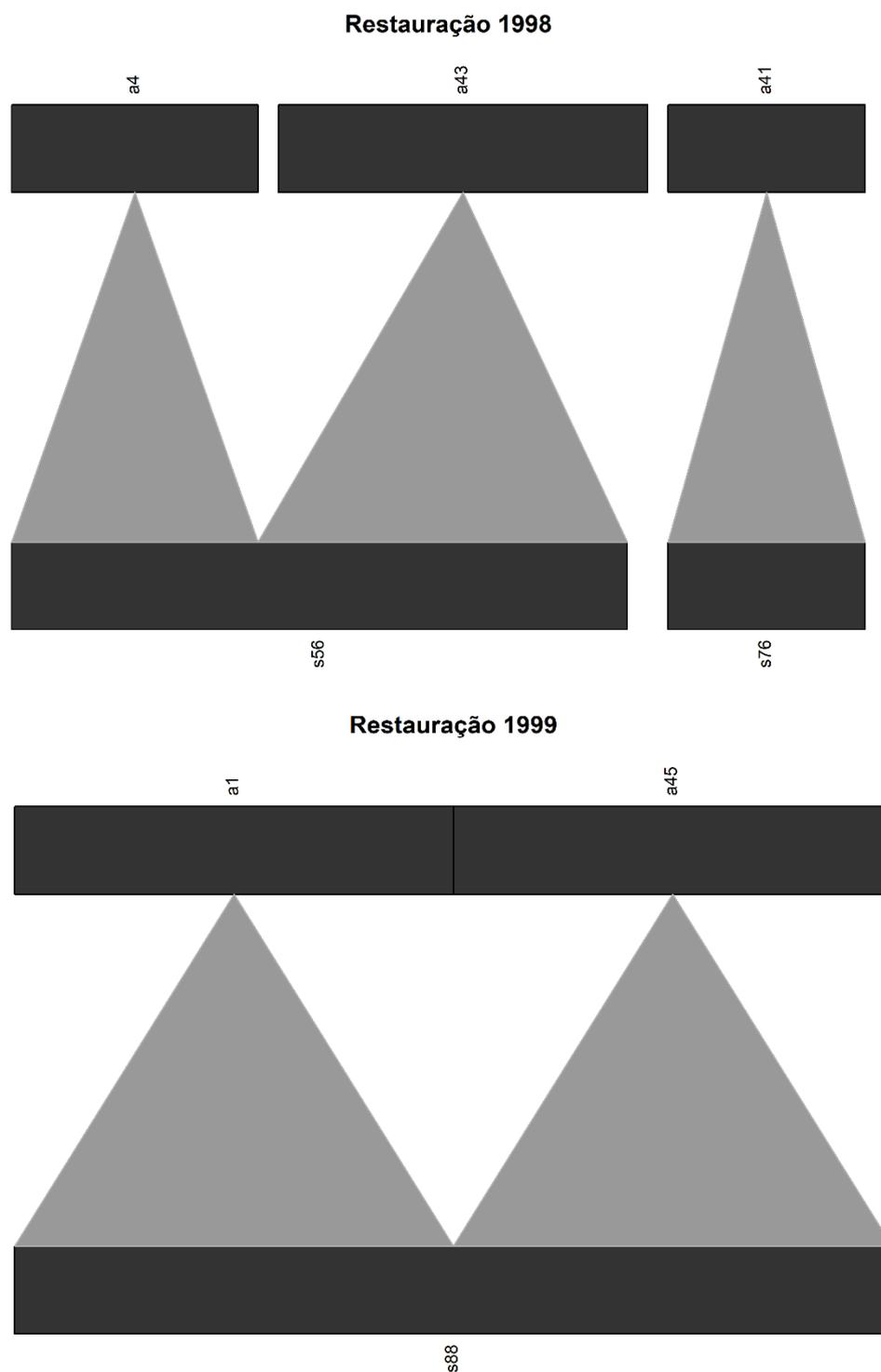


Figura S3: Redes de interações bipartidas entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos coletadas em áreas de floresta primária, secundária, pastagens e áreas em diferentes idades de restauração no sul do estado da Bahia, Brasil. Em cada uma das redes, as barras superiores representam os ácaros foréticos 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 (Continua).

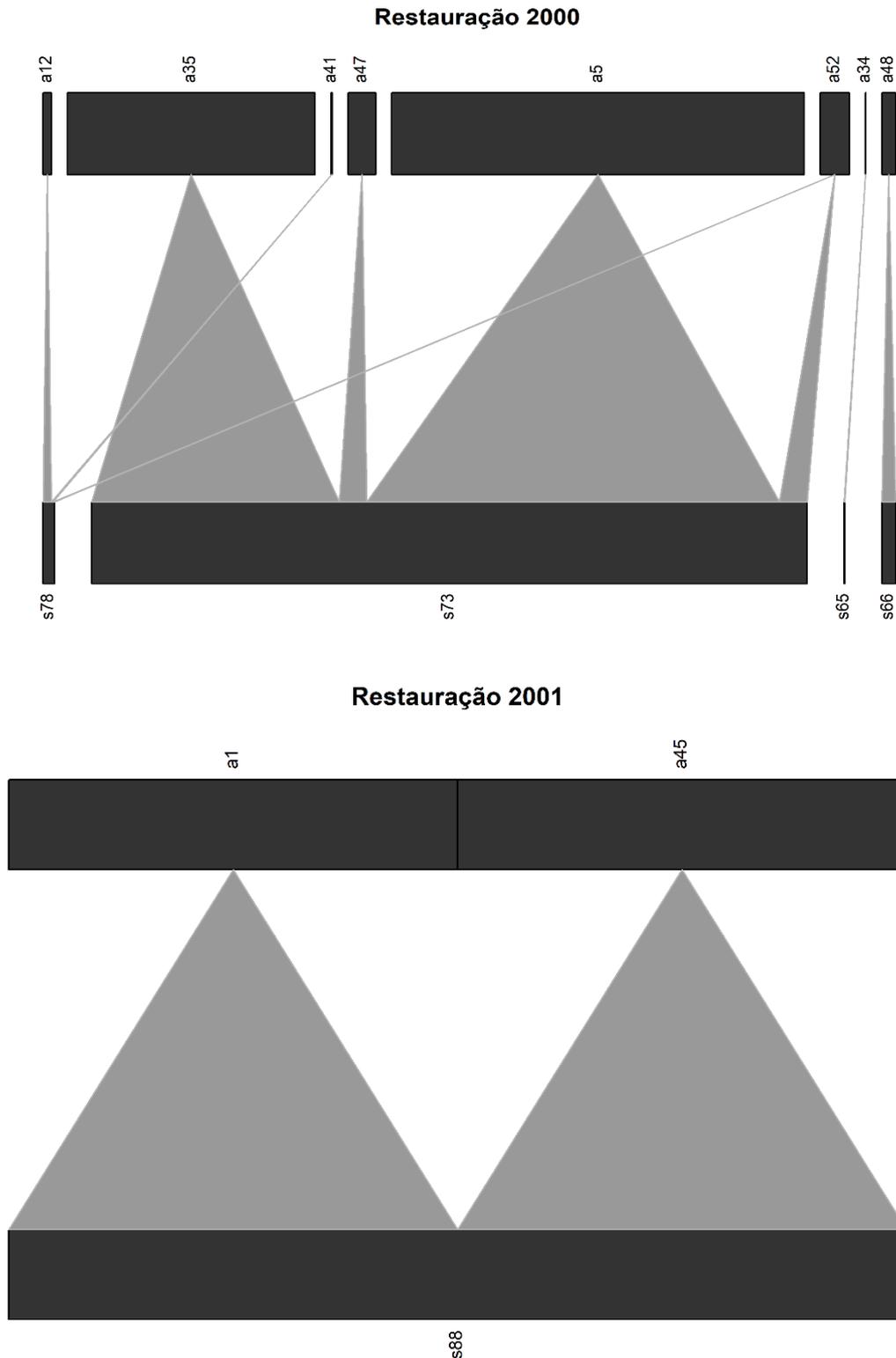


Figura S3: Redes de interações bipartidas entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos coletadas em áreas de floresta primária, secundária, pastagens e áreas em diferentes idades de restauração no sul do estado da Bahia, Brasil. Em cada uma das redes, as barras superiores representam os ácaros foréticos 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 (Continua).

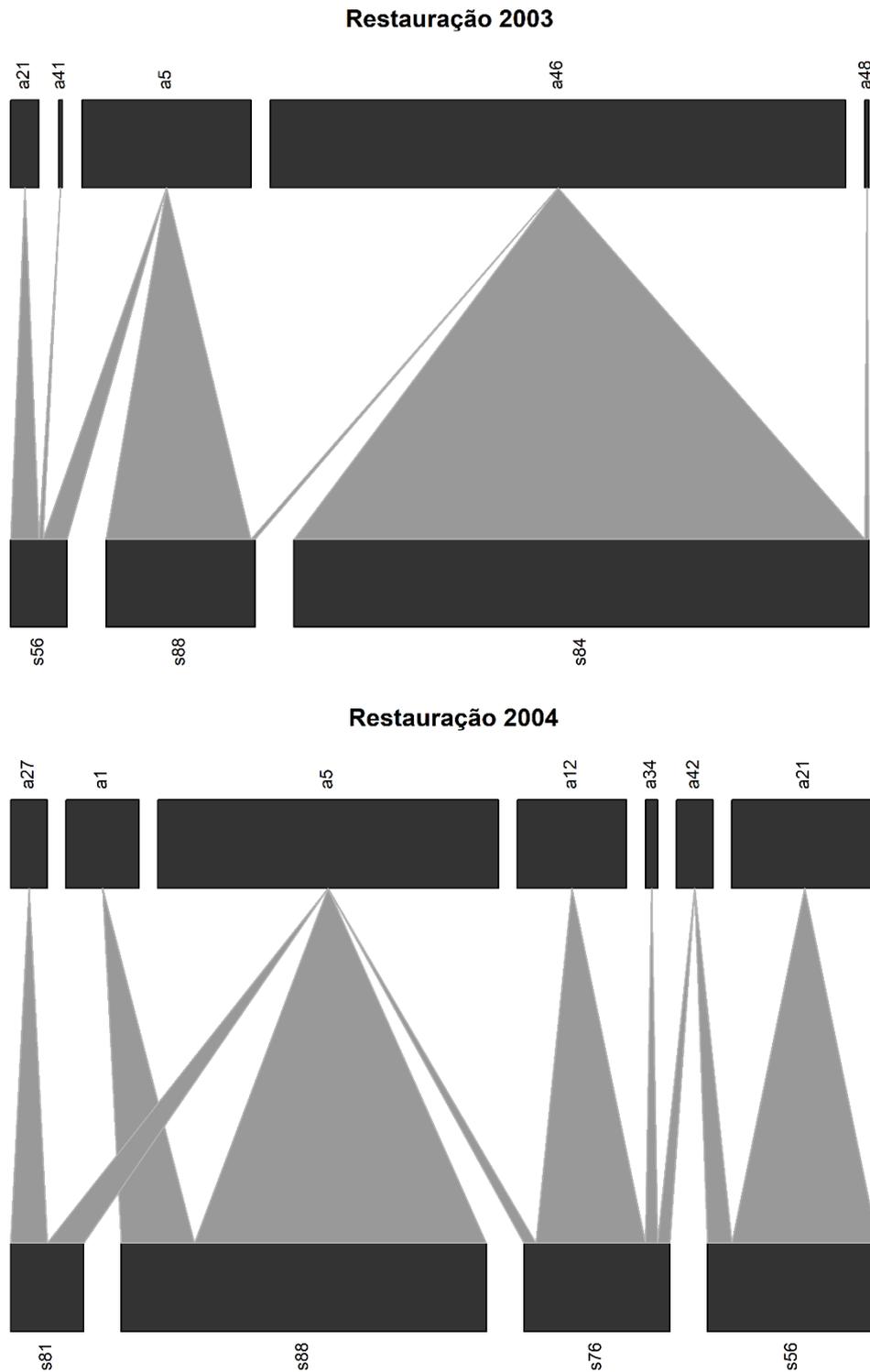


Figura S3: Redes de interações bipartidas entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos coletadas em áreas de floresta primária, secundária, pastagens e áreas em diferentes idades de restauração no sul do estado da Bahia, Brasil. Em cada uma das redes, as barras superiores representam os ácaros foréticos 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 (Continua).

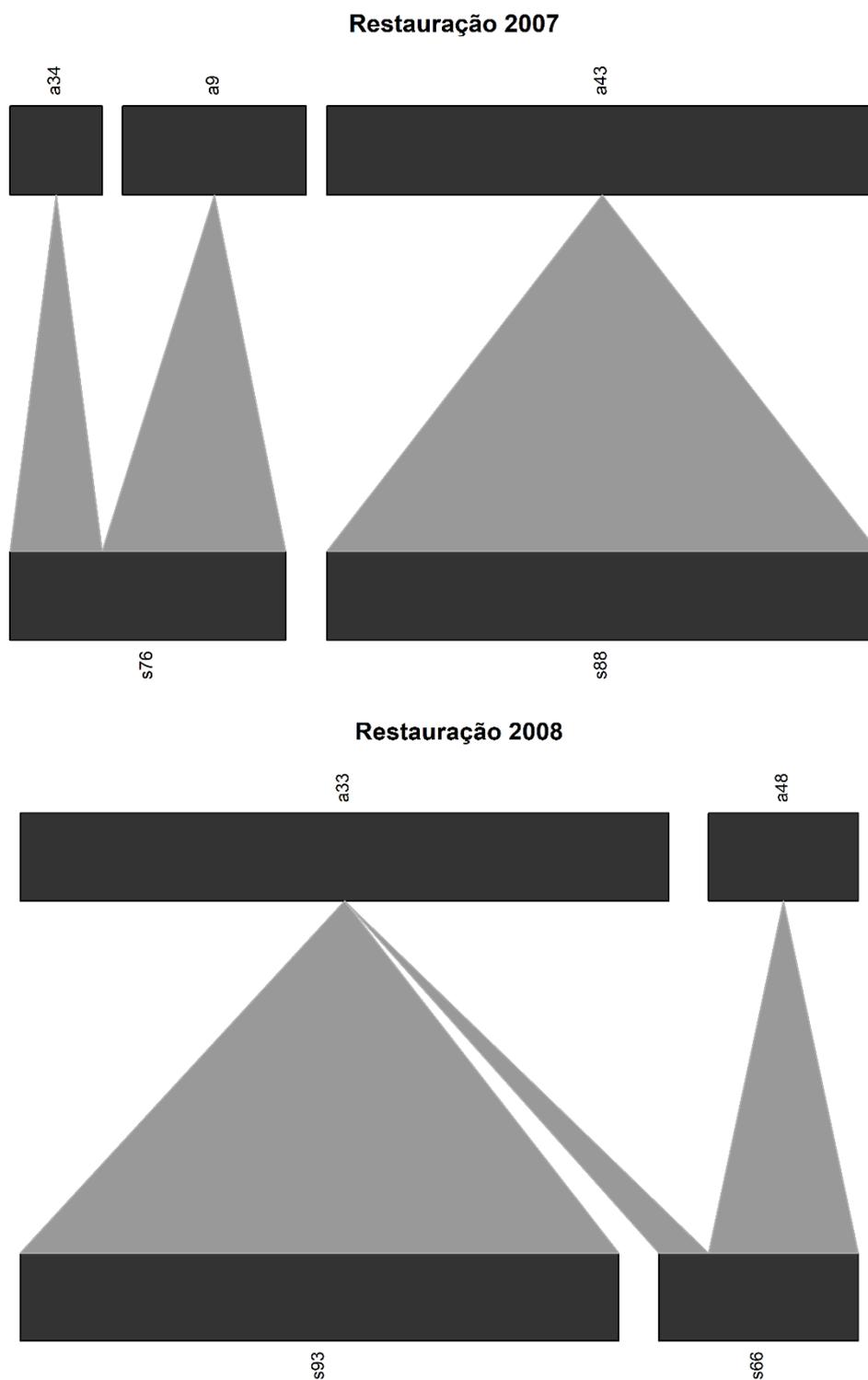


Figura S3: Redes de interações bipartidas entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos coletadas em áreas de floresta primária, secundária, pastagens e áreas em diferentes idades de restauração no sul do estado da Bahia, Brasil. Em cada uma das redes, as barras superiores representam os ácaros foréticos 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 (Continua).

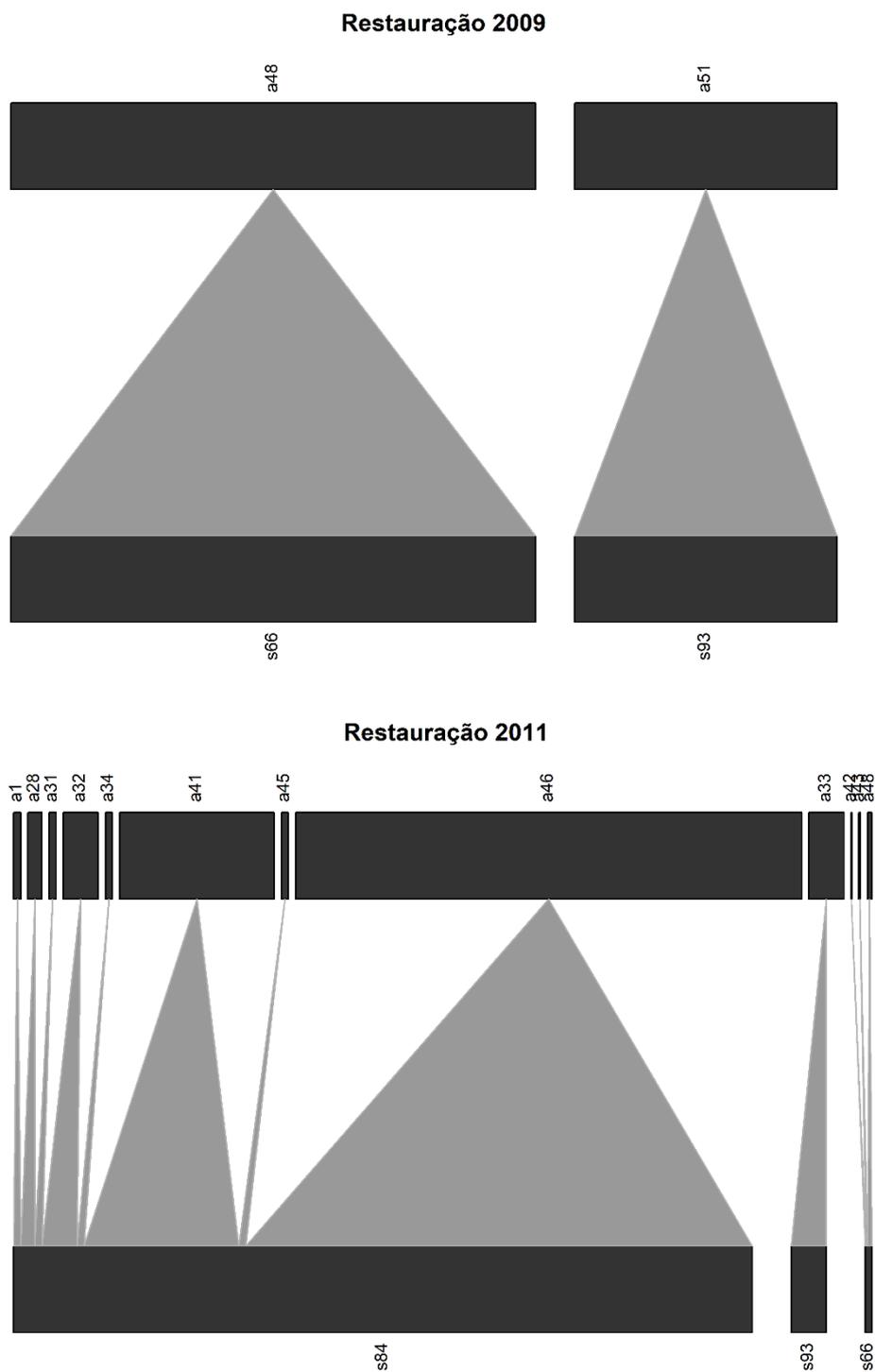


Figura S3: Redes de interações bipartidas entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos coletadas em áreas de floresta primária, secundária, pastagens e áreas em diferentes idades de restauração no sul do estado da Bahia, Brasil. Em cada uma das redes, as barras superiores representam os ácaros foréticos 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 (Continua).

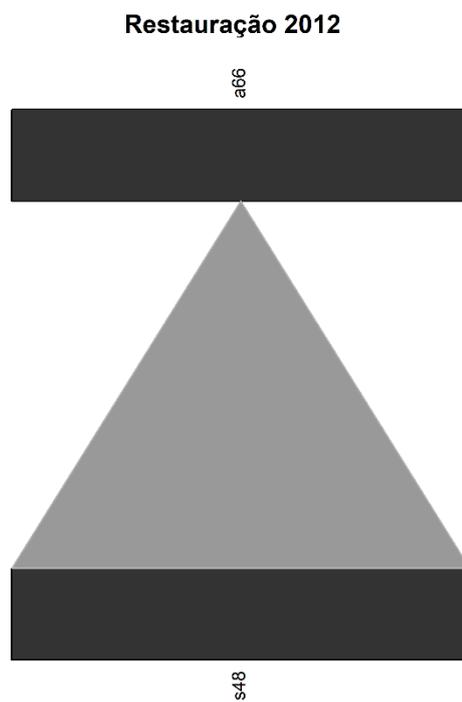


Figura S3: Redes de interações bipartidas entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos coletadas em áreas de floresta primária, secundária, pastagens e áreas em diferentes idades de restauração no sul do estado da Bahia, Brasil. Em cada uma das redes, as barras superiores representam os ácaros foréticos 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 (Conclusão).

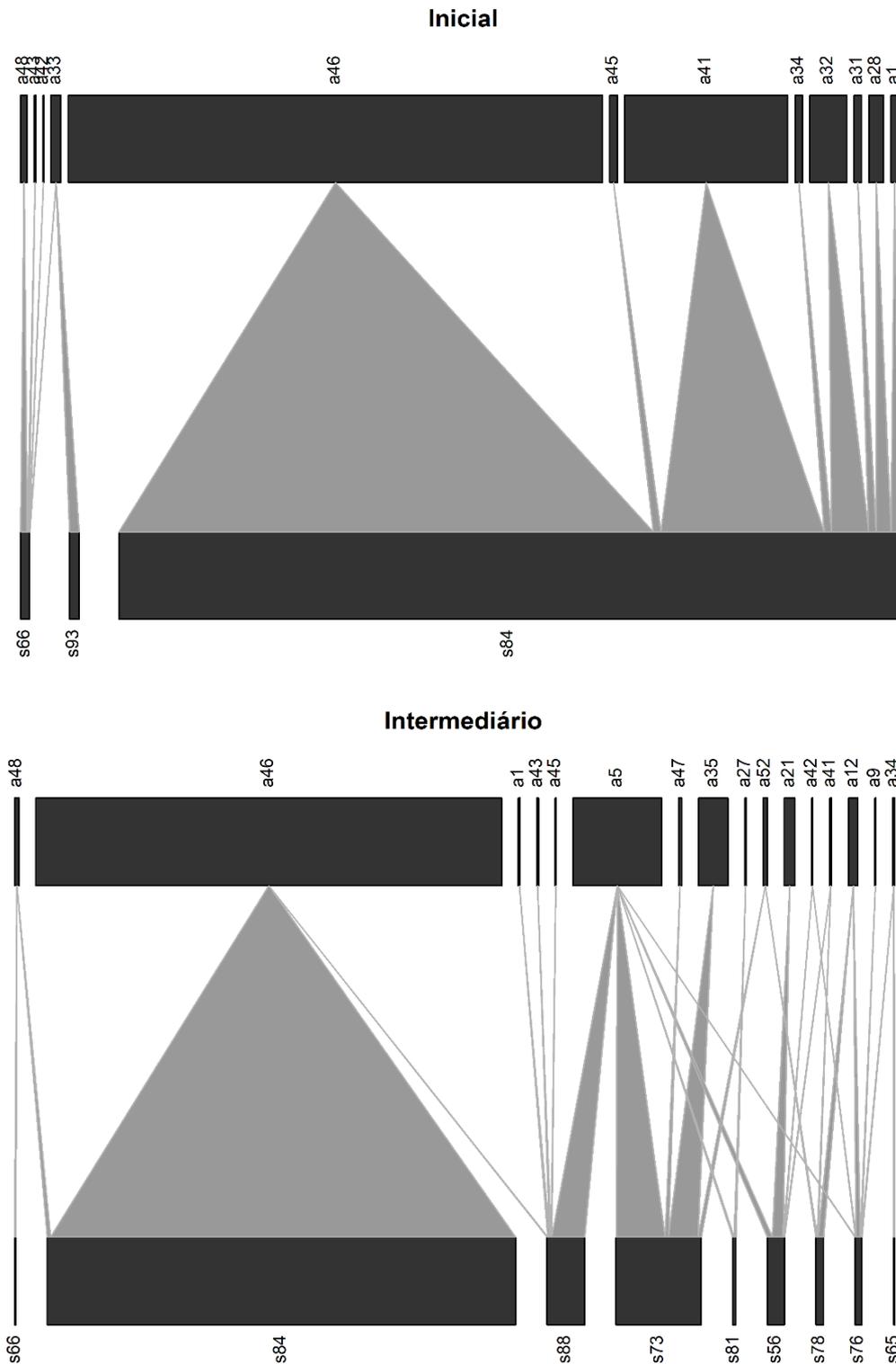


Figura S4: Rede de interações bipartida entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos coletadas em área em restauração em estágio sucessional tardio (13-18 anos), intermediário (5-12 anos) e inicial (0-4 anos) no sul do estado da Bahia, Brasil. Em cada uma das redes, as barras superiores representam 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 (Continua).

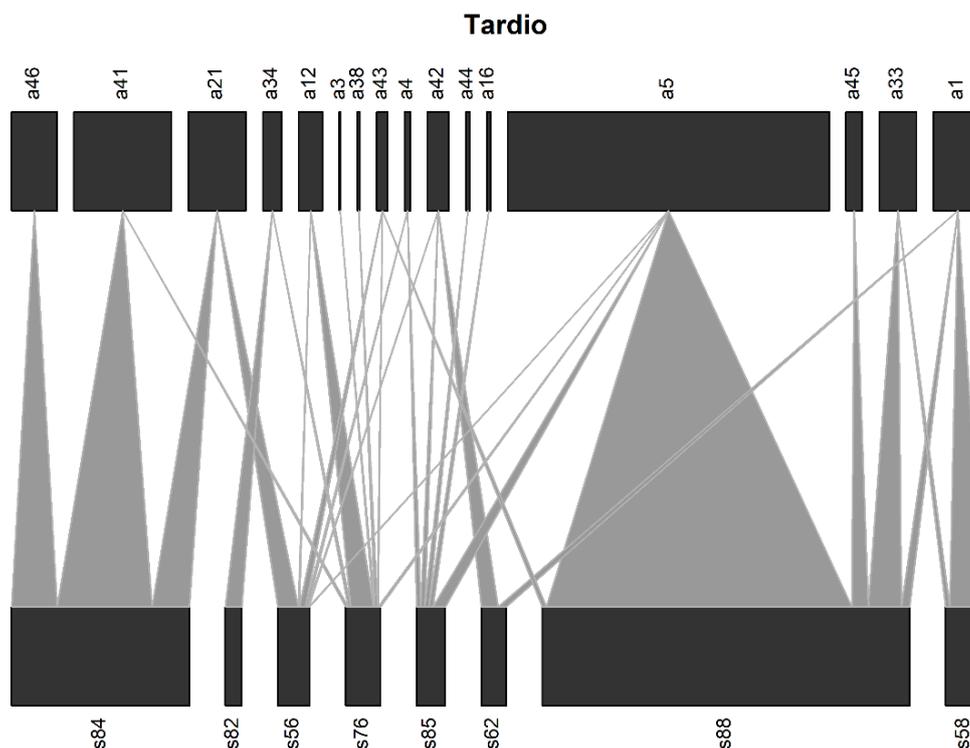


Figura S4: Rede de interações bipartida entre ácaros foréticos e besouros escarabeíneos coletadas em área em restauração em estágio sucessional tardio (13-18 anos), intermediário (5-12 anos) e inicial (0-4 anos) no sul do estado da Bahia, Brasil. Em cada uma das redes, as barras superiores representam 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 (Conclusão)

REFERÊNCIAS

- GOTELLI, N. J.; COLWELL, R. K. Estimating species richness. In: _____, **Biological diversity: Frontiers in measurement and assessment**. Oxford: Oxford University Press, 2011. p. 39–54.
- MACGREGOR, C. J.; EVANS, D. M.; POCOCK, M. J. O. Estimating sampling completeness of interactions in quantitative bipartite ecological networks: incorporating variation in species' specialisation. **Biorxiv**, p. 1–32, 2017.
- MAGURRAN, A. E. **Measuring biological diversity**. New Jersey: Jhon Wiley & Sons, 2013.
- OKSANEN, J. *et al.* **The vegan package**. Community ecology package, R package version 2.6-4. Software. 2022. Disponível em: <<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>>. Acesso em: 17 mar. 2023.
- R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2023. Disponível em: <<http://www.R-project.org/>>. Acesso em: 05 jan. 2023.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A presente tese explorou a complexa interação entre ácaros de vida livre e besouros escarabeíneos conhecida como forese. Cada capítulo deste estudo abordou questões fundamentais relacionadas à ecologia dessa interação e seus impactos na biodiversidade e na conservação, contribuindo para aprofundar a compreensão dessa relação simbiótica. No primeiro capítulo, investigou-se como as características morfológicas, comportamentais e ecológicas dos besouros hospedeiros afetam a interação com os ácaros foréticos em diferentes contextos ambientais. Os resultados mostraram que as características dos besouros explicaram a riqueza e intensidade da interação e que essa relação pode se alterar dependendo do contexto ambiental em que ocorreram. Isso demonstra que fatores intrínsecos ao hospedeiro podem afetar a diversidade de ácaros associados a besouros escarabeíneos, mas também fatores extrínsecos. Esses resultados enfatizam a importância de se considerar o contexto ambiental ao planejar estratégias de conservação que visem proteger a biodiversidade envolvida nessa interação. No entanto, é importante ressaltar que a prevalência da interação não pôde ser explicada pelas variáveis analisadas, sugerindo que outros fatores ainda não compreendidos devem ser considerados. Além disso, algumas questões, como a interação entre os fatores morfológicos, comportamentais e ecológicos dos besouros hospedeiros que afetam a associação com os ácaros foréticos, permanecem em aberto e representam um campo promissor para futuras pesquisas.

No segundo capítulo, investigou-se o impacto da conversão de florestas primárias em pastagens exóticas nas redes de interações compostas por ácaros foréticos e besouros escarabeíneos. Além disso, avaliou-se a resiliência dessas redes diante de um gradiente de restauração ecológica. Os achados deste estudo revelaram que a substituição das florestas primárias por pastagens exóticas teve um impacto significativo nas redes de interações foréticas. Houve uma simplificação dessas redes, acompanhada de uma diminuição na estabilidade das associações entre ácaros e besouros escarabeíneos. Essas alterações nas propriedades das redes de interações podem ter implicações nas funções realizadas por ácaros foréticos, afetando o controle populacional de espécies de interesse médico-veterinário e a ciclagem de nutrientes. Foi observado ainda que esses impactos nas redes de interações foréticas não podem ser completamente revertidos. Isso porque os resultados obtidos indicaram que, mesmo após 18 anos de esforços de um programa

de restauração ecológica em áreas previamente convertidas em pastagens, a complexidade não se recuperou completamente, tampouco sua robustez. A falta de estabilidade nestas redes de interações torna esses sistemas altamente vulneráveis a cascata de extinções secundárias desencadeadas por perturbações ambientais. Isso levanta preocupações sobre a eficácia da restauração ecológica em recuperar a biodiversidade e o funcionamento ecossistêmico em áreas degradadas.

Portanto, os resultados deste último estudo destacam a importância das redes de interações foréticas como uma ferramenta valiosa para avaliar os verdadeiros impactos das mudanças no uso do solo na biodiversidade. Além disso, estas associações podem ser um indicador do sucesso da restauração, constituindo bons modelos para avaliar a resposta da biodiversidade a esta estratégia de conservação. Estratégias de conservação eficazes devem, portanto, considerar não apenas as espécies individualmente, mas também as redes de interações em sua totalidade, incluindo propriedades relacionadas à sua complexidade e estabilidade. Esse enfoque holístico é fundamental para garantir a resiliência dos ecossistemas e a manutenção das funções ecológicas essenciais para o seu funcionamento.