



RODRIGO DE MACÊDO MELLO

**COMPOSITION AND STRUCTURE OF ANTHROPOGENIC
LANDSCAPES SHAPE THE INTERACTIONS AMONG
PLANTS, FRUGIVOROUS BATS AND ECTOPARASITES**

LAVRAS - MG

2020

RODRIGO DE MACÊDO MELLO

**COMPOSITION AND STRUCTURE OF ANTHROPOGENIC LANDSCAPES SHAPE
THE INTERACTIONS AMONG PLANTS, FRUGIVOROUS BATS AND
ECTOPARASITES**

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

Prof. Dr. Renato Gregorin

Orientador

Prof. Dr. Wesley Dáttilo

Coorientador

LAVRAS - MG

2020

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

Mello, Rodrigo de Macêdo.

Composition and structure of anthropogenic landscapes shape
the interactions among plants, frugivorous bats and ectoparasites /
Rodrigo de Macêdo Mello. - 2020.

78 p.

Orientador(a): Renato Gregorin.

Coorientador(a): Wesley Dáttilo.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2020.

Bibliografia.

1. Interações ecológicas. 2. Ecologia de paisagens. 3. Mosaicos
antropogênicos. I. Gregorin, Renato. II. Dáttilo, Wesley. III. Título.

RODRIGO DE MACÊDO MELLO

**COMPOSITION AND STRUCTURE OF ANTHROPOGENIC LANDSCAPES SHAPE
THE INTERACTIONS AMONG PLANTS, FRUGIVOROUS BATS AND
ECTOPARASITES**

**COMPOSIÇÃO E ESTRUTURA DE PAISAGENS ANTROPOGÊNICAS MOLDAM
AS INTERAÇÕES ENTRE PLANTAS, MORCEGOS FRUGÍVOROS E
ECTOPARASITOS**

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

APROVADA em 9 de junho de 2020.

Dr. Lucas Del Bianco Faria UFLA

Dr. Marcelo Passamani UFLA

Dra. Letícia Maria Vieira UFLA

Dr. Nelson Henrique de Almeida Curi UNILAVRAS

Dr. Renato Gregorin

Orientador

Dr. Wesley Dáttilo

Coorientador

LAVRAS - MG

2020

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Lavras e ao departamento de Ecologia Aplicada pela oportunidade de realização do doutorado. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001

Aos meus orientadores, Profs. Renato Gregorin e Wesley Dáttilo, pela confiança e auxílio nas etapas deste projeto, por compreender e ajudar em muitas de minhas dificuldades e por todo conhecimento compartilhado, fundamentais para minha formação.

Aos professores do programa de Pós-graduação em Ecologia Aplicada da UFLA, pelo conhecimento transmitido durante as disciplinas e conversas.

Ao Instituto Sul Mineiro de Estudos e Preservação da Natureza e a Cristina Vieira pelo apoio logístico e ajuda nos trabalhos de campo, e aos funcionários Miguel e Luzia por auxiliar em diversas situações, além dos valiosos conhecimentos compartilhados.

À The Rufford Foundation pelo financiamento total das atividades de campo e equipamentos utilizados para a realização deste projeto.

À Prof^a Érica Hasui pela imprescindível ajuda em todas as etapas que envolveram Ecologia de Paisagens, e também por me receber durante uma semana em seu laboratório para me ensinar tudo o que eu precisava para as análises desta etapa do projeto.

Ao Prof. Gustavo Graciolli pela confirmação e identificação das espécies de moscas ectoparasitos.

Aos amigos Rafael Laurindo, pelo grande auxílio e paciência em todas as etapas deste projeto; à Lilith pela parceria e ajuda nos trabalhos de campo, os quais envolveram tantos desafios; à Marcela Pyles pela grande ajuda nas análises estatísticas; ao Matheus pela contribuição para a melhora do texto e conhecimento compartilhado; ao Leopoldo pela identificação dos ácaros e inúmeras conversas que me ajudaram a elaborar este trabalho; e ao Cézár, por me incentivar a trabalhar com Ecologia de Paisagens e me ensinar os primeiros passos.

À minha família, em especial minha mãe e minha esposa, por estarem ao meu lado, compreendendo os momentos de ausência e dedicação a esta importante etapa de minha vida, e por me apoiarem a seguir adiante.

Aos proprietários e empresas, por permitirem que os trabalhos de campo ocorressem em suas áreas, e pela ajuda em campo em diversos momentos.

E por fim, à todos que de alguma forma contribuíram para o desenvolvimento desta tese.

“Olhem de novo esse ponto. É aqui, é a nossa casa, somos nós. Nele, todos a quem ama, todos a quem conhece, qualquer um sobre quem você ouviu falar, cada ser humano que já existiu, viveram as suas vidas. O conjunto da nossa alegria e nosso sofrimento, milhares de religiões, ideologias e doutrinas econômicas confiantes, cada caçador e coletor, cada herói e covarde, cada criador e destruidor da civilização, cada rei e camponês, cada jovem casal de namorados, cada mãe e pai, criança cheia de esperança, inventor e explorador, cada professor de ética, cada político corrupto, cada "superestrela", cada "líder supremo", cada santo e pecador na história da nossa espécie viveu ali - em um grão de pó suspenso num raio de sol.

A Terra é um cenário muito pequeno numa vasta arena cósmica. Pense nos rios de sangue derramados por todos aqueles generais e imperadores, para que, na sua glória e triunfo, pudessem ser senhores momentâneos de uma fração de um ponto. Pense nas crueldades sem fim infligidas pelos moradores de um canto deste pixel aos praticamente indistinguíveis moradores de algum outro canto, quão frequentes seus desentendimentos, quão ávidos de matar uns aos outros, quão veementes os seus ódios.

As nossas posturas, a nossa suposta auto importância, a ilusão de termos qualquer posição de privilégio no Universo, são desafiadas por este pontinho de luz pálida. O nosso planeta é um grão solitário na imensa escuridão cósmica que nos cerca. Na nossa obscuridade, em toda esta vastidão, não há indícios de que vá chegar ajuda de outro lugar para nos salvar de nós próprios. (...)

Não há, talvez, melhor demonstração da tola presunção humana do que esta imagem distante do nosso minúsculo mundo. Para mim, destaca a nossa responsabilidade de sermos mais amáveis uns com os outros, e para preservarmos e protegermos o "pálido ponto azul", o único lar que conhecemos até hoje.”

Carl Sagan

RESUMO

A perda de áreas nativas para a agropecuária tem resultado em paisagens com diferentes mosaicos de uso do solo, causando profundas modificações na biodiversidade. Estas perturbações ambientais prejudicam a conservação de populações nativas, resultando na perda de interações ecológicas e a conseqüente redução nas funções ecossistêmicas. Estudos anteriores demonstraram que populações de morcegos frugívoros podem ser impactadas pelas características das paisagens. Estes animais têm elevada importância para a manutenção e regeneração de florestas nativas, pois promovem a dispersão de sementes, permitindo que as plantas alcancem áreas degradadas e aumentam o fluxo gênico em suas populações. Outro importante fator que pode afetar as populações de morcegos frugívoros é a ocorrência de ectoparasitos, que também é impactada pelas características das paisagens. Neste sentido, o presente estudo teve dois objetivos principais. Primeiramente, avaliar a influência da composição e estrutura de paisagens antropogênicas nas redes de interação mutualista morcegos-plantas e antagonistas morcegos-ectoparasitos, buscando compreender se as características das paisagens interferem de formas diferentes nestes tipos de interação. Em segundo lugar, avaliar se as características das paisagens interferem na prevalência e intensidade média de infestação nas espécies de morcegos frugívoros — *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818), *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758) e *Sturnira lilium* (É. Geoffroy, 1810) — aqui também foi investigado se existe uma resposta característica da carga parasitária associado ao grupo de ectoparasito (ácaro ou mosca). Os resultados deste estudo indicam que as interações antagonistas foram mais afetadas pela paisagem do que as mutualistas. A cobertura florestal apresentou grande importância, e seu aumento reduziu a diversidade de interações e aumentou a especialização nas redes morcego-planta. Já nas redes morcego-ectoparasitos a cobertura florestal causou redução na diversidade de interações, modularidade e nas riquezas dos dois táxons, enquanto o aninhamento aumentou. A proporção de borda por área do fragmento amostrado influenciou somente as redes morcego-ectoparasitos, e seu aumento causou redução na diversidade de interações e aumento na especialização. A heterogeneidade da paisagem também influenciou somente as interações morcego-ectoparasitos, cujo aumento resultou em mais aninhamento e menos modularidade. Em relação à carga parasitária, houve grande variação entre as interações estudadas, e não foi possível identificar nenhuma relação característica do grupo de ectoparasito (ácaro ou mosca). A proporção de hospedeiros infestados foi mais afetada pela paisagem do que os valores médios de infestação. O aumento da heterogeneidade da paisagem resultou em respostas muito distintas entre as interações avaliadas. Já o aumento da cobertura florestal reduziu a carga parasitária na maioria das interações. O aumento na proporção de borda por área do fragmento amostrado apresentou uma influência aparentemente relacionada a espécie de hospedeiro. É provável que a influência da paisagem na carga parasitária tenha relação com as características que modificaram as taxas de encontro entre hospedeiros (para ácaros e moscas) e entre estes e seus ectoparasitos nos abrigos (para moscas). Estes achados evidenciam a grande importância das características de paisagens antropogênicas na organização das interações ecológicas entre plantas-morcego-ectoparasitos.

Palavras-chave: Neotropico. Mata Atlântica. Mosaico de Paisagem. Chiroptera. Streblidae. Ácaros. Redes Complexas. Antagonismo. Mutualismo.

ABSTRACT

The loss of natural areas for agriculture has resulted in landscapes with different mosaics of land use, causing drastic changes in biodiversity. These environmental disturbances affect the conservation of wild populations, resulting in the loss of ecological interactions and the consequent reduction in ecosystem functions. In previous studies, it has been observed that populations of frugivorous bats can be impacted by landscape characteristics. These animals are extremely important for the maintenance and regeneration of native forests, because they promote the dispersion of seeds, allowing plants to reach degraded areas and to increase the gene flow in their populations. Another important factor that can affect populations of frugivorous bats is the occurrence of ectoparasites, which is also impacted by the characteristics of the landscapes. In the light of these facts, the present study has two main objectives. First, we intend to evaluate the influence of composition and structure of anthropogenic landscapes on mutualistic bat-plant and antagonist bat-ectoparasite interaction networks, aiming to understand if the characteristics of landscapes interfere distinctively with these types of interaction. Secondly, we expect to assess parasite prevalence and mean intensity of infestation in three species of frugivorous bats — *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818), *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758) and *Sturnira lilium* (É. Geoffroy, 1810) — and also to determine whether there is a typical response of the parasitic load associated with the ectoparasite group (mite or bat-fly). Our results indicated that antagonistic interactions were more affected by the landscape characteristics than mutualistic interactions. Forest cover was of remarkable importance: its increase reduced the diversity of interactions and increased specialization in bat-plant networks. In bat-ectoparasite networks, forest cover caused a decrease in the diversity of interactions, in the modularity, and in the richness of the two taxa, while nestedness increased. The proportion of edge perimeter per sampled patch area influenced only bat-ectoparasite networks, and increased perimeter caused a reduction in the diversity of interactions and an increase in specialization. The heterogeneity of the landscape also influenced only bat-ectoparasite interactions, with increased heterogeneity resulting in more nestedness and less modularity. Regarding the parasitic load, there was great variation between the interactions studied, and we could not identify any typical variation associated with the ectoparasite group (mite or bat-fly). The proportion of infested hosts was more affected by the landscape than the mean infestation values were. An increase in landscape heterogeneity resulted in very different responses among the evaluated interactions. On the other hand, an increase in forest cover reduced the parasitic load in most of the interactions. An increase in the proportion of edge perimeter per sampled patch area had an influence apparently related to the taxa of the host. It is likely that the influence of landscape on parasitic load occurs due to characteristics that interfere in the rates of encounter between hosts (for mite or bat-fly) and between hosts and ectoparasites in roosts (for bat-fly). These findings demonstrate the great importance of the characteristics of anthropogenic landscapes in the organization of ecological interactions between plants, bats and ectoparasites.

Keywords: Neotropic. Atlantic Forest. Landscape Mosaic. Chiroptera. Streblidae. Mites. Complex Networks. Antagonism. Mutualism.

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE	9
1 INTRODUÇÃO	9
2 CONCLUSÃO GERAL	13
REFERÊNCIAS	15
SEGUNDA PARTE - ARTIGOS	19
ARTIGO 1 - LANDSCAPE STRUCTURE AND COMPOSITION MODIFY MUTUALISTIC AND ANTAGONISTIC INTERACTIONS AMONG PLANTS, BATS AND ECTOPARASITES IN A ANTHROPOGENIC MOSAIC	19
ARTIGO 2 – INFLUÊNCIA DA ESTRUTURA E COMPOSIÇÃO DE PAISAGENS ANTROPOGÊNICAS NA PREVALÊNCIA E INTENSIDADE MÉDIA DE INFESTAÇÃO DE ÁCAROS E MOSCAS EM MORCEGOS PHYLLOSTOMIDAE	51

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO

A expansão das atividades humanas, acompanhada de diferentes processos de ocupação cada vez mais intensos, transformaram a maior parte dos ecossistemas nativos em ecossistemas antropogênicos (ELLIS et al., 2010). Este processo ocasiona a perda de habitat para várias populações, causando sérios danos à biodiversidade (FAHRIG, 2003; FISCHER; LINDENMAYER, 2007). Os ambientes alterados pela ação humana dão lugar a diversos tipos de uso do solo, gerando uma grande heterogeneidade de ambientes, que por sua vez tem importante papel para a dinâmica de todo o ecossistema (UMETSU; METZGER; PARDINI, 2008). Neste contexto, um dos fatores com grande impacto na biodiversidade é a perda de cobertura florestal, que pode comprometer a eficiência de diversas funções ecológicas, afetando o potencial de conservação dos remanescentes florestais (ESTAVILLO; PARDINI; ROCHA, 2013). Além do impacto sobre as populações, a redução de habitats nativos afeta negativamente as interações ecológicas, cuja perda nos ambientes antropogênicos pode ocorrer mais rápido do que a própria extinção local de espécies, interferindo na dinâmica de funções e serviços ecossistêmicos (VALIENTE-BANUET et al., 2015). Outro importante fator que impacta negativamente a biodiversidade é a homogeneização dos ambientes naturais através da implantação de monoculturas (ESTAVILLO; PARDINI; ROCHA, 2013). Assim, o histórico de conversão de ambientes naturais em antropogênicos e o impacto destas modificações na biodiversidade torna necessário um aprofundamento cada vez maior em estudos que avaliem estes efeitos.

Os morcegos (ordem Chiroptera) participam de várias funções ecossistêmicas em seus habitats, tais como a dispersão de sementes, polinização e controle de populações animais (KUNZ et al., 2011), além de serem considerados excelentes bioindicadores do status de conservação de áreas naturais (MEDELLÍN; EQUIHUA; AMIN, 2000). As modificações nas características naturais dos ambientes podem trazer desequilíbrios às comunidades de morcegos (CISNEROS; FAGAN; WILLIG, 2015; MUYLAERT; STEVENS; RIBEIRO, 2016; RIPPERGER et al., 2012). Este conjunto de fatores indicam que os morcegos são considerados um importante grupo modelo para estudos do impacto de ambientes antropogênicos na biodiversidade. Os morcegos pertencem a segunda ordem mais rica de mamíferos (REIS et al., 2011), contando com 1308 espécies (ROSKOV et al., 2019) com grande representatividade ao longo das regiões tropicais (MIKLEBURGH; HUTSON; RACEY, 2002). No Brasil são

apontadas 182 espécies distribuídas em 69 gêneros e 9 famílias, o que representa cerca de 14% das espécies registradas no planeta (NOGUEIRA et al., 2018). Apesar de expressiva, a riqueza de morcegos no Brasil pode estar subestimada, pois segundo dados publicados por Bernard, Aguiar e Machado (2011), cerca de 60% do território brasileiro permanecem sem amostragem para este grupo.

Com relação à dieta, os morcegos possuem os hábitos mais variados entre os mamíferos (REIS et al., 2007), podendo-se encontrar espécies carnívoras, predando peixes, pequenos mamíferos e até outros morcegos (BORDIGNON, 2005; BREVIGLIERI; PEDRO, 2008), frugívoras (ALMEIDA; MORO; ZANON, 2005; NOVAES et al., 2010), hematófagas (REIS et al., 2007), insetívoras (AGUIAR; ANTONINI, 2008), polinívoras e nectarívoras (SILVA; PERACCHI, 1995). Neste contexto, a frugivoria é um hábito amplamente observado nas espécies de morcegos pertencentes à família Phyllostomidae (PERACCHI et al., 2011; TOMAS, 1988), com destaque para a grande variedade de frutos das quais se alimentam (FABIÁN; RUI; WAECHTER, 2008). Os Phyllostomidae compõem a família mais diversa entre os morcegos da Região Neotropical (FENTON et al., 1992), e representa 52,9% das espécies registradas no Brasil (PERACCHI et al., 2011), das quais cerca de 35% apresentam dieta frugívora (FABIÁN; RUI; WAECHTER, 2008). Os frutos consumidos por morcegos reúnem características que os inserem na síndrome de dispersão denominada quiropterocoria (van der PIJL, 1972), dentre estas características destacam-se: fruto carnoso do tipo baga, forte odor ao amadurecer, coloração verde e são persistentes e expostos na planta mãe. As características encontradas em frutos quiropterocóricos, assim como a preferência alimentar em algumas espécies de morcegos, podem refletir mecanismos de co-evolução entre morcegos e plantas (HEITHAUS, 1982).

Muitas espécies de morcegos frugívoros apresentam preferência pelo consumo de frutos de espécies vegetais pioneiras, com a consequente dispersão e colonização de novas áreas pelas mesmas (ALMEIDA; MORO; ZANON, 2005; BRUSCO; TOZATO, 2009; JACOMASSA; PIZO, 2010; MELLO et al., 2004; PASSOS et al., 2003; SIPINSKI; REIS, 1995). Por defecarem durante o voo, os morcegos tendem a depositar suas fezes no interior de clareiras, podendo dispersar sementes de espécies pioneiras nestes locais, auxiliando assim na restauração natural de áreas florestais (GORCHOV et al., 1993), além de aumentarem o fluxo gênico entre as populações de plantas (HEITHAUS, 1982). Assim, os morcegos frugívoros contribuem de forma extremamente significativa para a manutenção do ecossistema e para a colonização de novas áreas pelos vegetais, além de contribuírem para os processos de recuperação de áreas degradadas (GORCHOV et al., 1993; MIKICH; BIANCONI, 2005).

Nas regiões tropicais, aproximadamente 90% das plantas possuem frutos dispersos por animais (FLEMING, 1979). Somente no extrato arbóreo, o consumo de frutos e dispersão de sementes por animais representa cerca de 50% a 75% (HOWE; SMALLWOOD, 1982). No Brasil, a Mata Atlântica conta com cerca de 75% das plantas sendo dispersas por animais. Neste país, existem registros de 189 espécies de plantas fornecendo recurso alimentar, tais como frutos, pólen, néctar e folhas para a fauna de morcegos (FABIÁN; RUI; WAECHTER, 2008). Somente em relação à frugivoria, foram registrados no Brasil aproximadamente 33 espécies de morcegos consumindo frutos e dispersando sementes de cerca de 90 espécies de plantas (SETTE, 2012). Para Fleming e Kress (2011), a preservação das interações entre morcegos e plantas, assim como dos habitats em que elas ocorrem é essencial para a manutenção das dinâmicas ecológicas e evolutivas das florestas tropicais.

Outro importante aspecto relacionado a ecologia dos morcegos são suas interações antagonistas com ectoparasitos, cuja incidência pode reduzir o fitness dos hospedeiros e influenciar na determinação de sua estrutura social (PARTTERSON; DICK; DITTMAR, 2008). Dentre os ectoparasitos de morcegos, os grupos mais representativos são as moscas das famílias Streblidae e Nycteribiidae, e os ácaros (WENZEL; TIPTON, 1966). Estas interações apresentam elevado grau de especialização ao nível de espécie (DICK; PATTERSON, 2007; LOURENÇO; PATRÍCIO; FAMADAS, 2016; SALDAÑA-VÁZQUEZ et al., 2019), e podem ser influenciadas pela variação de diferentes fatores bióticos e abióticos (PILOSOF et al., 2012). Diversos aspectos destas interações podem ser impactados pelas perturbações humanas (PILOSOF et al., 2012), o que reforça a importância de pesquisas sobre as interações morcego-ectoparasitos em ambientes antropogênicos.

Diante deste contexto, o objetivo geral deste estudo foi avaliar como as características da estrutura e composição de paisagens antropogênicas interferem na organização das interações ecológicas entre plantas, morcegos frugívoros e ectoparasitos. As características das paisagens foram aqui estudadas com base em ferramentas e conceitos oriundos da Ecologia de Paisagens. Assim, para estudar estes efeitos da paisagem, a presente tese foi estruturada em dois capítulos, ambos escritos em formato de artigos científicos.

No primeiro capítulo foi avaliado se as características das paisagens interferem de formas diferentes na organização das interações mutualistas entre morcegos e plantas e antagonistas entre morcegos e ectoparasitos. Neste capítulo as interações foram estudadas com base na Teoria de Redes Complexas (BASCOMPTE; JORDANO, 2007), a partir da qual foram geradas métricas descritoras das redes de interação morcego-planta e morcego-ectoparasito. Neste capítulo foi observado que as interações antagônicas entre morcegos e ectoparasitos

foram mais afetadas pelas variáveis da paisagem do que as interações mutualísticas entre morcegos e plantas. Houve um importante papel da cobertura florestal, cujo aumento foi associado à redução da diversidade de interações, mas também ao aumento da especialização nas redes morcego-planta. Nas redes de morcego-ectoparasito, o aumento da cobertura florestal foi associado à perda de diversidade de interações, modularidade e riqueza dos dois grupos, mas com o aumento do aninhamento. A proporção de borda por área do fragmento amostrado influenciou apenas as redes morcego-ectoparasitos, onde seu aumento causou redução da diversidade de interações e aumento da especialização. O aumento da heterogeneidade da paisagem resultou na redução na diversidade de interações nas redes morcego-planta, e do aumento do aninhamento e da modularidade das redes de morcego-ectoparasito. Este capítulo está redigido em inglês e formatado de acordo com as normas da revista *Biodiversity and Conservation*, a qual já foi submetido.

No segundo capítulo foi avaliado se as características das paisagens interferem nos padrões de parasitismo em morcegos frugívoros. Para quantificar esta variação foram utilizados índices parasitológicos de prevalência e intensidade média de infestação, cuja combinação foi denominada de carga parasitária, seguindo termo adotado em publicações anteriores. A partir destes dados foi avaliado se a carga parasitária varia de acordo com alguns aspectos das paisagens. Neste capítulo foi observado que as respostas da carga parasitária variaram muito entre as interações estudadas, e não apresentaram nenhuma relação com o grupo de ectoparasito, ou seja, ácaros ou moscas. A proporção de hospedeiros infestados apresentou mais relação com a paisagem do que os valores médios de infestação. O aumento da heterogeneidade da paisagem resultou em respostas distintas entre as interações. Já o aumento da cobertura florestal reduziu a carga parasitária na maioria das interações. O aumento na proporção de borda por área do fragmento amostrado apresentou uma influência aparentemente característica a cada espécie de hospedeiro. É provável que a paisagem tenha afetado a carga parasitária através de características que interferem nas taxas de encontro entre hospedeiros (para ácaros e moscas) e entre estes e seus ectoparasitos nos abrigos (para moscas). Este capítulo está redigido em português e formatado de acordo com as normas da revista *Parasitology Research*.

2 CONCLUSÃO GERAL

A presente tese teve como linha geral avaliar como a estrutura e composição de paisagens antropogênicas interferem na organização das interações ecológicas. Para tal, foram adotados como modelo de estudo os grupos de plantas quiropterocóricas, avaliada através da dieta, os morcegos frugívoros e seus ectoparasitos.

No primeiro capítulo foi observado que as interações antagonistas entre morcegos e ectoparasitos sofreram mais efeitos da paisagem do que as interações mutualistas entre morcegos e plantas. As variações na cobertura florestal apresentaram grande importância, interferindo na diversidade de interações e especialização das redes morcego-planta, e na diversidade de interações, modularidade, aninhamento e riquezas dos dois táxons para as redes morcegos-ectoparasitos. A proporção de borda por área de fragmento não afetou as redes morcego-planta, mas interferiu na diversidade de interações e especialização das redes morcego-ectoparasitas. Por fim, o aumento da diversidade de uso do solo afetou a diversidade de interações nas redes morcego-planta e o aninhamento e modularidade nas redes morcego-ectoparasitos. Estes efeitos possivelmente estão relacionados a alguns fatores chave: o aumento da cobertura florestal está relacionada a maior quantidade de habitats para o grupo dos morcegos, que em ambientes com mais florestas, encontram mais abrigos e maior disponibilidade de plantas quiropterocóricas; a proporção de borda por área de floresta pode ter relação com a concentração de recursos, pois nas bordas há maior concentração de algumas espécies de plantas quiropterocóricas, como as do gênero *Piper*, que em maiores abundâncias fornecem mais frutos, atraindo os morcegos e interferindo na forma como estes grupos ocupam e utilizam este ambiente; a heterogeneidade de uso do solo pode interferir no uso do espaço através da proporção de classes que podem ser potencialmente menos ou mais permeáveis aos morcegos, o que pode ter estreita relação com a disponibilidade de recursos, ou com o comportamento de evitar exposição para reduzir o risco de predação.

Neste capítulo ficou evidente que os mesmos fatores da paisagem que interferem na organização de um tipo de interação podem ser indiferentes para o outro. Esta característica pode ser notada mesmo quando estudamos diferentes espectros das interações ecológicas que compartilham um táxon, como no caso dos morcegos presentes nos mutualismo e antagonismo avaliados neste estudo.

No segundo capítulo foi avaliado a influência da paisagem na carga parasitária em três espécies de morcegos Phyllostomidae. Foi observado que, de modo geral, existe uma tendência de dependência do contexto nas respostas da carga parasitária, ou seja, a influência da paisagem

pode variar conforme os grupos que interagem, e também onde interagem. Uma interessante observação foi que a proporção de hospedeiros infestados apresentou mais relação com a paisagem do que os valores médios de infestação. A diversidade de uso do solo causou respostas distintas, sem nenhum padrão geral observado entre as interações. Por outro lado, o aumento da cobertura florestal foi associado com a redução na carga parasitária na maioria das interações, o que destaca uma importante atuação do aumento dos ambientes florestais para a redução da transmissão de ectoparasitos em morcegos frugívoros, podendo reduzir até mesmo possíveis surtos de doenças que estes ectoparasitos possam transmitir. Por fim, o tipo de resposta que a proporção de borda por área do fragmento causou na carga parasitária foi relacionada ao táxon do hospedeiro. Conforme relatado em diversos estudos, um fator chave que atua na dinâmica do parasitismo é a taxa de encontro entre hospedeiros para ácaros e moscas, e entre estes e seus ectoparasitos nos abrigos (para moscas). Neste sentido, as variações na cobertura florestal estão intimamente relacionadas à disponibilidade de abrigos; a variação na proporção de borda por área de fragmentos pode interferir na disponibilidade espacial e temporal de recursos alimentares, o que afeta a taxa de encontro entre os morcegos hospedeiros e; a variação no uso do solo pode agrupar os morcegos em determinados ambientes, o que também interfere nas taxas de encontro.

Em suma, a presente tese contribuiu para a compreensão de como paisagens antropogênicas podem influenciar na organização das interações ecológicas. Adicionalmente, também foi relatado que a maneira como as características afetam as interações pode variar conforme o tipo de interação e com as espécies que interagem. Estes fatores apontam a grande importância em se considerar tanto os aspectos da paisagem como os relacionados às diferentes interações ecológicas em futuros programas de conservação, de modo a agregar mais fatores importantes para a conservação dos táxons e dos ambientes de interesse.

REFERÊNCIAS

- AGUIAR, L. M. S.; ANTONINI, Y. Diet of two sympatric insectivores bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Cerrado of the Central Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, n. 25, v. 1, p. 28-31, 2008.
- ALMEIDA, C. G.; MORO, R. S.; ZANON, C. M. V. Dieta de duas espécies de morcegos frugívoros (Chiroptera, Phyllostomidae) em remanescentes florestais alterados na área urbana de Ponta Grossa, PR. **Publicatio UEPG: Ciências Biológicas e da Saúde**, v. 11, n. 3, p. 15-21, 2005.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 38, p. 567-693, 2007.
- BERNARD, E.; AGUIAR, L. M. R.; MACHADO, R. B. Discovering the Brazilian bat fauna: a task for two centuries? **Mammal Review**, v. 41, n. 1, p. 23-39, 2011.
- BORDIGNON, M. O. Predação de morcegos por *Chrotopetrus auritus* (Peters) (Mammalia, Chiroptera) no pantanal de Mato Grosso de Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, n. 22, v. 4, p. 1207-1208, 2005.
- BREVIGLIERI, C. P. B.; PEDRO, W. A. Primeiro registro de predação de *Poecilia reticulata* Peters, 1859 e *Phalloceros caudimaculatus* (Hansel, 1868) por *Noctilio leporinus* (Linnaeus, 1758) (Chiroptera, Noctilionidae). **Chiroptera Neotropical**, v. 14, n. 2, p. 391-396, 2008.
- BRUSCO, A. R.; TOZATO, H. C. Frugivoria na dieta de *Artibeus lituratus* Olfers, 1818 (Chiroptera, Phyllostomidae) no Parque do Ingá, Maringá / PR. **Revista F@pCiência**, v. 3, n. 2, p. 19 – 29, 2009.
- CISNEROS, L. M.; FAGAN M. E.; WILLIG, M. R. Season-specific and guild-specific effects of anthropogenic landscape modification on metacommunity structure of tropical bats. **Journal of Animal Ecology**, v. 84, p. 373–85, 2015.
- DICK, C. W.; PATTERSON, B. D. Against all odds: explaining high host specificity in dispersal-prone parasites. **International Journal for Parasitology**, v. 37, p. 871–76, 2007.
- ELLIS, E. C.; GOLDEWIJK K. K.; SIEBERT S.; LIGHTMAN, D.; RAMANKUTTY, N. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. **Global Ecology and Biogeography**, v.19, p. 589–606, 2010.
- ESTAVILLO, C.; PARDINI R.; ROCHA, P. L. B. Forest loss and the biodiversity threshold: an evaluation considering species habitat requirements and the use of matrix habitats. **PLoS ONE**, v.8, n. 12, p. 1–10, 2013.
- FABIÁN, M. E.; RUI, A. M.; WAECHTER, J. L. Plantas utilizadas como alimentos por morcegos (Chiroptera, Phyllostomidae), no Brasil. In: REIS, N. R.; PERACCHI, A. D.; SANTOS, G. A. S. D. **Ecologia de Morcegos**. Londrina. Technical Books, p. 51-70, 2008.

- FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, p. 487–515, 2003.
- FENTON, M. B.; ACHARYA, L.; AUDET, D.; HICKEY, M. B. C.; MERRIMAN, C.; OBRIST, M. K.; SYME, D. M.; ADKINS, B. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. **Biotropica**, v. 24, n. 3, p. 440-446, 1992.
- FLEMING, T. H. Do tropical frugivores compete for food? **American Zoologist**, v. 19, n. 4, p. 1157-1172, 1979.
- FLEMING, T. H.; KRESS, W. J. A brief history of fruits and frugivores. **Acta Oecologica**, v. 37, p. 521-530, 2011.
- FISCHER, J.; LINDENMAYER, D. B. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. **Global Ecology and Biogeography**, v. 16, p. 265–80, 2007.
- GORCHOV, D. L.; CORNEJO, F.; ASCORRA, C.; JARAMILLO, M. The role of seed dispersal in the natural regeneration of the rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. **Vegetatio**, v. 107/108, n. 1, p. 339-334, 1993.
- HEITHAUS, E. R. Coevolution between bats and plants. In: KUNZ, T. H. (Ed.). **Ecology of Bats**. New York: Plenum Press, p. 327-367, 1982.
- HOWE, H. F.; SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 13, p. 201-228, 1982.
- JACOMASSA, F. A. F.; PIZO, M. A. Birds and bats diverge in the qualitative and quantitative components of seeds dispersal of a pioneer tree. **Acta Oecologica**, v. 36, p. 493-496, 2010.
- KUNZ, T. H.; TORREZ E. B.; BAUER D.; LOBOVA, T.; FLEMING, T. H. Ecosystem services provided by bats. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 1223, p. 1–38, 2011.
- LOURENÇO, E. C.; PATRÍCIO, P. M. P.; FAMADAS, K. M. Community components of spinturnicid mites (Acari: Mesostigmata) parasitizing bats (Chiroptera) in the Tinguá Biological Reserve of Atlantic Forest of Brazil. **International Journal of Acarology**, v. 42, n. 2, p. 63-69, 2016.
- MEDELLÍN, R. A.; EQUIHUA, M.; AMIN, M. A. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests. **Conservation Biology**, v. 14, n. 6, p. 1666–75, 2000.
- MELLO, M. A. R.; SHITTINI, G. M.; SELIG, P.; BERGALLO, H. G. Seasonal variation in the diet of the bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in an Atlantic Forest area in southeastern Brazil. **Mammalia**, v. 68, n. 1, p. 49-55, 2004.
- MICKLEBURGH, S. P.; HUTSON, A. M.; RACEY, P. A. A review of the global conservation status of bats. **Oryx**, v. 36, n. 1, p. 18-34, 2002.

MIKICH, S. B.; BIANCONI, G. V. Potencializando o papel dos morcegos frugívoros na recuperação de áreas degradadas. **Boletim de Pesquisa Florestal**, n. 51, p. 155-164, 2005.

MUYLAERT, R. L.; STEVENS, R. D.; RIBEIRO, M. C. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado-forest landscapes. **Ecological Applications**, v. 26, n. 6, p. 1854–67, 2016.

NOGUEIRA M. R.; LIMA, I. P.; GARBINO, G. S. T.; MORATELLI, R.; TAVARES, V.C.; GREGORIN, R.; PERACCHI, A. L. **Updated checklist of Brazilian bats: version 2018.1. Comitê da Lista de Morcegos do Brasil—CLMB. Sociedade Brasileira para o Estudo de Quirópteros (Sbeq)**. Disponível em: <<http://www.sbeq.net/updatelist>>. Acesso em: 10 de dezembro de 2019.

NOVAES, R. L. M.; MENEZES-JÚNIOR, L. F.; DUARTE, A. C.; FAÇANHA, A. C. S. Consumo de *Psycotria suterella* Muell. Arg. (Rubiaceae) por morcegos no sudeste do Brasil. **Chiroptera Neotropical**, n. 16, v. 1, p. 535-538, 2010.

PASSOS, F. C.; SILVA, W. R.; PEDRO, W. A.; BONIN, M. R. Frugivoria em morcegos (Mammalia, Chiroptera), no Parque Estadual Intervales, sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 20, n. 3, p. 511-517, 2003.

PATTERSON, B. D.; DICK, C. W.; DITTMAR, K. Parasitism by bat fly (Diptera: Streblidae) on Neotropical bats: effects of host body size, distribution, and abundance. **Parasitology Research**, v. 103, p. 1091-1100, 2008.

PERACCHI, A. L.; LIMA, I. P.; REIS, N. R.; NOGUEIRA, M. R.; ORTENCIO-FILHO, H. 2011. Ordem Chiroptera. In: REIS, N. R.; PERACCHI, A. R.; PEDRO, W. A.; LIMA, I. P. **Mamíferos do Brasil**. Londrina: UEL, 439 p.

PILOSOFF, S.; DICK, C. W.; KORINE, C.; PATTERSON, B. D.; KRASNOV, B. R. Effects of anthropogenic disturbance and climate on patterns of bat fly parasitism. **PLoS ONE**, v. 7, n.7, 2012.

RIPPERGER, S. P.; TSCHAPKA, M.; KALKO, E. K. V.; RODRIGUEZ-HERRERA, B.; MAYER, F. Life in a mosaic landscape: anthropogenic habitat fragmentation affects genetic population structure in a frugivorous bat species. **Conservation Genetics**, v.14, n. 5, 2012.

REIS, N. R.; SHIBATTA, O. A.; PERACCHI, A. L.; PEDRO, W. A.; LIMA, I. P. Sobre os morcegos brasileiros. In: REIS, N. R.; PERACCHI, A. L.; PEDRO, W. A.; LIMA, I. P. (eds.). **Morcegos do Brasil**, Londrina, 253 p., 2007.

REIS, N. R.; SHIBATTA, O. A.; PERACCHI, A. L.; PEDRO, W. A.; LIMA, I. P. Sobre os Mamíferos do Brasil. In: REIS, N. R.; PERACCHI, A. R.; PEDRO, W. A.; LIMA, I. P. **Mamíferos do Brasil**. Londrina: UEL, 439 p., 2011.

ROSKOV, Y.; OWER, G.; ORRELL, T.; NICOLSON, D.; BAILLY, N.; KIRK, P. M.; BOURGOIN, T.; DEWALT, R. E.; DECOCK, W.; NIEUKERKEN, E. van; ZARUCCHI, J.; PENEV, L. (eds.). **Species 2000 & ITIS Catalogue of Life**. Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. ISSN 2405-8858. Disponível em: <www.catalogueoflife.org/col>. Acessado em 20 de novembro de 2020.

SALDAÑA-VÁZQUEZ, R. A.; SANDOVAL-RUIZ, C. A.; VELOZ-MALDONADO, O. S.; DURÁN, A. A.; RAMÍREZ-MARTÍNEZ, M. M. Host ecology moderates the specialization of neotropical bat-fly interaction networks. **Parasitology Research**, v. 118, n. 10, p. 2919–2924, 2019.

SETTE, I. M. S. **Interação morcego-fruto: Estado da arte no Brasil e um estudo da chuva de sementes por aves e morcegos em uma área do Cerrado em Brasília**. 2012. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília.

SILVA, S. S. P.; PERACCHI, A. L.; Observações da visita de morcegos (Chiroptera) às flores de *Pseudobombax grandiflorum* (Cav.) A. Robyns. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 12, n. 4, p. 859-865, 1995.

SIPINSKI, E. A. B.; REIS, N. R. Dados ecológicos dos quirópteros da Reserva Volta Velha, Itapoá, Santa Catarina, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 12, n. 3, p. 519-528, 1995.

THOMAS, D. W. Analysis of diets of plant-visiting bats. 1988. In: KUNZ, T. H. (Ed.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Washington, D.C., Smithsonian Institution, 533 p.

UMETSU, F.; METZGER, J. P.; PARDINI, R. Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic Forest small mammals. **Ecography**, v. 31, p. 359-370, 2008.

VALIENTE-BANUET, A.; AIZEN, M. A.; ALCÁNTARA, J. A.; ARROYO, J.; COCUCCI, A.; GALETTI, M.; GARCÍA, M. A.; et al. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. **Functional Ecology**, v.29, p. 299–307, 2015.

van der PIJL, L. 1972. **Principles of dispersal in higher plants**. Springer-Verlag. New York, 161 p.

WENZEL, R. L.; TIPTON, V. J. **Ectoparasites of Panamá**. Chicago: Field Museum of Natural History, 1966.

SEGUNDA PARTE - ARTIGOS

**ARTIGO 1 - LANDSCAPE STRUCTURE AND COMPOSITION MODIFY
MUTUALISTIC AND ANTAGONISTIC INTERACTIONS AMONG PLANTS, BATS
AND ECTOPARASITES IN A ANTHROPOGENIC MOSAIC**

ARTIGO ELABORADO DE ACORDO COM AS NORMAS DO PERIÓDICO BIODIVERSITY AND
CONSERVATION (VERSÃO PRELIMINAR)

Rodrigo M. Mello, Rafael S. Laurindo, Lilith C. Silva, Marcela V. Pyles, Matheus C. S. Mancini, Wesley Dáttilo, Renato Gregorin

Landscape structure and composition modify mutualistic and antagonistic interactions among plants, bats, and ectoparasites in an anthropogenic mosaic

R. M. Mello (rodrigomellojf@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-1271-4978>), *R. S. Laurindo*, *L. C. Silva*, *M. V. Pyles*, *M. C. S. Mancini*, *R. Gregorin* – Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, CP 3037, Lavras, Minas Gerais, Brazil.

W. Dáttilo – Red de Ecoetología, Instituto de Ecología A. C., Xalapa, Veracruz, Mexico.

Abstract:

The Atlantic Forest biome has lost most of its native area due to the ongoing process of human occupation. The suppression of the forest for the implementation of monoculture has created varied environmental mosaics, modifying the natural landscape and changing biodiversity patterns. This scenario affects the preservation of native populations, resulting in the loss of ecological interactions and consequently destabilizing ecosystem functions. Many studies have already assessed the influence of anthropogenic landscapes over ecological interactions. However, hitherto there has been no evaluation of the differences in the influence of landscape structure and composition over networks of mutualistic and antagonistic interactions under the same landscape context. We thus aimed to evaluate if landscape structure and composition interfere distinctively with mutualistic bat-plant and antagonistic bat-ectoparasite interactions. We have observed that the antagonistic interactions were more extensively affected by the studied landscape variables than the mutualistic interactions. We believe forest cover to be of remarkable importance, since greater cover resulted in less diversity of interactions but increased the specialization of bat-plant networks. Regarding bat-ectoparasite networks, greater forest cover was associated with a decrease in the diversity of interactions, in modularity, and in the richness of both groups, while nestedness increased. The shape of the forest patch influenced only bat-ectoparasite networks and a higher shape value correlated with decreased diversity and increased specialization. More diversity of landscape classes resulted in reduced diversity of bat-plant interactions, increased nestedness, and decreased modularity in bat-ectoparasite networks.

Keywords: Neotropics, Atlantic Forest, Complex Networks, Phyllostomidae, Streblidae, Mites.

Acknowledgments

We thank to Cristina Vieira and all team of Instituto Sul-mineiro de Estudos e Conservação da Natureza for the logistic support and facilities during the field work. We thank to Érica Hasui to help on landscape mapping approach, and to Gustavo Gracioli for the confirmation of the identification of Strebelidae and Leopoldo Bernardi for identification of mites. We also thank to all local business companies and owner of the farms for permission in accessing the studied areas. This study was partially funded by The Rufford Foundation for funding of sampling material and field expedition expenses, and the Brazilian Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) – Finance Code 001 – for the PhD scholarships.

Introduction

Human activities have caused deep alterations in natural areas, resulting in loss, isolation, and degradation of habitats and the consequent decline and extinction of natural populations (Fischer and Lindenmayer 2007). Many of these alterations of the original biota are related to the conversion of native forests into agricultural landscapes (Harvey et al. 2008), affecting the biodiversity as a whole, including taxonomic, functional, and phylogenetic relations (Cisneros et al. 2015a). Thus, the loss of forest cover represents a great threat for biodiversity, decreasing the conservation value of forest patches and ecosystem services, such as health regulation and pest control (Estavillo et al. 2013). Another downside of the loss of native forest is that it favors the establishment of generalist and invasive species that may lead to the local extinction of endemic and specialist native species (Umetsu and Pardini 2006). The suppression of vast areas of native forest usually occurs for pasture and monoculture purposes, and such procedure results in different mosaics of landscape that affect the local patterns of diversity (López-Bao and González-Varo 2011; Ripperger et al. 2012), which denotes the importance of studying contemporaneous biodiversity processes occurring in anthropogenic ecosystems.

An robust approach to understanding the dynamics of changes in the biota must consider landscape ecology, which assembles several concepts and tools that allows us to assess how the biota responds to land usage on a broader scale (Wiens 1992), focusing on the comprehension of space patterns and ecological processes (Turner 2005). The landscape may be evaluated by metrics that describe its composition and configuration (Turner 2005), since it is understood as a heterogeneous mosaic composed by interactive unities defined by an observer, in a certain scale of observation (Metzger 2001). Accordingly, some studies have already demonstrated that modifications on native landscapes made by humans affect patterns of natural populations and ecological interactions (Fischer and Lindenmayer 2007; Gorresen and Willig 2004; Silva et al. 2015; Valiente-Banuet et al. 2015), causing the loss of ecological functions to occur faster than the extinction of species (Valiente-Banuet et al. 2015). Furthermore, according to Valiente-Banuet et al. (2015), ecological interactions are the main component of biodiversity and a suitable indicator of ecosystem health. Thus, landscape ecology allows us to assess how anthropogenic changes in natural landscapes affect biodiversity patterns.

In this context, bats (Mammalia: Chiroptera) are connected to a variety of ecological interactions, which makes them a key-group in the study of the dynamics of forest remnants (Kunz et al. 2011). These animals belong to the second richest order among mammals and play several ecosystem functions, such as seed dispersion, pollination, and animal population control by predation (Kunz et al. 2011). Among bats, the New World family Phyllostomidae presents a high level of diversity (Arbour et al. 2019), including many frugivorous

taxa (Lobova et al. 2009). Bats are one of the most important frugivorous groups in tropical forests and many of the fruits they consume are from pioneer plants whose seed dispersion operates in forest recomposing processes and increases the genetic flow between plants (Muscarella and Fleming 2007). Thus, understanding the ecology of frugivorous bats improves our knowledge of the functioning of natural ecosystems. On the other hand, antagonistic interactions such as bat-ectoparasite, mainly between diptera Streblidae and mites (Wenzel and Tipton 1966) may be detrimental to individual fitness and cause changes to the social structure of bat assemblages (Patterson et al. 2008). Given that antagonistic bat-ectoparasite interactions can be influenced by both biotic (e.g. vegetation structure) and abiotic (e.g. climatic conditions) factors (Pilosof et al. 2012), understanding these interactions contributes to a holistic knowledge of the dynamics of tropical ecosystems.

Ecological studies of bats in the context of landscape ecology have increased in recent years (Peixoto 2018) and it is thus known that bats are impacted by variations on the structure and the organization of landscapes, such as changes to the extension of forest cover and to matrix composition (Muylaert et al. 2016; Ripperger et al. 2012). Landscape can affect bat populations in different ways (Cisneros et al. 2015b; Klingbeil and Willig 2009), as their patterns of diet and foraging respond to changes in landscapes (Cisneros et al. 2015a). Although many studies on the ecology of frugivorous bats and on ectoparasites are available, there is no empirical data encompassing both mutualistic (bat-plant) and antagonistic (bat-ectoparasite) interactions in the same context. In this sense, the application of tools and concepts derived from the theory of complex networks is now possible in order to understand the organization of ecological interactions (Albert and Barabási 2002). When considering the nodes of the network as taxa and the connections among nodes as interactions (Amaral and Ottino 2004; Bascompte and Jordano 2007), there are topological patterns that can be described by metrics, reflecting the structure and the characteristics of the network structure, thereby allowing comparisons in several ways, such as by taxa, phytophysiognomies, areas and so on (Dehling 2018). Thus, recent studies based on complex networks have brought remarkable contributions for our comprehension of the processes that drive ecological interactions (Bascompte and Jordano 2007; Poulin 2010). Meanwhile, most studies focus only on a single perspective of interactions — either antagonism or mutualism (Melián et al. 2009, Sauve et al. 2014) — even though it is known that organisms merged in a complex network of interactions respond in distinct ways to the forces that act on the network structure (Thébault and Fontaine 2010). In this sense, studies evaluating antagonistic and mutualistic networks in the same context are scarce (Melián et al. 2009) but necessary to a holistic understanding of the processes that mold the interactions. Finally, in the context of landscape ecology, empirical data covering the impact that deep landscape changes promoted by human activities have on ecological

interactions are also scarce (Corro et al. 2018; Ferreira et al. 2013; Fortuna and Bascompte 2006), and the available studies are focused on a single way of interaction, such as seed dispersion (Cisneros et al. 2015a; López-Bao and González-Varo 2011), or pollination (Ferreira et al. 2013; Moreira et al. 2015), or parasitism (Bolívar-Cimé et al. 2017). Some researches, however, have found that the interactions between frugivorous bats presented very little variation in response to distinct degrees of environmental changes (Laurindo et al. 2018; Mello et al. 2011b), while bat-ectoparasite relationships were more influenced by environmental characteristics (Durán et al. 2018; Zarazúa-Carbajal et al. 2016).

In this complex scenario, our study aims to investigate how the mutualistic bat-plant and the antagonistic bat-ectoparasite interactions are differently shaped by the composition and the structure of the landscape. In order to address these questions, we propose two hypotheses, considering the same landscape characteristics: 1) a little influence will be observed on the organization of bat-plant interactions due to the remarkable tolerance that frugivorous bats have to habitat loss, feeding on fruit from pioneer species abundant in forest edges, and 2) more influence will be noticed on bat-ectoparasite interactions, given that ectoparasites are influenced by roosts availability, which depends on the configuration of landscape mosaics.

Methodology

Study area

We carried out this study in several forest remnants with distinct areas at the municipalities of Alfenas, Areado, and Monte Belo, southern state of Minas Gerais, in southeastern Brazil (within coordinates 21°20'23"-21°25'20" S and 46°07'21"-46°18'10" W). The region is inserted in a wide portion of ecotonal vegetation, including components of two biomes, Atlantic Forest and Cerrado, both considered hotspots for the conservation of biodiversity (Myers et al. 2000). The landscape is represented by small to medium forest fragments inserted in a matrix composed of monocultures of coffee, sugar cane, and pasture. The climate is classified as tropical, mesothermic, and sub-humid, marked by a dry winter with temperatures varying from 10 to 28 °C (April–September), and a humid and warm summer from October to March (Laurindo et al. 2014).

Bats, plants, and ectoparasites sampling

We selected 10 sampling points for carrying out fieldwork, and each of these points was the centroid of a landscape area. As previous studies have reported that phyllostomid bats can be influenced by landscape classes at a distance of one kilometer (Muylaert et al. 2016), we defined a buffer of 1.5 km for the delimitation of

landscape areas. Aiming to detect a greater number of interactions within each landscape, we sampled each of the 10 points for 2 nights in the dry season and 2 in the rainy season, between early 2017 and late 2018, totaling 40 nights of sampling. We sequentially arranged 10 Ecotone© mist nets (12 x 2.5 m), always at the edge of forest patches and 30 cm above the ground. The nets remained open for 6 hours/day from sunset. We checked the nets every twenty minutes and packaged the netted bats in individual cotton bags for one hour, to collect feces containing seeds, which we preserved in microtubes with ethanol 70%. We identified these seeds and organized data in a taxonomic rank as low as possible, using the identification keys in Lobova et al. (2009), then comparing this collection with the seeds of the fruits collected during the field works. We searched for ectoparasites using sharp-pointed tweezers and brushes. Ectoparasites were preserved in ethanol 70% as well. We identified ectoparasites using the keys available in Gracioli and Carvalho (2001) and Guerrero (1993, 1994a, 1994b, 1995a, 1995b, 1996). Bat species were identified using mainly the key present in Díaz et al (2016) and by comparison with a reference collection. We captured the bats with federal authorization from the Chico Mendes Institute for Biodiversity Conservation – ICMBio (SISBIO: 59694-2).

Classification of the landscapes

In order to obtain information about structure and composition of landscapes, we carried out a mapping procedure within the buffer limits of each landscape area. This procedure consisted in using as reference a high-resolution background image generated by satellite BING (2019), by means of the plugin OpenLayers for QGIS 2.18 (Qgis 2016). We generated a shapefile format file based on the satellite image, considering a scale of 1:5000, to perform the manual vectorization of the polygons corresponding to all classes present in the landscapes. The mapped classes consisted of Building, Coffee, Eucalyptus, Exposed Soil, Forest Patches, Pastures, Road, Shrubby Vegetation, Sugar Cane, and Water (Table S1 in supplementary material). Afterwards, we converted the shapefile using landscape mapping in a raster image with 4 meters of resolution; we individualized each mapped landscape and saved them as geotif files. Based on these files, we calculated for each of the 10 landscapes: the edge perimeter; the shape metrics of the forest patch where we sampled the bats; the percentage of forest cover in the whole landscape; and the diversity of classes calculated by Shannon index, considering all classes of landscape.

The perimeter, given in meters, provided us with the extension of the edge of the forest patch where we sampled bats. The shape relates to the geometric complexity of the forest fragment, being calculated from the ratio between the perimeter and the area, with higher values indicating high complexity. Thus, higher values of

shape mean that the patch formats are more distinct from Euclidean geometric structures, such as squares or circles, and the irregular aspect increases with the border extension by fragment area. The forest cover percentage accounted for the total proportion of native forest patches in each buffer. We measured heterogeneity of land use and cover according to the Shannon index, which considers number and proportion of landscape classes (McGarigal and Marks 1995). We performed these analyses using Qgis 2.18 (Qgis 2016) and Fragstats 4.2.1 (McGarigal et al. 2012) software.

Ecological interaction networks

We built 2 abundance matrixes for each of the 10 landscapes, one for bat-plant and the other for ectoparasite-bat interactions, in order to analyze the structure of interaction networks. When analyzing fecal samples, we considered as one event of fruit consumption each single type of fruit (species or morpho-species) found in the material collected from each bat, regardless of the number of seeds in the sample. From those data, we recorded how many times each bat species consumed each type of plant by sampling site. We built an A_{ij} mutualistic interaction matrix, where “i” is the consumed plant and “j” is the bat species. For bat-ectoparasite interactions, we considered the occurrence of each ectoparasite species in a host, and we calculated the abundance of each species of ectoparasite in each species of bat, at each sampling site. Thus, we built an A_{kl} antagonistic interaction matrix where “k” is the bat and “l”, the ectoparasite species. We calculated, and considered as descriptors of network organization: nestedness, interaction diversity, specialization, modularity metrics, and richness.

The nestedness describes how some species indirectly foster a connection between the species with fewer interactions and those with many interactions (Bascompte et al. 2003). We calculated this metric by means of weighted NODF (WNODF), which uses qualitative data, instead of binary (Almeida-Neto and Ulrich 2011). Modularity reflects to what extent some species connect more with each other than with the remaining species in the network (Thébault 2013). We calculated this metric using the algorithm QuaBiMo, which identifies modules in quantitative networks (Dormann and Strauss 2013). Nevertheless, nestedness and modularity metrics can be affected by network size (Sebastián-González et al. 2014), which in turn can lead to misinterpretation of the comparison between landscapes when both metrics are applied. Hence, in order to avoid any biases associated with network size in the analysis of nestedness and modularity, we standardized these variables as a z-score:

$$z = \frac{M - \bar{M}_{null}}{\sigma_{null}}$$

where M is the observed value of the metric, \overline{M}_{null} is the mean, and σ_{null} the standard deviation of the metrics generated from 1,000 randomized networks. The null model is based on Patefield's algorithm, which keeps the total marginal values identical to those observed in the networks, with some common and rare species (Patefield 1981).

We calculated specialization at the network level according to the $H2'$ metric, which is in turn derived from Shannon entropy. Specialization considers the deviation from the expected probability of distribution of random interactions, in which the values vary from zero (maximum generalization) to one (maximum specialization). This metric is neither affected by the sampling effort nor by the network size, which makes the comparison robust (Blüthgen et al. 2006). Lastly, we calculated the diversity of interactions based on Shannon entropy (Bersier et al. 2002). We obtained the significance of the Shannon diversity, $H2'$, WNODF, and modularity metrics by comparing the observed value of the metric with those generated by 1,000 randomizations (Table 2, supplementary material), and by using the null model, also based on Patefield's algorithm. We calculated all the analyses described here using the Bipartite package (Dormann et al. 2009), R 3.6.0 software (R Core Team 2019). We consider both mutualistic and antagonistic interactions to be comparable regarding the landscape effects, since the comparisons are based on networks built from empirical datasets in which bats compose both mutualistic and antagonistic networks.

Statistical analyses

In order to detect multicollinearity biases among the independent variables, we calculated the collinearity for shape, border perimeter, forest cover, and diversity of classes, using the variance inflation factor (VIF) and adopting a threshold of 4 (Hair et al. 2014). This step-by-step procedure of calculation focuses on the search by variable pairs with collinearity higher than the adopted threshold. Subsequently, variables that presented the highest values of VIF were repeatedly excluded until no variable with VIF higher than the threshold remained (Naimi et al. 2013). Border perimeter presented the highest VIF value and high collinearity with shape. Its exclusion then made impossible any multicollinearity among the remaining variables. Therefore, we carried out the subsequent analyses considering only shape, forest cover, and diversity of classes as independent variables (Table 3, supplementary material). We performed multicollinearity analyses using the *usdm* package (Naimi 2017) of the R 3.6.0 software (R Core Team 2019).

We used a generalized linear model (GLM) to test the hypothesis that the mutualistic and antagonistic interactions might be affected by landscape structure and composition. For this procedure, we considered a

combination of the landscape variables as independent ones, and each interaction descriptor as a dependent variable in each model. For models with continuous variables (interaction diversity, specialization, nestedness, and modularity), we used a Gaussian error distribution (residual normality tested by Shapiro's test). For all models with counting response variables (species richness), we used a negative binomial error distribution, since the data showed overdispersion and thus the Poisson error distribution would be unsuitable to use in this case. We based the choice of the best model on the second order Akaike Information Criteria, with correction for small samples (AICc). For each response variable, we included a null model representing the absence of the effect. All $\Delta AICc \leq 2$ e $\omega AICc > 0.1$ models were considered as viable for explaining the uncovered patterns (Burnham and Anderson 2002). We graphically reported the relative importance of each variable in the model. We carried out all analyses in the lme4 (Bates et al. 2015), MuMIn (Bartoń 2019), and MASS (Venables and Ripley 2002) packages, R 3.6.0 software (R Core Team 2019).

Results

We recorded 400 fecal samples containing seeds of 32 plant species or morpho-species, totalling 8 families consumed by 11 phyllostomid bat species. The most abundant bats were *Carollia perspicillata* (40.25%), *Sturnira lilium* (27.75%), *Artibeus lituratus* (19.5%), and *Artibeus fimbriatus* (5.75%). The plant families more frequently consumed were Piperaceae (43.25%), Solanaceae (25.75%), and Urticaceae (20.25%) (Table S4, supplementary material).

Regarding antagonistic interactions, we recorded 1,305 specimens of ectoparasites and they represented 35 species and 5 families. Among bat flies, we recorded only the family Streblidae, and the most abundant species were *Trichobius joblingi* (18.39%), *Paratrachobius longicrus* (11.26%), *Megistopoda proxima* (10.34%), and *Aspidoptera falcata* (10.27%). Mites represented about 40% of all ectoparasites records and the most abundant species were *Periglischrus iheringi* (22.45%), *Periglischrus ojastii* (12.18%), and *Chyrnissoides* sp (3.21%). Fourteen frugivorous bat species presented ectoparasites, which were more abundantly found in *Sturnira lilium* (35.42%), *Carollia perspicillata* (25.19%), *Artibeus lituratus* (24.27%), and *Artibeus fimbriatus* (8.09%) (Table S5, supplementary material).

Using our selection of the best statistical models, we were able to detect which aspects of landscape structure and composition affected both mutualistic and antagonistic interactions (Tables 1 and 2). Considering only bat-plant interaction networks, we observed that the diversity of interactions was reduced with the increase of both diversity of landscape classes and forest cover. On the other hand, the network specialization increased

with forest cover. Variations in nestedness, modularity, and richness of bats and consumed fruits were neither explained by landscape composition nor by structure (Figure 2). In the same way, in bat-ectoparasite antagonistic interactions, the diversity of interactions decreased as the forest cover and the complexity of the shape of the forest patch increased. Specialization of the network is higher when shape complexity is increased, and nestedness was higher in landscapes with more forest cover and diversity of classes. On the other hand, modularity declined with increased forest cover and diversity of landscape classes, and the richness of both bats and ectoparasites dropped as forest cover increased (Figure 3).

Discussion

The present study has remarkably contributed to our understanding of the features that drive both mutualistic and antagonistic interactions involving bats at the landscape level. We observed that the most important aspects for the structuration of both types of interactions are quite distinct, so that the bat-plant interactions were less affected by landscape characteristics than the ectoparasites-bats were.

Analyses of the effects of landscape over bat-plant interactions revealed that there was a reduction in the diversity of interactions as both forest cover and the diversity of landscape classes increased. The metrics of diversity of interactions is weighted by the richness and the frequency of interactions between bats and fruits (Corro et al. 2018). The landscape heterogeneity, measured here by the diversity of landscape classes, can be associated with less abundance of frugivorous bats (Klingbeil and Willig 2009; Muylaert et al. 2016), which may have a direct relationship with the quality of the habitats of the bats, determined by the presence of food resources and roosts. According to Meyer and Kalko (2008) a frugivorous bat assemblage is directly affected by matrix quality, given that the bats are favored by matrixes composed by pioneer chiropterochoric plants, and cultures which provide edible fruits for the bats (Cisneros et al. 2015b; Gorresen and Willig 2004). According to Laurindo et al. (2017), the availability of fruits is one of the main factors that determine the structure of the bat-plant interaction networks. However, the matrices of our landscapes are composed predominantly of coffee, sugar cane and pasture plantations; therefore, they are very poor in food resources for frugivorous bats. Given the absence of chiropterochoric fruits in the matrix, this environment may be acting in structuring the network by influencing the behavior of bats; as an example, they can avoid certain types of environments to evade predators (Breviglieri et al. 2013; Fenton et al. 1994). Hence, it is possible that different matrix structures reflect different degrees of permeability to bats, affecting their displacement in the landscape and consequently their interactions with plants in forest patches.

Another characteristic of the landscape that can act by decreasing richness and abundance of frugivorous bats is forest cover (Faria 2006; Gorresen and Willig 2004; Klingbeil and Willig 2009; Muylaert et al. 2016). In a study conducted by Klingbeil and Willig (2009), frugivorous bats were less abundant in landscapes with more forest cover, however the abundance of these bats was greater in more fragmented landscapes, and in these places there was a higher concentration of chiropterochoric plants. It is thus possible that larger fragments have more edge areas, which offer a greater and less aggregated availability of chiropterochoric pioneer plants. In this scenario, bats find more of their favorite fruits, focusing their search on certain types of fruits, which reduces the diversity of interactions between bats and plants. Furthermore, several frugivorous bat species occupy all the vertical space in the forest, and many of them (e.g. *Artibeus* spp., *Chiroderma*, *Vampyressa*), frequently use the upper stratum (canopy and subcanopy) (Gregorin et al. 2017), which we have not sampled. This can contribute to a sparser distribution of frugivorous bats in better-structured forest remnants (with more forest cover). On the other hand, higher values of specialization were observed in landscapes with more forest cover, which is probably related to the same factors that led to a reduction in the diversity of interactions. Thus, the increase in specialization may be more specifically related to the availability of favorite fruits, causing a reduction in resource sharing, which makes the network more specialized.

In this study, nestedness and modularity metrics were not affected by landscape structure and composition, corroborating previous works (Mello et al. 2011b; Laurindo et al. 2018). Different bat-plant interaction networks presented similar structures regarding nestedness and modularity (Mello et al. 2011a), denoting cohesion and robustness of interactions even in fragmented habitats (Mello et al. 2011b). Indeed, as reported by Laurindo et al. (2018), the topologies of the networks are kept even when plant and bat richness is reduced due to habitat loss. Also, the richness of bats and consumed plants was not affected by the characteristics of the landscape. However, the richness of frugivorous bats can vary locally and may be reduced even in larger forest fragments (Gorresen and Willig 2004), or remain unaffected by the forest proportions (Faria 2006; Klingbeil and Willig 2009; Muylaert et al. 2016). These data indicate that some frugivorous phyllostomid bat species persist even in highly anthropogenic environments.

In summary, our results indicate that bat-plant interactions were affected only by forest cover and diversity of landscape classes, and only in regard to two of the interaction descriptors (diversity and specialization). However, the interpretation of this result requires caution, because bat species respond distinctively to landscape, at different scales (Gorresen et al. 2005; Gorresen and Willig 2004; Klingbeil and Willig 2009). Furthermore, the bat assemblage present in our landscapes can be composed of species that have

persisted in the environment after an intense process of anthropic modification of the natural landscapes, which results in more robust interactions in disturbed environments.

Diversity of interactions in bat-ectoparasite networks dropped when the values of shape and forest cover raised. Previous studies had already reported that more habitat availability (e.g. forest cover) can result in an enhanced availability of roosts, which can induce a decrease in the diversity of bat-ectoparasite interactions (Pilosof et al. 2012). This is due to the fact that part of the life cycle of bat flies occurs in the roosts, and they need to actively seek out hosts (Dittmar et al. 2009), while mites spend their entire life cycle on the hosts, and depend on encounters between them for transmission (Reckardt and Kerth 2009). Thus, the survival of ectoparasites depends on whether they can find a host, and also on encounters between the hosts; the variation in the number of available roosts can affect the rates of these encounters (Presley 2011). In the present study, higher shape values for forest patches correlated with a reduction in the diversity of interactions and an increase in specialization. Bat-ectoparasite interactions usually present high specialization (Durán et al. 2018; Saldaña-Vázquez et al. 2019), but the loss of forest areas and fragmentation reduce the availability of roosts, favoring the interspecific transmission of ectoparasites, and consequently reducing specialization (Hernández-Martínez et al. 2018). According to Zarazúa-Carbajal et al. (2016), an increase in specialization would relate to the composition of the host assemblage and to roost behavior, thus the interactions are more influenced by vegetation structure than by the composition of ectoparasite species. Considering that at the edges of the forest patches there are proportionally more pioneer plants, the higher shape values are possibly related to greater availability of chiropterocoric fruits, which can attract greater richness and abundance of bats. This scenario possibly contributes to increased rates of encounter between ectoparasites and their preferred hosts, which results in a reduction in the diversity of interactions and an increase in specialization.

Our results showed a structure with more nestedness in landscapes with higher values for diversity of classes and forest cover. Thus, it is possible that, in landscapes with higher values for these variables, the generalist species of ectoparasites and bats participate in more interactions with different species in the network (Graham et al., 2009). Considering that normally the most abundant and generalist species represent the largest core of interactions (Graham et al., 2009), an increase in the diversity of land use and forest cover possibly strengthened the nestedness of the structure of bat-ectoparasite networks in this study. In fact, some species of frugivorous bats may be less abundant in landscapes with a more heterogeneous matrix (Klingbeil and Willig 2009; Muylaert et al. 2016), which may be due to a lack of food resources (Gorresen and Willig 2004), or to a tendency to avoid more open environments in order to reduce the risk of predation (Breviglieri et al. 2013;

Fenton et al. 1994). Thus, some landscape classes possibly act as an environmental filter, hindering the displacement of some species of bats between forest fragments and the consequent occupation of roosts. However, the increase in roost availability is directly related to the proportion of forest (Hernández-Martínez et al., 2018), so we expect a large availability of roosts to decrease the chances of ectoparasites finding their preferred host. In this sense, considering that variations in the ectoparasite infra-communities and bat assemblage interfere in the nestedness of the network (Patterson et al. 2009), it is likely that both groups have generalist species that increase their rate of encounter with different interaction partners in response to an increase in the diversity of classes and in forest cover, enhancing the nestedness.

On the other hand, an increase in these same landscape variables led to a reduction in modularity. A decrease in the rates of encounter between ectoparasites and their typical hosts can lead the former to infest other hosts in order to resume their life cycle (Hernández-Martínez et al. 2018), reducing modularity. According to Fagundes et al. (2017), different species of bats that share roosts in the same period tend to form modules with a subgroup of ectoparasites, which reinforces the importance of the rate of encounter between these taxa. Thus, as previously discussed, it is possible that some species of bats are favored by increased forest cover and diversity of land use, which could raise their rate of encounter with ectoparasites that are typical of other host species. Nevertheless, we expect most bat species to be less abundant, occupying a smaller number of roosts and spending less time in each one. A possible consequence of this could be a drop in the rates of encounter between ectoparasites and their typical hosts, increasing the number of non-preferred interactions (Durán et al. 2018). This set of landscape aspects that favor non-typical interactions possibly explains the reduction in modularity found in our study.

We observed a decline in bat and ectoparasite richness with increased forest cover. Considering that the ecological interactions between bats and ectoparasites are very specific (Durán et al. 2018; Lourenço et al. 2016), some studies reported that variations in ectoparasite communities are highly influenced by variations in the host assemblage (Barbier et al. 2019; Hernández-Martínez et al. 2018; Pilosof et al. 2012). It is thus possible that there is an indirect effect of habitat variation on ectoparasite richness due to the influence on host richness. However, we highlight that the effect of forest cover was relatively less important for bat richness than for ectoparasite richness. According to Pilosof et al. (2012), ectoparasites can be influenced both by the environment (e.g., availability and type of roosts) and by abiotic variables (e.g., temperature and precipitation). Hence, it is likely that there is a direct effect of the landscape over the richness of ectoparasites, which reinforces the importance of its role in the organization of these interactions, due to its effects over bats and ectoparasites.

Conclusions

The present study puts forward important contributions to our comprehension of the influence of landscape structure and composition on bat-ectoparasite antagonistic and bat-plant mutualistic network interactions. We observed that the landscape influenced the former more than the latter. Remarkably, an increase in forest cover correlated with less diversity of interaction and more specialization in the bat-plant network. Regarding bat-ectoparasite interactions, forest cover led to a decrease in the diversity of interactions, modularity and richness of both taxa, while nestedness increased. The high values of shape also correlated with less interaction diversity and more specialization in the bat-ectoparasite networks, but it did not affect the bat-plant networks. Lastly, an increase in the diversity of landscape classes correlated with less diversity of interactions in the bat-plant networks, whereas in the bat-ectoparasite networks it caused an increase in nestedness and a reduction in modularity. In this context, we highlight the importance of managing the entire landscape, and not just forest patches, for the conservation of phyllostomid bats in anthropogenic landscapes (Avila-Cabadilla et al. 2012). These bats integrate several ecological interactions, whose maintenance is very important for the preservation of biodiversity (Valiente-Banuet et al. 2015). Thus, data such as what we observed in this study are an alert for environmental managers to pay attention to the importance of landscape management in the preservation of ecological interactions, in order to reinforce the maintenance of ecosystem functions.

Studying the different possibilities of interactions in a system is vital, given that distinct aspects can interfere with the topologies of the networks. We thus encourage further research to identify which of the key-factors that structure antagonistic and mutualistic networks share a group, such as interactions involving plants and their pollinators or dispersers, and their interactions with predators or ectoparasites. Regarding landscapes, we recommend analyzing how the distinct types of ecological interactions respond to changes in landscapes in different scales and environmental gradients.

References

- Albert R, Barabási AL (2002) Statistical mechanics of complex networks. *Rev Mod Phys* 74:47-97.
<https://doi.org/10.1103/RevModPhys.74.47>
- Almeida-Neto M, Ulrich W (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environ. Modelling Softw* 26(2):173–78.
<https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2010.08.003>
- Amaral LAN, Ottino JF (2004) Complex networks: augmenting the framework for the study of complex systems. *Eur Phys J B* 38(2):147–162. <https://doi.org/10.1140/epjb/e2004-00110-5>
- Arbour JH, Curtis AA, Santana SE (2019) Signatures of echolocation and dietary ecology in the adaptive evolution of skull shape in bats. *Nat Commun* 10(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09951-y>
- Avila-Cabadilla LD, Sanchez-Azofeifa GA, Stoner KE, Alvarez-Añorve MY, Quesada M, Portillo-Quintero CA (2012) Local and landscape factors determining occurrence of phyllostomid bats in tropical secondary forests. *PLoS ONE* 7(4): e35228. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035228>
- Barbier E, Graciolli G, Bernard E (2019) Structure and composition of Nycteribiidae and Streblidae flies on bats along an environmental gradient in northeastern Brazil. *Can J Zool* 97(5):409–18.
<https://doi.org/10.1139/cjz-2018-0098>
- Bartoń K (2019) MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.43.6. <http://cran.r-project.org/package=MuMIn>
- Bascompte J, Jordano P, Melian CJ, Olesen JM (2003) The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proc Natl Acad Sci USA* 100(16):9383–87. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Bascompte J, Jordano P (2007) Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 38:567–93. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01901.x>
- Bates D, Mächler M, Bolker BM, Walker SC (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J Stat Softw* 67(1):1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bersier LF, Banašek-Richter C, Cattin MF (2002) Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology* 83(9):2394–2407. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2394:QDOFWM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2394:QDOFWM]2.0.CO;2)
- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* 6(9):1–12. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>

- Bolívar-Cimé B, Cuxim-Koyoc A, Reyes-Novelo E, Morales-Malacara JB, Laborde J, Flores-Peredo R (2017) Habitat fragmentation and the prevalence of parasites (Diptera, Streblidae) on three phyllostomid bat species. *Biotropica* 0(0):1–8. <https://doi.org/10.1111/btp.12489>
- Breviglieri CPB, Piccoli GCO, Uieda W, Romero GQ (2013) Predation-risk effects of predator identity on the foraging behaviors of frugivorous bats. *Oecologia* 173(3):905–12. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2677-9>
- Burnham K, Anderson D (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York
- Cisneros LM, Fagan ME, Willig MR (2015a) Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Diversity and Distributions* 21:523–33. <https://doi.org/10.1111/ddi.12277>
- Cisneros LM, Fagan ME, Willig MR (2015b) Season-specific and guild-specific effects of anthropogenic landscape modification on metacommunity structure of tropical bats. *J Anim Ecol* 84:373–85. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12299>
- Corro EJ, Ahuatzin DA, Jaimes AA, Favila ME, Ribeiro MC, López-Acosta JC, Dáttilo W (2018) Forest cover and landscape heterogeneity shape ant–plant co-occurrence networks in human-dominated tropical rainforests. *Landsc Ecol* 34(1):93–104. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0747-4>
- Dehling DM (2018) The structure of ecological networks. In: Dáttilo W, Rico-Gray V (Eds.) *Ecological networks in the tropics*, Springer, pp 29–42
- Díaz MM, Solari S, Aguirre LF, Aguiar LMS, Barquez RM (2016) Clave de identificación de los murciélagos de Sudamérica – Chave de identificação dos morcegos da América do Sul, Publicación Especial 2, PCMA (Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina), Tucumán
- Dittmar K, Dick CW, Patterson BD, Whiting MF, Gruwell ME (2009) Pupal deposition and ecology of bat flies (Diptera: Streblidae): *Trichobius* sp. (Caecus group) in a Mexican cave habitat. *J Parasitol* 95(2):308–14. <https://doi.org/10.1645/GE-1664.1>
- Dormann CF, Fründ J, Blüthgen N, Gruber B (2009) Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *Open Ecol J* 2:7–24. <http://dx.doi.org/10.2174/1874213000902010007>
- Dormann CF, Strauss R (2013) A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods Ecol Evol* 5(1): 90–98. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12139>

- Durán AA, Saldaña-Vázquez RA, Gracioli G, Peinado LC (2018) Specialization and modularity of a bat fly antagonistic ecological network in a dry tropical forest in northern Colombia. *Acta Chiropterologica* 20(2):503–10. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2018.20.2.020>
- Estavillo C, Pardini R, Rocha PLB (2013) Forest loss and the biodiversity threshold: an evaluation considering species habitat requirements and the use of matrix habitats. *PLoS ONE* 8(12):1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082369>
- Fagundes R, Antonini Y, Aguiar LMS (2017) Overlap in cave usage and period of activity as factors structuring the interactions between bats and ectoparasites. *Zool Stud* 56(22):1–11. <https://doi.org/10.6620/ZS.2017.56-22>
- Faria D (2006) Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic Forest, Brazil.” *J Trop Ecol* 22 (5): 531–42. <https://doi.org/10.1017/S0266467406003385>
- Fenton MB, Rautenbach IL, Smith SE, Swanepoel CM, Grosell J, van Jaarsveld J (1994) Raptors and bats: threats and opportunities. *Anim Behav* 48(1):9–18
- Ferreira PA, Boscolo D, Viana BF (2013) What do we know about the effects of landscape changes on plant – pollinator interaction networks? *Ecol Indic* 31:35–40. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.07.025>
- Fischer J, Lindenmayer DB (2007) Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Glob Ecol Biogeogr* 16:265–80. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x>
- Fortuna MA, Bascompte J (2006) Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecol Lett* 9(3):281–86. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00868.x>
- Gorresen PM, Willig MR (2004) Landscape responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic Forest of Paraguay. *J Mammal* 85(4):688–97. <https://doi.org/10.1644/BWG-125>
- Gorresen PM, Willig MR, Strauss RE (2005) Multivariate analysis of scale-dependent associations between bats and landscape structure. *Ecol Appl* 5(6):2126–36. <https://doi.org/10.1890/04-0532>
- Gracioli G, Carvalho CJB (2001) Moscas ectoparasitas (Diptera, Hippoboscoidea) de morcegos (Mammalia, Chiroptera) do estado do paran . II Streblidae. Chave pict rica para g neros e esp cies. *Rev Bras Zool* 18(3):907–60. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752001000300026>
- Graham SP, Hassan HK, Burkett-Cadena ND, Guyer C, Unnasch TR (2009) Nestedness of ectoparasite-vertebrate host networks. *PLoS ONE* 4(11):1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007873>

- Gregorin R, Bernard E, Lobão KW, Oliveira LF, Machado FS, Gil BB, Tavares VC (2017) Vertical stratification in bat assemblages of the Atlantic Forest of South-eastern Brazil. *J Trop Ecol* 33(5):299-308. <https://doi.org/10.1017/S026646741700027X>
- Guerrero R (1993) Catálogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del nuevo mundo. i. clave para los géneros y Nycterophiliin. *Acta Biol Venezuelica* 14(4):61–75
- Guerrero R (1994a) Catálogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del nuevo mundo. ii. los grupos: *pallidus*, *caectus*, *major*, *uniformis* y *longipes* del género *Trichobius* Gervais, 1844.” *Acta Biol Venezuelica* 15(1):1–18
- Guerrero R (1994b) Catálogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del nuevo mundo. iv. Trichobiinae con alas desarrolladas. *Bol Entomol Venezolana* 9(2):161–92
- Guerrero R (1995a) Catálogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del nuevo mundo. v. Trichobiinae con alas reducidas o ausentes y misceláneos. *Bol Entomol Venezolana* 10(2):135–60
- Guerrero R (1995b) Catálogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del nuevo mundo. iii. los grupos: *dugesii*, *dunni* y *phyllostomae* del género *Trichobius* Gervais, 1844. *Acta Biol Venezuelica* 15(3–4):1–27
- Guerrero R (1996) Catálogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del nuevo mundo. vi. Streblinae. *Acta Biol Venezuelica* 16(2):1–25
- Hair-Jr JF, Black WC, Babin BJ, Anderson RE (2014) *Multivariate data analysis: Pearson new international edition*, 7th ed. Pearson, Harlow
- Harvey CA, Komar O, Chazdon R, Ferguson BG, Finegan B, Griffith DM, Martínez-Ramos M, Morales H, Nigh R, Soto-Pinto L, Breugel MV, Wishnie M (2008) Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the mesoamerican hotspot. *Conserv Biol* 22(1):8–15. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00863.x>
- Hernández-Martínez J, Morales-Malacara JB, Alvarez-Añorve MY, Amador-Hernández S, Oyama K, Avila-Cabadilla LD (2018) Drivers potentially influencing host – bat fly interactions in anthropogenic neotropical landscapes at different spatial scales. *Parasitol* 146(1):74–88. <https://doi.org/10.1017/S0031182018000732>

- Klingbeil BT, Willig MR (2009) Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented amazonian rainforest. *J Appl Ecol* 46(1):203–13. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01594.x>
- Kunz TH, Torrez EB, Bauer D, Lobo T, Fleming TH (2011) Ecosystem services provided by bats. *Ann N Y Acad Sci* 1223(1):1–38. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>
- Laurindo RS, Gregorin R, Tavares DC (2017) Effects of biotic and abiotic factors on the temporal dynamic of bat-fruit interactions. *Acta Oecol* 83:38–47. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2017.06.009>
- Laurindo RS, Novaes RLM, Vieira MCW (2014) RPPN- Fazenda Lagoa - educação, pesquisa e conservação da natureza. ISMECN, Monte Belo
- Laurindo RS, Novaes RLM, Vizentin-Bugoni J, Gregorin R (2018) The effects of habitat loss on bat-fruit networks. *Biodivers Conserv* 28(3):589–601. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1676-x>
- Lobo TA, Geiselman CK, Mori SA (2009) Seed dispersal by bats in the neotropics, 1st ed. The New York Botanical Garden Press, New York
- López-Bao J, González-Varo JP (2011) Frugivory and spatial patterns of seed deposition by carnivorous mammals in anthropogenic landscapes: a multi-scale approach. *PLoS ONE* 6(1):19–21. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014569>
- Lourenço EC, Patrício PMP, Famadas KM (2016) Community components of spinturnicid mites (Acari: Mesostigmata) parasitizing bats (Chiroptera) in the Tinguá Biological Reserve of Atlantic Forest of Brazil. *Int J Acarol*. <https://doi.org/10.1080/01647954.2015.1117525>
- McGarigal K, Cushman SA, Ene E (2012) Fragstats v4: spatial pattern analysis program for categorical and continuous maps. Computer Software Program Produced by the Authors at the University of Massachusetts, Amherst. <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>
- McGarigal K, Marks BJ (1995) Fragstats: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. Portland, Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, General Technical Report PNW-GTR-351. <https://doi.org/10.2737/PNW-GTR-351>
- Melián C, Bascompte J, Jordano P, Krivan V (2009) Diversity in a complex ecological network with two interaction types. *Oikos* 118(1):122–30. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16751.x>
- Mello MAR, Marquitti FMD, Guimarães-Jr PR, Kalko EKV, Jordano P, Aguiar MAM (2011a) The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. *Oecol* 167(1):131–40. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1984-2>

- Mello MAR, Marquitti FDM, Guimarães-Jr PR, Kalko EKV, Jordano P, Aguiar MAM (2011b). The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat-fruit interactions. *PLoS ONE* 6(2):1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017395>
- Metzger JP (2001) O que é ecologia de paisagens? *Biota Neotrop* 1(1-2):1–9. <http://dx.doi.org/10.1590/S1676-06032001000100006>
- Meyer CFJ, Kalko EKV (2008) Assemblage-level responses of phyllostomid bats to tropical forest fragmentation: land-bridge islands as a model system. *J Biogeogr* 35(9):1711–1726. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01916.x>
- Moreira EF, Boscolo D, Viana BF (2015) Spatial heterogeneity regulates plant-pollinator networks across multiple landscape scales. *PLoS ONE* 10(4):1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123628>
- Muscarella R, Fleming TH (2007) The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biol Rev* 82(4):573–90. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00026.x>
- Muyllaert RL, Stevens RD, Ribeiro MC (2016) Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado-forest landscapes. *Ecol Appl* 26(6):1854–1867. <https://doi.org/10.1890/15-1757.1>
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(24):853–58. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Naimi B (2017) *Usdm*. Uncertainty analysis for species distribution models. R package version 1.1-18. <https://CRAN.R-project.org/package=usdm>
- Naimi B, Hamm NAS, Groen TA, Skidmore AK, Toxopeus AG (2013) Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography* 37(2):1–13. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
- Patefield WM (1981) An efficient method of generating random $r \times c$ tables with given row and column totals. *J R Stat Soc* 30(1):91–97.
- Patterson BD, Dick CW, Dittmar K (2008) Parasitism by bat flies (Diptera: Streblidae) on neotropical bats: effects of host body size, distribution, and abundance. *Parasitol Res* 103(5):1091–1100. <https://doi.org/10.1007/s00436-008-1097-y>
- Patterson BD, Dick CW, Dittmar K (2009) Nested distributions of bat flies (Diptera: Streblidae) on neotropical bats: artifact and specificity in host-parasite studies. *Ecography* 32(3):481–87. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05727.x>

- Peixoto FP, Braga PHP, Mendes P (2018) A synthesis of ecological and evolutionary determinants of bat diversity across spatial scales. *BMC Ecol* 18(1):2–14. <https://doi.org/10.1186/s12898-018-0174-z>
- Pilosof S, Dick CW, Korine C, Patterson BD, Krasnov BR (2012) Effects of anthropogenic disturbance and climate on patterns of bat fly parasitism. *PLoS ONE* 7 (7).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041487>
- Poulin R (2010) Network analysis shining light on parasite ecology and diversity. *Trends Parasitol* 26(10):492–98. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2010.05.008>
- Presley SJ (2011) Interspecific aggregation of ectoparasites on bats: importance of hosts as habitats supersedes interspecific interactions. *Oikos* 120(6):832–41. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.19199.x>
- QGIS Development Team (2016) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation.
https://www.qgis.org/pt_BR/site/
- R Core Team (2019) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- Reckardt K, Gerald K (2009) Does the mode of transmission between hosts affect the host choice strategies of parasites? Implications from a field study on bat fly and wing mite infestation of Bechstein's bats. *Oikos* 118(2):183–90. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16950.x>
- Ripperger SP, Tschapka M, Kalko EKV, Rodriguez-Herrera B, Mayer F (2012) Life in a mosaic landscape: anthropogenic habitat fragmentation affects genetic population structure in a frugivorous bat species. *Conserv Genet* 14(5):925–934. <https://doi.org/10.1007/s10592-012-0434-y>
- Saldaña-Vázquez RA, Sandoval-Ruiz CA, Veloz-Maldonado OS, Durán AA, Ramírez-Martínez MM (2019) Host ecology moderates the specialization of neotropical bat-fly interaction networks. *Parasitol Res* 118(10):2919–2924. <https://doi.org/10.1007/s00436-019-06452-1>
- Sauve AMC, Fontaine C, Thébault E (2014) Structure-stability relationships in networks combining mutualistic and antagonistic interactions. *Oikos* 123(3):378–84. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00743.x>
- Sebastián-González E, Dalsgaard B, Sandel B, Guimarães-Jr PR (2014) Macroecological trends in nestedness and modularity of seed-dispersal networks: human impact matters. *Glob Ecol Biogeogr* 24(3):293–303. <https://doi.org/10.1111/geb.12270>
- Silva LG, Ribeiro MC, Hasui E, Costa CA, Cunha RRG (2015) Patch size, functional isolation, visibility and matrix permeability influences neotropical primate occurrence within highly fragmented landscapes. *PLoS ONE* 10(2):1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114025>

- Thébaud E (2013) Identifying compartments in presence – absence matrices and bipartite networks: insights into modularity measures. *J Biogeogr* 40(4):759–68. <https://doi.org/10.1111/jbi.12015>
- Thébaud E, Fontaine C (2010) Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* 329(5993):853–856. <https://doi.org/10.1126/science.1188321>
- Turner MG (2005) Landscape ecology: what is the state of the science? *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36:319–44. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152614>
- Umetsu F, Pardini R (2006) Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats - evaluating matrix quality in an Atlantic Forest landscape. *Lands Ecol* 22(4):517–530. <https://doi.org/10.1007/s10980-006-9041-y>
- Valiente-Banuet A, Aizen MA, Alcántara JM, Arroyo J, Cocucci A, Galetti M, García MB, García D, Gómez JM, Jordano P, Medel R, Navarro L, Obeso JR, Oviedo R, Ramírez N, Rey PJ, Travaset A, Verdú M, Zamora R (2015) Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Funct Ecol* 29(3):299–307. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12356>
- Venables WN, Ripley BD (2002) *Modern applied statistics with S*, 4rd ed. Springer, New York
- Wenzel RL, Tipton VJ (1966) *Ectoparasites of Panama*. Field Museum of Natural History, Chicago.
- Wiens JA (1992) What is landscape ecology, really? *Landsc Ecol* 7(3):149–150. <https://doi.org/10.1007/BF00133306>
- Zarazúa-Carbajal M, Saldaña-Vázquez RA, Sandoval-Ruiz CA, Stoner KE, Benitez-Malvido J (2016) The specificity of host-bat fly interaction networks across vegetation and seasonal variation. *Parasitol Res* 115(10):4037–44. <https://doi.org/10.1007/s00436-016-5176-1>

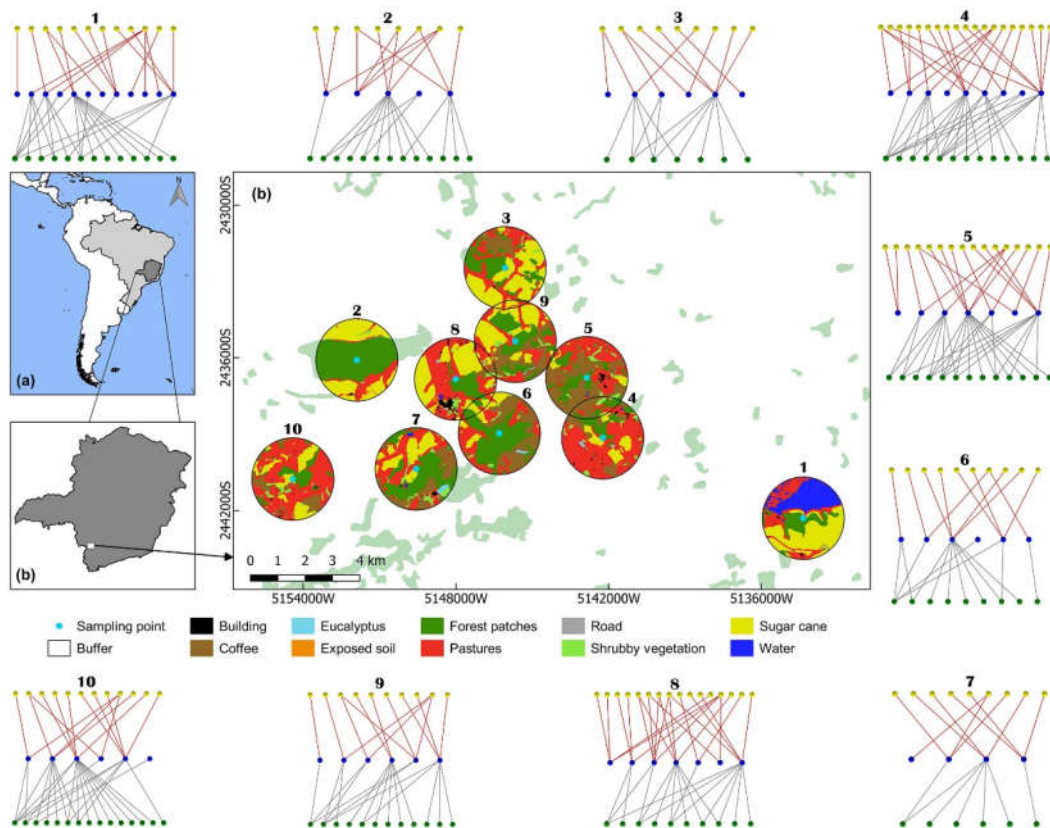


Fig. 1 Study area: (a) South America (white), Brazil (light gray), and the state of Minas Gerais (dark gray); (b) location of the study area in the southern region of the state of Minas Gerais; (c) landscapes mapped considering a 1.5 km buffer, with bat sampling occurring in the centroid (blue dot). The forest fragments present outside the landscape areas are represented in light green. Around the map are the interaction networks whose numbers correspond to the respective landscape. In these networks, we observe, from the bottom to the top, respectively, consumed plants (green dots), bats (blue dots), and ectoparasites (yellow dots)

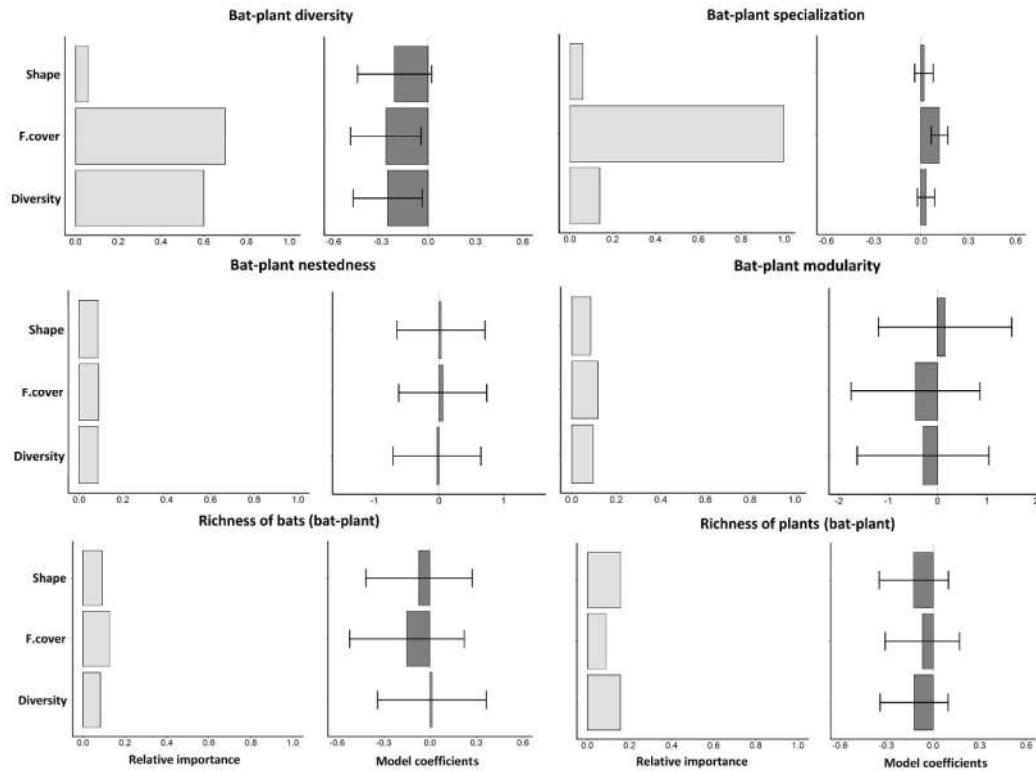


Fig. 2 Results of the best models for each descriptor of bat-plant interactions. The graphs on the left show the relative importance of the independent variables (shape, forest cover, and diversity of classes). The graphs on the right indicate the coefficient of each model (β), whose error bars represent the standard error

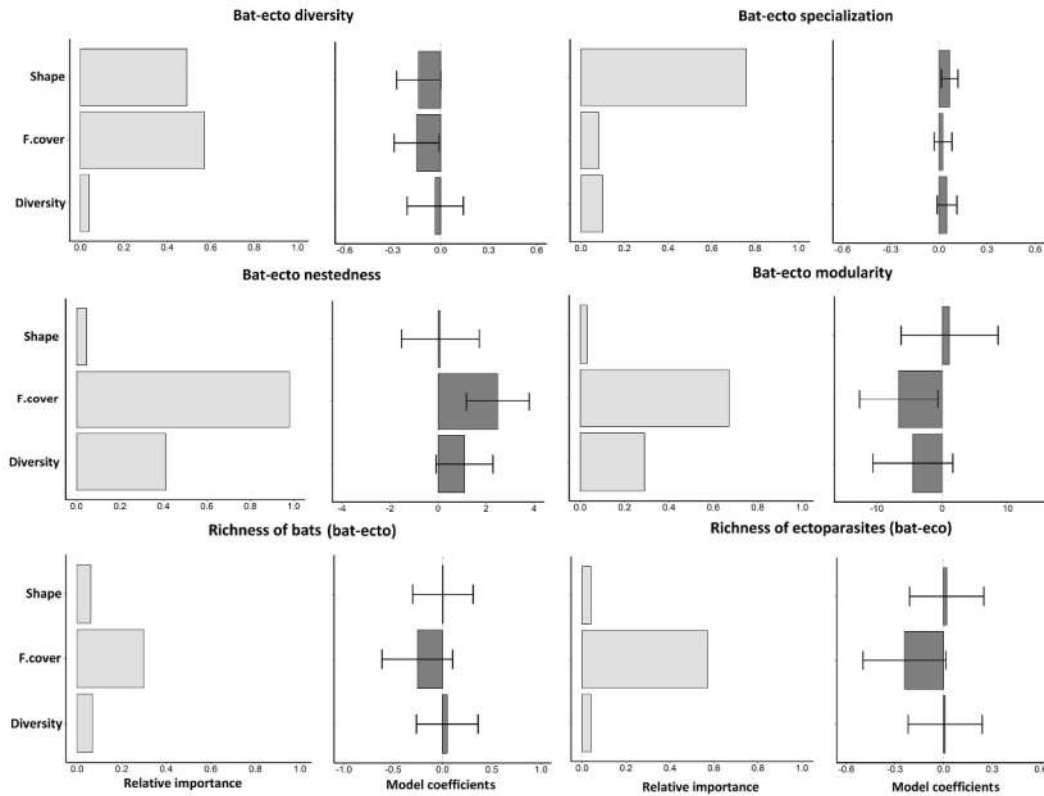


Fig. 3 Results of the best models for each descriptor of bat-ectoparasite interactions. The graphs on the left show the relative importance of the independent variables (shape, forest cover, and diversity of classes). The graphs on the right indicate the coefficient of each model (β), whose error bars represent the standard error

Table 1 Best models to explain the variation in descriptors of interaction networks between bats and plants in response to the structure and the composition of landscapes. We considered to be viable all models with $\Delta AICc \leq 2$ and $\omega AICc > 0.1$. We highlighted in bold the null models that were not viable, df = degrees of freedom

Network descriptor	Model	df	$\Delta AICc$	$\omega AICc$	Slope sign
Diversity of interactions	Classes diversity+ Forest cover	4	0	0.498	--
	Null	2	1.65	0.218	
Specialization ($H2'$)	Forest cover	3	0	0.796	+
	Null	2	10.26	0.005	
Nestedness (WNODF)	Null	2	0	0.727	
Modularity (Q)	Null	2	0	0.685	
Richness of plants	Null	2	0	0.57	
Richness of bats	Null	2	0	0.685	

Table 2 Best models to explain the variation in descriptors of interaction networks between bats and ectoparasites in response to the structure and the composition of landscapes. We considered to be viable all models with $\Delta AICc \leq 2$ and $\omega AICc > 0.1$. We highlighted in bold the null models that were not viable, df = degrees of freedom

Network descriptor	Model	df	$\Delta AICc$	$\omega AICc$	Slope sign
Diversity of interactions	Forest cover + Shape	4	0	0.388	- -
	Null	2	0.55	0.295	
	Forest cover	3	1.81	0.157	-
Specialization (H2')	Shape	3	0	0.638	+
	Null	2	3.24	0.126	
Nestedness (WNODF)	Forest cover	3	0	0.541	+
	Classes diversity + Forest cover	4	0.58	0.405	++
	Null	2	7.36	0.014	
Modularity (Q)	Forest cover	3	0	0.407	-
	Null	2	0.97	0.251	
	Classes diversity + Forest cover	4	0.99	0.248	- -
Richness of ectoparasites	Forest cover	3	0	0.53	-
	Null	2	0.99	0.324	
Richness of bats	Null	2	0	0.544	
	Forest cover	3	1.27	0.289	-

Supplementary material

Table S1 Description of the classes of land use in the cities of Alfenas, Areado and Monte Belo, referring to the mapping of 10 landscape areas with a 1.5 km buffer.

Land use	Characteristics
Building	Places where there are rural houses and villages, structures such as corrals and sheds, and local business / industry.
Coffee	Coffee monoculture widely distributed in the region.
Eucalyptus	Eucalyptus monoculture, with low representativeness in the mapping.
Exposed soil	Places with the soil fully exposed, without any grass cover or other vegetation.
Forest patches	Secondary forest patches in an advanced stage of forest regeneration, with the occasional presence of large trees remaining from the primary forest.
Pastures	Extensive areas where exotic grasses are grown with the purpose of raising cattle.
Road	Paved roads with a high flux of vehicles at high speed.
Shrubby vegetation	Secondary vegetation formation in the initial stage of forest succession with the presence of shrub species, spaced, and about 0.5 to 2 meters tall.
Sugar cane	Monoculture of sugar cane widely spread in the region due to the presence of ethanol industry.
Water	Dams and reservoirs. Running watercourses, such as rivers or streams, were not found.

Table S2 Significance values of the metrics of interaction networks between bats and plants (BP) and between bats and ectoparasites (BE).

Sampling Point	Shannon diversity		Specialization H2		Nestedness WNODF		Modularity Q	
	BP	BE	BP	BE	BP	BE	BP	BE
Sampling point 1	0.002	0	0	0	0.092	0	0	0
Sampling point 2	0.005	0	0.004	0	0.23	0.002	0.013	0
Sampling point 3	0.01	0	0.007	0	0.445	0	0.008	0
Sampling point 4	0	0	0	0	0.002	0	0	0
Sampling point 5	0	0	0.001	0	0.247	0	0.001	0
Sampling point 6	0.009	0	0.003	0	0.014	0	0.003	0
Sampling point 7	0.421	0	0.152	0	0.488	0	0.197	0
Sampling point 8	0.298	0	0.253	0	0.256	0	0.447	0
Sampling point 9	0.017	0	0.013	0	0.236	0	0.003	0
Sampling point 10	0.008	0	0.003	0	0.193	0	0.004	0

Table S3 Values of the metrics that describe the landscapes. EP = edge perimeter, which is the length of the edge of the forest patch where bat sampling occurred; SHP = geometric complexity of the forest patch; FC =

<i>Ficus</i> sp4									1	
Piperaceae										
<i>Piper</i> sp1	1	1		12	1					
<i>Piper</i> sp2		3		3	2				4	
<i>Piper</i> sp3	2	8		54	3		1	1	25	
<i>Piper</i> sp4		1		9	6				8	
<i>Piper</i> sp5				5						
<i>Piper</i> sp6				1						
<i>Piper</i> sp7				1					1	
<i>Piper</i> sp8				6						
<i>Piper</i> sp9				1						
<i>Piper</i> sp10				11	1					
<i>Piper</i> sp11				1						
Passifloraceae										
Not identified 3				1						
Solanaceae										
<i>Dyssochroma viridiflora</i>				1						
<i>Solanum granuloseprosum</i>	1	9		18				1	41	
<i>Solanum</i> sp1		2							4	
<i>Solanum</i> sp2				10					3	
<i>Solanum</i> sp3				2					1	
<i>Solanum</i> sp4									3	
<i>Solanum</i> sp5				1						
<i>Solanum</i> sp6									3	
<i>Solanum</i> sp7									1	
<i>Solanum</i> sp8									1	
<i>Solanum</i> sp9				1						
Urticaceae										
<i>Cecropia glaziovii</i>	1	10	44	1	6			1	4	10
<i>Cecropia pachystachya</i>			1		1	1	1			

Table S5 Matrix of ectoparasite abundance data (species and morpho-species) found in their respective host bats. In parentheses, next to bat species, is their respective abundance number. AC = *Anoura caudifer*; AG = *Anoura geoffroyi*; AF = *Artibeus fimbriatus*; AL = *Artibeus lituratus*; AP = *Artibeus planirostris*; CP = *Carollia perspicillata*; GS = *Glossophaga soricina*; MM = *Micronycteris megalotis*; PD = *Phyllostomus discolor*; PH = *Phyllostomus hastatus*; PL = *Platirrhynchus lineatus*; PR = *Platyrrhinus recifinus*; SL = *Sturnira lilium* e VP = *Vampyressa pusilla*.

ECTOPARASITES	BAT SPECIES													
	AC(8)	AG(2)	AF(53)	AL(159)	AP(2)	CP(169)	GS(9)	MM(1)	PD(3)	PH(3)	PL(15)	PR(1)	SL (232)	VP(2)
DIPTERA														
Streblidae														
<i>Anastrebla caudiferae</i>	1													
<i>Anastrebla modestini</i>		1												
<i>Aspidoptera falcata</i>				2									132	
<i>Aspidoptera phyllostomatis</i>										2				
<i>Exastinion clovisi</i>		6												
<i>Megistopoda aranea</i>			22											
<i>Megistopoda proxima</i>				2									133	
<i>Metelasmus pseudopterus</i>			3											
<i>Neotrichobius delicatus</i>														1
<i>Paraeuctenodes similis</i>				1		44								
<i>Paratrachobius longicrus</i>			2	131		6				8				
<i>Strebla guajiro</i>				2		16		1						
<i>Strebla hertigi</i>									2					
<i>Trichobioides perspicillatus</i>										3				
<i>Trichobius assimilis</i>						1								
<i>Trichobius costalimai</i>									11					

ARTIGO 2 – INFLUÊNCIA DA ESTRUTURA E COMPOSIÇÃO DE PAISAGENS ANTROPOGÊNICAS NA PREVALÊNCIA E INTENSIDADE MÉDIA DE INFESTAÇÃO DE ÁCAROS E MOSCAS EM MORCEGOS PHYLLOSTOMIDAE

ARTIGO ELABORADO DE ACORDO COM AS NORMAS DO PERIÓDICO PARASITOLOGY RESEARCH
(VERSÃO PRELIMINAR)

Rodrigo M. Mello, Rafael S. Laurindo, Lilith C. Silva, Marcela V. Pyles, Leopoldo F. O. Bernardi, Matheus C. S. Mancini, Wesley Dáttilo, Renato Gregorin

Influência da estrutura e composição de paisagens antropogênicas na prevalência e intensidade média de infestação de ácaros e moscas em morcegos Phyllostomidae

R. M. Mello (address corresponding: rodrigomellojf@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-1271-4978>), R. S.

Laurindo, L. C. Silva, M. V. Pyles, M. C. S. Mancini, R. Gregorin Universidade Federal de Lavras,

Departamento de Biologia, Lavras, Minas Gerais, Brasil.

L. F. O. Bernardi PNP/DCapes, Departamento de Entomologia – Universidade Federal de Lavras, Lavras,

Minas Gerais, Brasil.

W. Dáttilo Red de Ecoetología, Instituto de Ecología A. C., Xalapa, Veracruz, Mexico.

Resumo:

A perda de áreas naturais para a agricultura resulta em paisagens com diferentes mosaicos de uso do solo, causando profundas modificações na biodiversidade. Os morcegos frugívoros, ao dispersarem sementes, atuam na manutenção e regeneração de áreas degradadas, mas suas populações podem ser impactadas pela carga de ectoparasitos, que por sua vez é afetada pelas características das paisagens. Trabalhando no Brasil em uma área ecotonal entre dois hotspots, o Cerrado e Mata Atlântica, nossos objetivos foram investigar se variações na estrutura e composição de paisagens antropogênicas interferem na prevalência e intensidade média de infestação nas espécies de morcegos frugívoros *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818), *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758) e *Sturnira lilium* (É. Geoffroy, 1810). Também avaliamos se existe uma resposta característica da carga parasitária associado ao grupo de ectoparasito (ácaro ou mosca). As respostas da carga parasitária variaram muito entre as interações, e não apresentaram nenhuma relação com o grupo de ectoparasito. A proporção de hospedeiros infestados apresentou mais relação com a paisagem do que os valores médios de infestação. O aumento da diversidade de uso do solo resultou em respostas distintas entre as interações. Já o aumento da cobertura florestal reduziu a carga parasitária na maioria das interações. O aumento na proporção de borda por área do fragmento apresentou uma influência diferente em cada espécie de hospedeiro. É provável que a paisagem tenha afetado a carga parasitária através de características que interferem nas taxas de encontro entre hospedeiros (para ácaros e moscas) e entre estes e seus ectoparasitos nos abrigos (para moscas).

Paravras-chave: Neotropico, Mata Atlântica, Mosaico de Paisagem, Streblidae, Chiroptera, Ectoparasito.

Agradecimentos

Agradecemos ao Instituto Sul Mineiro de Estudos e Conservação da Natureza e a Cristina Vieira pelo apoio logístico durante os trabalhos de campo. Dra. Érica Hasui pelo grande auxílio no mapeamento das paisagens. Dr. Gustavo Gracioli, pela confirmação e identificação dos ectoparasitos Streblidae. Aos proprietários e empresas privadas pela permissão do estudo em suas áreas. A Rufford Foundation pelo financiamento de equipamentos e todas as despesas relacionadas aos trabalhos de campo. Este estudo foi parcialmente financiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Finance Code 001.

Introdução

A conversão de ambientes naturais em paisagens agrícolas causada pela ação humana tem resultado em perda, isolamento e degradação de habitats, o que potencializa o declínio e extinção de populações nativas (Fischer and Lindenmayer 2007; Harvey et al. 2008). A diminuição de cobertura florestal é uma das principais causas de perda de biodiversidade, reduzindo o potencial de conservação dos remanescentes florestais e ocasionando a perda de funções ecossistêmicas (e.g., regulação de doenças e controle de pragas) (Estavillo et al. 2013). No Brasil, a modificação de habitats naturais é comumente destinada para a implantação de diversos tipos de cultivos, tais como pastagens e monoculturas de café, milho, soja e cana-de-açúcar. Este cenário comumente resulta na criação de diversos tipos de mosaicos de uso da terra, o que pode modificar a organização das comunidades naturais presentes nestes ambientes (López-Bao and González-Varo 2011; Ripperger et al. 2012). Portanto, para fins de otimizar e aliar a preservação dos remanescentes da biota nativa com áreas modificadas pelo homem, estudos que avaliem a dinâmica de como as comunidades se organizam em ambientes modificados são essenciais.

A ecologia de paisagem reúne conceitos e ferramentas que auxiliam na compreensão de como a estrutura e composição das paisagens afetam a biodiversidade (Wiens 1992; Turner 2005). Assim, a paisagem pode ser estudada como unidades interativas que formam um mosaico heterogêneo em uma determinada escala de observação (Metzger 2001). Este mosaico pode ser descrito através de métricas cujos valores quantificam a estrutura e a composição da paisagem. Com base na ecologia de paisagem, alguns estudos demonstram que as modificações nos ambientes nativos podem resultar na perda ou redução de diversas populações em diversos graus (Gorresen and Willig 2004; Fischer and Lindenmayer 2007; Silva et al. 2015). Além disso, a organização das interações ecológicas também pode ser afetada pela transformação de habitats nativos em mosaicos agrícolas (Valiente-Banuet et al. 2015), e os estudos em ecologia de paisagem focam na detecção das alterações na organização das interações ecológicas causadas por modificações de origem humana em ambientes nativos.

Os morcegos (ordem Chiroptera) estão envolvidos em diversas funções ecossistêmicas, tais como a dispersão de sementes, polinização e controle de populações animais mediante predação (Kunz et al. 2011). Esta diversidade de papéis ecológicos, associada a alta mobilidade devido ao voo, os torna um grupo relevante para estudos de ecologia de paisagem. Dentre os morcegos, a família Phyllostomidae é a mais diversa na região Neotropical (Fenton et al. 1992), e cerca de 35% das espécies dessa família apresentam dieta frugívora (Fabián et al. 2008). Assim, ao consumir e dispersar sementes de diversas espécies de plantas pioneiras, os morcegos potencializam os processos de regeneração florestal e aumento do fluxo gênico das plantas (Muscarella and

Fleming 2007). Considerando seu papel essencial para os processos de manutenção e regeneração florestal, compreender os aspectos ecológicos de morcegos frugívoros é fundamental para aumentar o conhecimento sobre o funcionamento dos ecossistemas. Neste sentido, as assembleias de morcegos frugívoros podem ser afetadas por diferentes fatores como a disponibilidade de frutos (Laurindo et al. 2017) ou as variáveis abióticas como temperatura e precipitação (Peixoto et al. 2018). Entretanto, os aspectos relacionados a incidência de ectoparasitos podem resultar em grandes efeitos, tais como a redução do fitness e modificações na determinação da estrutura social dos morcegos (Patterson et al. 2008). Os grupos de ectoparasitos mais comumente registrados em morcegos são moscas das famílias Streblidae e Nycteribiidae, e os ácaros (Wenzel and Tipton 1966), cujas interações com seus hospedeiros podem ser influenciadas pela variação de diferentes fatores bióticos (e.g., características da vegetação) e abióticos (e.g., condições climáticas) (Pilosof et al. 2012). Desta forma, compreender as interações entre morcegos e ectoparasitos gera conhecimentos fundamentais para a preservação tanto dos morcegos como das demais interações ecológicas que participam.

Os estudos sobre morcegos no campo da ecologia de paisagens vêm crescendo nos últimos anos (Peixoto et al. 2018). As populações destes animais podem ser impactadas por modificações na estrutura e composição da paisagem, tais como alterações na proporção de cobertura florestal e a composição da matriz (Ripperger et al. 2012; Muylaert et al. 2016). Entretanto, a forma e a intensidade em que cada população é afetada pode variar de acordo com o táxon (Klingbeil and Willig 2009). Além de afetar a estrutura populacional, as paisagens modificadas podem ainda influenciar nos padrões de dieta e comportamento de forrageio dos morcegos (Cisneros et al. 2015). Portanto, entender o impacto do parasitismo nas populações de morcegos se torna relevante para a compreensão da dinâmica da paisagem como um todo.

Por exemplo, Pilosof et al. (2012) afirmam que a perturbação humana interfere ativamente na organização das interações morcego-ectoparasitos e tais interações apresentam alto grau de especialização ao nível de espécie para ambos os táxons (Dick and Patterson 2007; Lourenço et al. 2016; Saldaña-Vázquez et al. 2019). Adicionalmente, é importante destacar que os hospedeiros são o ambiente onde os ectoparasitos vivem, e suas características são fundamentais para determinar os padrões de co-ocorrência, agregação e composição de espécies de ectoparasitas (Presley 2011). De acordo com Hernández-Martínez et al. (2018), alterações da paisagem causam modificações na diversidade e composição de morcegos, o que ocasiona modificações na diversidade e composição de ectoparasitos. Assim, é possível estudar a influência da paisagem na estrutura das populações de morcegos hospedeiros e seus ectoparasitos, e conseqüentemente avaliar alterações na organização dessas interações.

Uma abordagem interessante para estudar os padrões de parasitismo é através de métricas que descrevam sua intensidade, o que possibilita maior comparação entre os estudos. Neste sentido, os índices parasitológicos de prevalência e intensidade média de infestação têm sido adotados para caracterizar os padrões de parasitismo (Bolívar-Cimé et al. 2017; Hernández-Martínez et al. 2018; Barbier et al. 2019a; Reiczigel et al. 2019), e utiliza dados quantitativos para mensurar a carga parasitária (Barbier et al. 2019a, b). Como modelo de estudo para este trabalho nós escolhemos três espécies de morcegos Phyllostomidae frugívoros, *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818), *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758) e *Sturnira lilium* (É. Geoffroy, 1810). Assim, nosso primeiro objetivo foi avaliar a influência da estrutura e composição de paisagens antropogênicas na carga parasitária para essas espécies. Nós esperamos que a carga parasitária será maior em paisagens com menor cobertura florestal e maior diversidade de uso do solo, uma vez que estas interações são altamente influenciadas pela disponibilidade de abrigos e a taxa de encontro entre hospedeiros e ectoparasitos, que por sua vez pode variar conforme mudanças na cobertura florestal e heterogeneidade de uso do solo.

Além disso, nós também avaliamos se a carga parasitária será proporcionalmente mais influenciada pela paisagem em um dos grupos de ectoparasitos, ou seja, ácaros ou moscas. Nós esperamos maior influência da paisagem nas moscas, pois elas depositam as pupas nas paredes dos abrigos e precisam procurar ativamente por um hospedeiro (Reckardt and Kerth 2009), o que indica que a variação na disponibilidade de abrigos tem um importante papel na sua sobrevivência. Por outro lado, os ácaros passam todo seu ciclo de vida no corpo dos hospedeiros, sendo transmitidos diretamente entre estes, assim não precisam passar parte da vida no abrigo para posteriormente depender do encontro com um hospedeiro para sobreviver (Reckardt and Kerth 2009). Desta forma, esperamos que a carga parasitária de ácaros seja proporcionalmente menos afetada pela paisagem.

Metodologia

Área de estudo

Nós conduzimos os trabalhos de campo em fragmentos florestais nos municípios de Alfenas, Areado e Monte Belo, Sul do estado de Minas Gerais, Brasil (entre as coordenadas 21°20'23"-21°25'20" S e 46°07'21"-46°18'10" W). A área de estudo está inserida em uma região ecotonal entre os biomas do Cerrado e Mata Atlântica, ambos considerados como hotspots para preservação da biodiversidade (Myers et al. 2000). A paisagem é representada majoritariamente por monoculturas de café, cana-de-açúcar e pastagens, e diversos fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual (Fig. 1). O clima é classificado como tropical mesotérmico, sub-úmido, ameno, sendo

marcado por invernos secos e temperaturas entre 10 e 28°C entre os meses de abril a setembro, e verões úmidos com temperaturas mais altas entre os meses de outubro a março (Laurindo et al. 2014).

Amostragem de morcegos e ectoparasitos

Nós conduzimos as amostragens dos morcegos em 10 pontos alocados no centroide de sua respectiva paisagem. Com o objetivo de registrar maior número de interações, nós realizamos duas noites de amostragens em estação seca e duas em estação chuvosa em cada ponto entre os anos de 2017 e 2018, totalizando em 40 noites de amostragens. Visando padronizar o esforço amostral, os centroides foram alocados sempre em bordas de fragmentos florestais, tais como o limite da floresta com outra classe na paisagem ou estradas dividindo o fragmento florestal. Para capturar os morcegos nós utilizamos 10 redes de neblina de 12x2.5 metros (Ecotone©) armadas em transectos lineares (120x2,5 m) a 30 cm do solo. As redes permaneceram erguidas por seis horas a partir do pôr do sol. Nós vistoriamos as redes a cada 20 minutos, e cada morcego capturado foi acondicionado em um saco de pano de algodão. Após este período, identificamos a espécie de morcego mediante chave de identificação recente (Díaz et al. 2016) e inspecionamos os morcegos em busca de ectoparasitos com auxílio de uma pinça fina e pincel. Os ectoparasitos foram colocados em tubos plásticos contendo álcool 70% e as amostras individualizadas por hospedeiro. Os morcegos foram anilhados e soltos no mesmo local de captura. A identificação dos ectoparasitos até o menor nível taxonômico possível foi feita em laboratório com o auxílio de estereomicroscópico e consultas em chaves de identificação (Guerrero 1993, 1994a, b, 1995a, b, 1996; Gracioli and Carvalho 2001). Os morcegos foram capturados com autorização federal do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio (SISBIO: 59694-2).

Classificação da paisagem

Considerando que morcegos Phyllostomidae frugívoros podem ser influenciados pelas classes da paisagem a uma distância de 1 km (Muylaert et al. 2016), nós definimos um buffer de 1,5 km para o mapeamento das paisagens. Para tal, utilizamos como referência uma imagem de fundo obtida pelo satélite BING (2019) com alta resolução, por meio do plugin OpenLayers para QGis 2.18 (Qgis 2016). Com base nesta imagem, nós criamos um arquivo no formato shapefile adotando uma escala de 1:5000 para a vetorização manual dos polígonos referentes às classes presentes nas paisagens. Assim, em relação ao uso e cobertura do solo, mapeamos as classes água, café, cana-de-açúcar, construção, eucalipto, fragmento florestal, pasto, rodovia, solo exposto e vegetação arbustiva (Material Suplementar Tabela S1). Posteriormente, o arquivo shapefile com o mapeamento das

paisagens foi convertido em uma imagem raster com resolução de 4 metros. Cada paisagem mapeada foi individualizada e salva como arquivo geotif. Com base nestes arquivos calculamos, para cada paisagem, as métricas de perímetro de borda (PER) e shape (SHP) para o fragmento florestal onde ocorreram as capturas, porcentagem de cobertura florestal (FC) em toda paisagem, e diversidade de classes pelo índice de Shannon (DIV).

O PER é medido em metros e informa o perímetro da borda do fragmento onde ocorreram as amostragens de morcegos. O SHP é relacionado à complexidade geométrica do fragmento, sendo calculada com a relação entre o perímetro e a área do fragmento. Assim, os valores mais elevados indicam maiores complexidades, se afastando de estruturas geométricas simples, como quadrados ou círculos, e adquirindo aspectos irregulares com maior concentração de borda por área do fragmento. A FC considera a proporção total de fragmentos de floresta nativa em cada paisagem. A DIV foi calculada com base no índice de Shannon, que considera o número e a proporção das classes na paisagem, e busca avaliar a influência da heterogeneidade dos tipos de usos e cobertura do solo para as interações de parasitismo (McGarigal and Marks 1995). Os softwares utilizados para estas análises foram o Qgis 2.18 (Qgis 2016) e Fragstats 4.2.1 (McGarigal et al. 2012).

Análises estatísticas

Para descrever a estrutura das interações de parasitismo, nós obtivemos valores de prevalência (PRE) (número de hospedeiros de uma espécie infestados com uma espécie de ectoparasito / número de hospedeiros examinados para a mesma interação) e intensidade média de infestação (INF) (abundância de uma espécie de ectoparasito em uma espécie de hospedeiro / número de hospedeiros infestados pela mesma espécie de ectoparasitos). Estes valores foram obtidos para cada par de interação entre uma espécie de morcego e uma de ectoparasito em cada ponto individualmente. Os valores de PRE e INF são índices parasitológicos, e daqui em diante nós vamos nos referir ao conjunto destas duas variáveis como carga parasitária (Barbier et al. 2019a). Nós consideramos para as análises somente as associações primárias, ou seja, não incluímos infestações transitórias (Dick and Patterson 2007). Os valores de PRE e INF foram calculados pelo programa Quantitative Parasitology (QPweb) 1.0.14, adotando 95% de intervalo de confiança (Reiczigel et al. 2019).

Nós verificamos possíveis problemas de multicolinearidade entre as variáveis independentes PER, SHP, FC e DIV através de uma análise de variance inflation factor (VIF), adotando um limiar de 4 (Hair et al, 2014). Este cálculo é feito por um procedimento passo a passo, onde é buscado um par de variáveis com uma colinearidade maior do que o limiar adotado. Posteriormente, é excluída a variável que tem o maior valor de VIF

e este procedimento é repetido até que não permaneça qualquer variável com VIF maior do que o limiar em relação às demais (Naimi et al. 2013). A partir desta análise, nós verificamos que o PER apresentou alta colinearidade com SHP, e sua exclusão eliminou qualquer possibilidade de colinearidade entre as demais variáveis. Assim, as análises seguiram apenas com as medidas de SHP, FC e DIV como variáveis independentes (Material suplementar Tabela S2). Esta análise foi feita pelo pacote usdm (Naimi 2017) para o software R 3.6.0 (R Core Team 2019).

Nós utilizamos modelos lineares generalizados (GLM) para testar a hipótese de que os valores de PRE e INF foram afetados pela estrutura e composição da paisagem. Para tal, utilizamos uma combinação das variáveis da paisagem como as variáveis independentes, e cada índice parasitológico em cada par de interação como a variável dependente em cada modelo. Para os modelos com variável de resposta PRE nós utilizamos distribuição de erros binomial ou sua correção quasibinomial quando necessário para casos de sobre-dispersão. Para os modelos com a variável resposta INF nós utilizamos uma distribuição de erro Gaussiana. A escolha do melhor modelo foi baseada no Critério de Informações Akaike da Segunda Ordem com correção para amostras pequenas (AICc) e QAIC para os modelos com família quasibinomial. Para cada variável resposta, nós incluímos um modelo nulo para representar a ausência de efeito. Todos os modelos com $\Delta AICc \leq 2$ e $\omega AICc > 0.1$ foram considerados como viáveis para a explicação dos padrões encontrados (Burnham and Anderson 2002). Nós fizemos a validação dos modelos através de inspeção gráfica da distribuição dos resíduos. Estas análises foram feitas usando os pacotes lme4 (Bates et al. 2015), MuMIn (Bartoń 2019), MASS (Venables and Ripley 2002) e DHARMA (Hartig 2019) no software R 3.6.0 (R Core Team 2019).

Resultados

Nós registramos um total de 612 indivíduos de morcegos hospedeiros e 1030 indivíduos de ectoparasitos distribuídos entre moscas Streblidae (N = 679) e ácaros (N = 351). Após examinarmos 215 indivíduos de *A. lituratus*, nós encontramos apenas uma espécie de mosca, *Paratrichobius longicrus* (Miranda-Ribeiro, 1907) (N = 129) e uma de ácaro, *Periglischrus iheringi* (Oudemans, 1902) (N = 160) (Material Suplementar Tabela S3). Já nos 176 indivíduos de *C. perspicillata* nós registramos três espécies de moscas, *Paraeuctenodes similis* Wenzel, 1976 (N = 44), *Strebla guajiro* (García & Casal, 1965) (N = 16) e *Trichobius joblingi* Wenzel, 1966 (N = 228), e uma de ácaro, *Chyrnissoides* sp. (N = 40) (Material Suplementar Tabela S4). Nós também examinamos 221 indivíduos de *S. lilium* e registramos duas espécies de moscas, *Aspidoptera falcata* Wenzel, 1976 (N = 130) e *Megistopoda proxima* (Séguy, 1926) (N = 131), e uma de ácaro, *Periglischrus ojasti* Machado-Allison, 1964 (N

= 151) (Material Suplementar Tabela S5). Assim, foram avaliadas um total de nove interações entre as espécies de morcegos e ectoparasitos (Fig. 2).

De acordo com a seleção de modelos, para *A. lituratus* a carga parasitária com a mosca *P. longicrus* sofreu aumento da PRE com mais DIV, e redução na INF com mais FC. Para o ácaro *P. iheringi* a PRE aumentou com mais DIV e reduziu com mais FC, a INF não foi influenciada pela paisagem (Tabela 1).

A carga parasitária de *C. perspicillata* com o ácaro *Chyrnissoides* sp. resultou em aumento da PRE com o mais FC e SHP, e redução com mais DIV, já a INF aumentou com mais SHP. Com a mosca *P. similis* a PRE reduziu com mais FC e aumentou com mais DIV e SHP, a INF não foi afetada. Com a mosca *S. guajiro* a PRE aumentou com o mais SHP e reduziu com mais FC, e a INF reduziu com mais FC. Com a mosca *T. joblingi* a PRE aumentou com mais SHP e reduziu com mais FC e DIV, a INF não foi afetada (Tabela 2)

Para *S. lilium* a carga parasitária com a mosca *A. falcata* apresentou uma redução da PRE com mais SHP, a INF não foi afetada. Com a mosca *M. proxima* a PRE aumentou com mais DIV e reduziu com mais FC e SHP, a INF foi menor com mais DIV. Com o ácaro *P. ojasti* a PRE aumentou com mais DIV e reduziu com mais FC e SHP, e a INF não foi afetada (Tabela 3).

Discussão

Nossos resultados trazem importantes contribuições sobre os efeitos de paisagens antropogênicas na carga parasitária de ectoparasitos em morcegos frugívoros. Os valores de PRE e INF se comportaram de maneiras distintas em cada interação específica morcego-ectoparasito, com exceção das respostas ao SHP, que aparentemente apresentam uma influência relacionada a espécie do hospedeiro. Entre os grupos de ectoparasitos aqui estudados, moscas e ácaros apresentam diferenças relacionadas à transmissão. As moscas passam parte do seu ciclo de vida nos abrigos, precisando procurar ativamente por um hospedeiro (Dittmar et al. 2009), o que aponta a importância da disponibilidade de abrigos para o parasitismo (Patterson et al. 2007). Por outro lado, os ácaros encontrados neste estudo passam toda a vida no corpo dos hospedeiros, exigindo contato corporal entre os morcegos para que ocorra a transmissão, o que também acontece fora dos abrigos (Reckardt and Kerth 2009). Apesar destas diferenças, nós não pudemos detectar respostas características associadas ao grupo de ácaros ou moscas. Nossos resultados também indicam que a paisagem interferiu mais na PRE do que na INF. Este cenário sugere que a proporção de indivíduos infestados na população hospedeira (PRE) está mais relacionada com as características da paisagem do que os valores médios de infestação (INF) entre os morcegos.

Estudos prévios apontam que as populações de ectoparasitos de morcegos podem ser influenciadas diretamente por variáveis ambientais, tais como temperatura e precipitação (Bolívar-Cimé et al. 2017; Bezerra and Bocchiglieri 2018). Porém, outros autores indicam que grande parte destas respostas são indiretas, ou seja, mais relacionadas ao táxon de seus hospedeiros, cujas variações populacionais podem resultar em mudanças nos padrões de parasitismo (Pilosof et al. 2012; Hernández-Martínez et al. 2018; Barbier et al. 2019a). No presente estudo, a carga parasitária respondeu de maneira muito particular em cada interação avaliada, mesmo entre as espécies de ectoparasitos que compartilham a mesma espécie hospedeira, o que pode ocorrer devido a particularidades ecológicas e comportamentais das espécies (Presley 2011). Desta forma, nossos resultados apontam que a carga parasitária pode ser moldada por características da paisagem que interferem na dinâmica das populações de morcegos e ectoparasitos, determinando o tipo de resposta de acordo com as espécies que interagem.

Em nosso estudo a DIV causou modificações na carga parasitária em sete das nove interações estudadas, e somente em um caso a INF apresentou relação com a DIV. Nas classes presentes na matriz de nossas paisagens raramente ocorrem plantas com frutos consumidos por morcegos frugívoros. Isto se deve ao intenso manejo das plantações, que possuem predominância de café, cana de açúcar e pastagens. Assim, é provável que os morcegos busquem por abrigos e áreas de forrageio nos fragmentos florestais (Hernández-Martínez et al. 2018), utilizando a matriz predominantemente para o deslocamento. Porém, estes animais evitam determinado tipo de ambiente para reduzir o risco de predação, buscando se deslocar por locais mais propícios para fugir de predadores (Fenton et al. 1994; Breviglieri et al. 2013). Desta forma, a DIV pode influenciar no deslocamento dos morcegos, podendo direcionar as espécies para determinados locais dos fragmentos florestais. De acordo com Hernández-Martínez et al. (2018), a aglomeração de morcegos nos habitats remanescentes pode aumentar a probabilidade de transmissão de ectoparasitos, o que explicaria o aumento na carga parasitária encontrada em algumas de nossas interações. Entretanto nós também registramos redução da carga parasitária em algumas interações, o que indica que sua variação em resposta a DIV é dependente das espécies que estão interagindo.

O aumento da FC influenciou oito das nove interações estudadas, e somente em uma houve o aumento carga parasitária, o que indica que paisagens com mais FC tenderam a reduzir a carga parasitária em nosso estudo. Segundo Hernández-Martínez et al. (2018), fragmentos florestais menores podem favorecer o aumento da PRE devido a maior aglomeração dos morcegos. Assim, um importante fator para a dinâmica das interações entre morcegos e ectoparasitas são as taxas de encontro entre hospedeiros (para ácaros e moscas) e entre estes

com ectoparasitos nos abrigos (para moscas) (Presley 2011; Pilosof et al. 2012; Fagundes et al. 2017). Esta taxa está intimamente relacionada com a disponibilidade de abrigos (Bolívar-Cimé et al. 2017), que por sua vez varia conforme a FC. Nossos resultados indicam que exista uma tendência de redução da carga parasitária associada a maior FC. Considerando que os ectoparasitos são vetores e transmissores de agentes causadores de patógenos aos hospedeiros (Morse et al. 2012), maiores áreas florestais podem prejudicar o sucesso do parasitismo, reduzindo ou prevenindo possíveis surtos de doenças nas populações de morcegos. Entretanto, em outros estudos foi observado um aumento da PRE em áreas com maior grau de preservação (Ramalho et al. 2018) e maior FC (Bolívar-Cimé et al. 2017). Estes diferentes padrões nas variações da carga parasitária podem indicar que além de aspectos relacionados aos táxons, exista uma resposta dependente do contexto.

O aumento do SHP resultou em modificações da carga parasitária em sete das nove interações. Curiosamente, a influência do SHP foi específica em cada espécie de morcego. Considerando que nas bordas florestais há maior proporção de plantas pioneiras consumidas por morcegos frugívoros de sub-bosque (Oliveira et al. 2004), maiores valores de SHP podem indicar mais disponibilidade de alimento para estes morcegos. Esta característica pode influenciar na dinâmica das populações de morcegos, e consequentemente nas suas interações com os ectoparasitos. Apesar disso, a carga parasitária em *A. lituratus* não foi afetada pelo SHP, o que pode ser uma consequência da alta diversidade de frutos que esta espécie pode se alimentar (Laurindo e Vizentin-Bugoni 2020). Além disso, *A. lituratus* consegue se deslocar por maiores distâncias, podendo ampliar sua área de forrageio (Gorresen and Willig 2004), o que possivelmente torna indiferente as variações do SHP para a carga parasitária. Já para *C. perspicillata* a carga parasitária aumentou com o aumento do SHP, o que provavelmente apresenta relação com a dieta desta espécie, composta principalmente por frutos do gênero *Piper* sp. (Mello et al. 2004). Nós observamos grandes concentrações de *Piper* sp. nas bordas dos fragmentos florestais, e este gênero de planta é amplamente distribuído nestes locais (Yamamoto et al. 2007). Esta oferta concentrada de alimentos e o comportamento de *C. perspicillata* possivelmente contribuem para agregar maior número de morcegos nestes ambientes, favorecendo a troca de ectoparasitos (Hernández-Martínez et al. 2018). Por outro lado, a carga parasitária em *S. lilium* foi menor com o aumento de SHP para todas as interações. *Sturnira lilium* também consome frutos de *Piper* sp., mas grande parte de sua dieta é composta por frutos da família Solanaceae (Mello et al. 2008; Silveira et al. 2011; Mello et al. 2014), que em nossa área de estudo encontram-se mais distribuídos espacialmente nas bordas dos fragmentos (observação pessoal). A distribuição mais espaçada de Solanaceae pode reduzir a taxa de encontro entre os indivíduos de *S. lilium*, reduzindo a transmissão de ectoparasitos nestes ambientes, o que reduz a carga parasitária.

Em suma, nossos resultados indicam que a estrutura e composição de paisagens modificadas por ação antrópica interferem na carga parasitária de ectoparasitos em morcegos frugívoros. Nós observamos que a proporção de hospedeiros infestados apresentou maior relação com a paisagem do que os valores médios de infestação. Adicionalmente, nós não observamos nenhuma variação na carga parasitária que fosse característica ao grupo de ectoparasito (isto é, ácaro ou mosca). Por fim, nossos resultados indicam que a intensidade das variações na carga parasitária, resultante das alterações nas paisagens, tenham estreita relação com a identidade taxonômica das espécies que interagem, e também do ambiente onde estão inseridas, indicando que exista uma dependência do contexto.

Referências

- Barbier E, Gracioli G, Bernard E (2019a) Structure and composition of Nycteribiidae and Streblidae flies on bats along an environmental gradient in northeastern Brazil. *Can J Zool* 97(5):409–18. <https://doi.org/10.1139/cjz-2018-0098>
- Barbier E, Urbietta GL, Nunes H, Bomfim SS, Rocha PA (2019b) High specificity and aggregation but low prevalence in bat-fly interactions in an environmental protection area in Brazil. *Acta Chiropterol* 21(2):443–52. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2019.21.2.018>
- Bartoń K (2019) MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.43.6. <http://cran.r-project.org/package=MuMIn>
- Bates D, Mächler M, Bolker BM, Walker SC (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J Stat Softw* 67(1):1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bezerra RHS, Bocchiglieri A (2018) Association of ectoparasites (Diptera and Acari) on bats (Mammalia) in a restinga habitat in northeastern Brazil. *Parasitol Res*. <https://doi.org/10.1007/s00436-018-6034-0>
- Bolívar-Cimé B, Cuxim-Koyoc A, Reyes-Novelo E, Morales-Malacara JB, Laborde J, Flores-Peredo R (2017) Habitat fragmentation and the prevalence of parasites (Diptera, Streblidae) on three phyllostomid bat species. *Biotropica* 50(1):1–8. <https://doi.org/10.1111/btp.12489>
- Breviglieri CPB, Piccoli GCO, Uieda W, Romero GQ (2013) Predation-risk effects of predator identity on the foraging behaviors of frugivorous bats. *Oecologia* 173(3):905–12. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2677-9>
- Burnham K, Anderson D (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York

- Cisneros LM, Fagan ME, Willig MR (2015) Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Divers Distrib* 21:523–33.
<https://doi.org/10.1111/ddi.12277>
- Díaz MM, Solari S, Aguirre LF, Aguiar LMS, Barquez RM (2016) Clave de identificación de los murciélagos de Sudamérica – Chave de identificação dos morcegos da América do Sul, Publicación Especial 2, PCMA (Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina), Tucumán
- Dick CW, Patterson BD (2007) Against all odds: explaining high host specificity in dispersal-prone parasites. *Int J Parasitol* 37:871–76. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2007.02.004>
- Dittmar K, Dick CW, Patterson BD, Whiting ME, Gruwell ME (2009) Pupal deposition and ecology of bat flies (Diptera: Streblidae): *Trichobius* sp. (Caecus group) in a Mexican cave habitat. *J Parasitol* 95(2):308–14. <https://doi.org/10.1645/GE-1664.1>
- Estavillo C, Pardini R, Rocha PLB (2013) Forest loss and the biodiversity threshold: an evaluation considering species habitat requirements and the use of matrix habitats. *PLoS ONE* 8(12):1–10.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082369>
- Fabián ME, Rui AM, Waechter JL (2008) Plantas utilizadas como alimento por morcegos (Chiroptera, Phyllostomidae), no Brasil. In: Reis NR, Peracchi AL, Santos GASD. *Ecologia de Morcegos*, Technical Books, Londrina, pp 51-70
- Fagundes R, Antonini Y, Aguiar LMS (2017) Overlap in cave usage and period of activity as factors structuring the interactions between bats and ectoparasites. *Zool Stud* 56(22):1–11.
<https://doi.org/10.6620/ZS.2017.56-22>
- Fenton MB, Rautenbach IL, Smith SE, Swanepoel CM, Grosell J, van Jaarsveld J (1994) Raptors and bats: threats and opportunities. *Anim Behav* 48(1):9–18
- Fischer J, Lindenmayer DB (2007) Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Glob Ecol Biogeogr* 16:265–80. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x>
- Gorresen PM, Willig MR (2004) Landscape responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic Forest of Paraguay. *J Mammal* 85(4):688–97. <https://doi.org/10.1644/BWG-125>
- Gracioli G, Carvalho CJB (2001) Moscas ectoparasitas (Diptera, Hippoboscoidea) de morcegos (Mammalia, Chiroptera) do estado do Paraná. II Streblidae. Chave pictórica para gêneros e espécies. *Rev Bras Zool* 18(3):907–60. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752001000300026>

- Guerrero R (1993) Catálogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del nuevo mundo. i. clave para los géneros y Nycterophiliin. Acta Biol Venezuelica 14(4):61–75
- Guerrero R (1994a) Catálogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del nuevo mundo. ii. los grupos: *pallidus*, *caectus*, *major*, *uniformis* y *longipes* del género *Trichobius* Gervais, 1844.” Acta Biol Venezuelica 15(1):1–18
- Guerrero R (1994b) Catálogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del nuevo mundo. iv. Trichobiinae con alas desarrolladas. Bol Entomol Venezolana 9(2):161–92
- Guerrero R (1995a) Catálogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del nuevo mundo. v. Trichobiinae con alas reducidas o ausentes y misceláneos. Bol Entomol Venezolana 10(2):135–60
- Guerrero R (1995b) Catálogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del nuevo mundo. iii. los grupos: *dugesii*, *dunni* y *phyllostomae* del género *Trichobius* Gervais, 1844. Acta Biol Venezuelica 15(3–4):1–27
- Guerrero R (1996) Catálogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del nuevo mundo. vi. Streblinae. Acta Biol Venezuelica 16(2):1–25
- Hair Jr JF, Black WC, Babin BJ, Anderson RE (2014) Multivariate data analysis: Pearson new international edition, 7th ed. Pearson, Harlow
- Harvey CA, Komar O, Chazdon R, Ferguson BG, Finegan B, Griffith DM, Martínez-Ramos M, Morales H, Nigh R, Soto-Pinto L, Breugel MV, Wishnie M (2008) Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot. Conserv Biol 22(1):8–15. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00863.x>
- Hartig F (2019) DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.2.6. <https://cran.r-project.org/web/packages/DHARMA/index.html>
- Hernández-Martínez J, Morales-Malacara JB, Alvarez-Añorve MY, Amador-Hernández S, Oyama K, Avila-Cabadilla LD (2018) Drivers potentially influencing host – bat fly interactions in anthropogenic Neotropical landscapes at different spatial scales. Parasitol 146(1):74–88. <https://doi.org/10.1017/S0031182018000732>

- Klingbeil BT, Willig MR (2009) Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented amazonian rainforest. *J Appl Ecol* 46(1):203–13. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01594.x>
- Kunz TH, Torrez EB, Bauer D, Lobo T, Fleming TH (2011) Ecosystem services provided by bats. *Ann N Y Acad Sci* 1223(1):1–38. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>
- Laurindo RS, Gregorin R, Tavares DC (2017) Effects of biotic and abiotic factors on the temporal dynamic of bat-fruit interactions. *Acta Oecol* 83:38–47. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2017.06.009>
- Laurindo RS, Novaes RLM, Vieira MCW (2014) RPPN- Fazenda Lagoa - educação, pesquisa e conservação da natureza. ISMECN, Monte Belo
- Laurindo RS, Vizentin-Bugoni J (2020) Diversity of fruits in *Artibeus lituratus* diet in urban and natural habitats in Brazil: a review. *J Trop Ecol* 36: 65–71. <https://doi.org/10.1017/S0266467419000373>
- López-Bao J, González-Varo JP (2011) Frugivory and spatial patterns of seed deposition by carnivorous mammals in anthropogenic landscapes: a multi-scale approach. *PLoS ONE* 6(1):19–21. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014569>
- Lourenço EC, Patrício PMP, Famadas KM (2016) Community components of spinturnicid mites (Acari: Mesostigmata) parasitizing bats (Chiroptera) in the Tinguá Biological Reserve of Atlantic Forest of Brazil. *Int J Acarol*. <https://doi.org/10.1080/01647954.2015.1117525>
- McGarigal K, Cushman SA, Ene E (2012) Fragstats v4: spatial pattern analysis program for categorical and continuous maps. Computer Software Program Produced by the Authors at the University of Massachusetts, Amherst. <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>
- McGarigal K, Marks BJ (1995) Fragstats: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. Portland, Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, General Technical Report PNW-GTR-351. <https://doi.org/10.2737/PNW-GTR-351>
- Mello MAR, Kalko EKV, Silva WR (2008) Diet and abundance of the bat *Sturnira lilium* (Chiroptera) in a Brazilian montane Atlantic Forest. *J Mammal* 89 (2): 485–92. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-411R.1>
- Mello MAR, Schittini GM, Selig P, Bergallo HG (2004) Seasonal variation in the diet of the bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in an Atlantic Forest area in southeastern Brazil. *Mammalia* 68(1):49–55. <https://doi.org/10.1515/mamm.2004.006>

- Mello RM, Nobre PH, Manhães MA, Pereira LC (2014) Frugivory by Phyllostomidae bats in a montane Atlantic Forest, southeastern Minas Gerais, Brazil. *Ecotropica* 20: 65–74.
- Metzger JP (2001) O que é ecologia de paisagens? *Biota Neotrop* 1(1-2):1–9. <http://dx.doi.org/10.1590/S1676-06032001000100006>
- Morse SF, Olival KJ, Kosoy M, Billeter S, Patterson BP, Dick CW, Dittmar K (2012) Global distribution and genetic diversity of *Bartonella* in bat flies (Hippoboscoidea, Streblidae, Nycteribiidae). *Infect Genet Evol* 12(8):1717–23. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2012.06.009>
- Muscarella R, Fleming TH (2007) The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biol Rev* 82(4):573–90. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00026.x>
- Muylaert RL, Stevens RD, Ribeiro MC (2016) Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado-forest landscapes. *Ecol Appl* 26(6):1854–1867. <https://doi.org/10.1890/15-1757.1>
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(24):853–58. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Naimi B (2017) Usdm. Uncertainty analysis for species distribution models. R package version 1.1-18. <https://CRAN.R-project.org/package=usdm>
- Naimi B, Hamm NAS, Groen TA, Skidmore AK, Toxopeus AG (2013) Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography* 37(2):1–13. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
- Oliveira MA, Grillo AS, Tabarelli M (2004) Forest edge in the Brazilian Atlantic Forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx* 38(4):389–94. <https://doi.org/10.1017/S0030605304000754>
- Patterson BD, Dick CW, Dittmar K (2007) Roosting habits of bats affect their parasitism by bat flies (Diptera: Streblidae). *J Trop Ecol* 23:177–89. <https://doi.org/10.1017/S0266467406003816>
- Patterson BD, Dick CW, Dittmar K (2008) Parasitism by bat flies (Diptera: Streblidae) on Neotropical bats: effects of host body size, distribution, and abundance. *Parasitol Res* 103(5):1091–1100. <https://doi.org/10.1007/s00436-008-1097-y>
- Peixoto FP, Braga PHP, Mendes P (2018) A synthesis of ecological and evolutionary determinants of bat diversity across spatial scales. *BMC Ecol* 18(1):2–14. <https://doi.org/10.1186/s12898-018-0174-z>
- Pilosof S, Dick CW, Korine C, Patterson BD, Krasnov BR (2012) Effects of anthropogenic disturbance and climate on patterns of bat fly parasitism. *PLoS ONE* 7(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041487>

- Presley SJ (2011) Interspecific aggregation of ectoparasites on bats: importance of hosts as habitats supersedes interspecific interactions. *Oikos* 120(6):832–41. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.19199.x>
- QGIS Development Team (2016) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation. https://www.qgis.org/pt_BR/site/
- R Core Team (2019) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- Ramalho DF, Gracioli G, Aguiar LMS (2018) Bat fly (Diptera : Streblidae) parasitism in degraded and preserved in degraded and preserved areas in a Neotropical savanna. *Mastozool Neotrop* 25(1): 245–50. <https://doi.org/10.31687/saremMN.18.25.1.0.21>
- Reckardt K, Kerth G (2009) Does the mode of transmission between hosts affect the host choice strategies of parasites? Implications from a field study on bat fly and wing mite infestation of Bechstein’s bats.” *Oikos* 118:183–90. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16950.x>
- Reiczigel J, Marozzi M, Fábíán I, Rózsa L (2019) Biostatistics for parasitologists – a primer to quantitative parasitology. *Trends Parasitol* 35(4):277–81. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2019.01.003>
- Ripperger SP, Tschapka M, Kalko EKV, Rodriguez-Herrera B, Mayer F (2012) Life in a mosaic landscape: anthropogenic habitat fragmentation affects genetic population structure in a frugivorous bat species. *Conserv Genet* 14(5):925–934. <https://doi.org/10.1007/s10592-012-0434-y>
- Saldaña-Vázquez RA, Sandoval-Ruiz CA, Veloz-Maldonado OS, Durán AA, Ramírez-Martínez MM (2019) Host ecology moderates the specialization of Neotropical bat-fly interaction networks. *Parasitol Res* 118(10):2919–2924. <https://doi.org/10.1007/s00436-019-06452-1>
- Silva LG, Ribeiro MC, Hasui E, Costa CA, Cunha RRG (2015) Patch size, functional isolation, visibility and matrix permeability influences Neotropical primate occurrence within highly fragmented landscapes. *PLoS ONE* 10(2):1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114025>
- Silveira M, Trevelin L, Port-Carvalho M, Godoi S, Mandetta EN, Cruz-Neto AP (2011) Frugivory by phyllostomid bats (Mammalia : Chiroptera) in a restored area in southeast Brazil. *Acta Oecol* 37: 31–36. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.11.003>
- Turner MG (2005) Landscape ecology: what is the state of the science? *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36:319–44. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152614>
- Valiente-Banuet A, Aizen MA, Alcántara JM, Arroyo J, Cocucci A, Galetti M, García MB, García D, Gómez JM, Jordano P, Medel R, Navarro L, Obeso JR, Oviedo R, Ramírez N, Rey PJ, Travaset A, Verdú M,

Zamora R (2015) Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world.

Funct Ecol 29(3):299–307. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12356>

Venables WN, Ripley BD (2002) Modern applied statistics with s, 4rd ed. Springer, New York

Wenzel RL, Tipton VJ (1966) Ectoparasites of Panama. Field Museum of Natural History, Chicago.

Wiens JA (1992) What is landscape ecology, really? Landsc Ecol 7(3):149–150.

<https://doi.org/10.1007/BF00133306>

Yamamoto LF, Kinoshita LS, Martins FR (2007) Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da floresta estacional semidecídua montana, SP, Brasil.” Acta Bot Bras 21(3):553–73.

<https://doi.org/10.1590/S0102-33062007000300005>

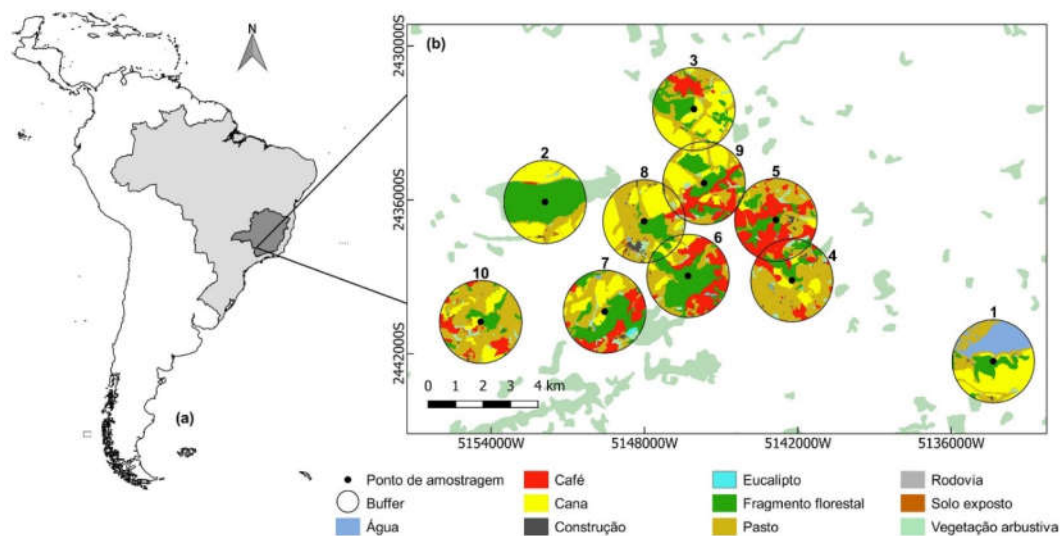


Fig. 1 Mapa de localização da área de estudo, (a) América do Sul, com destaque para o Brasil (cinza claro) e o estado de Minas Gerais (cinza escuro), (b) área amostral localizada nas cidades de Alfenas, Areado e Monte Belo, sul de Minas Gerais. As classes foram mapeadas adotando um buffer de 1.5 km para as paisagens, e os pontos de amostragem de morcegos correspondem aos centroides. Entre as paisagens estão destacados em verde claro os demais fragmentos florestais presentes na região

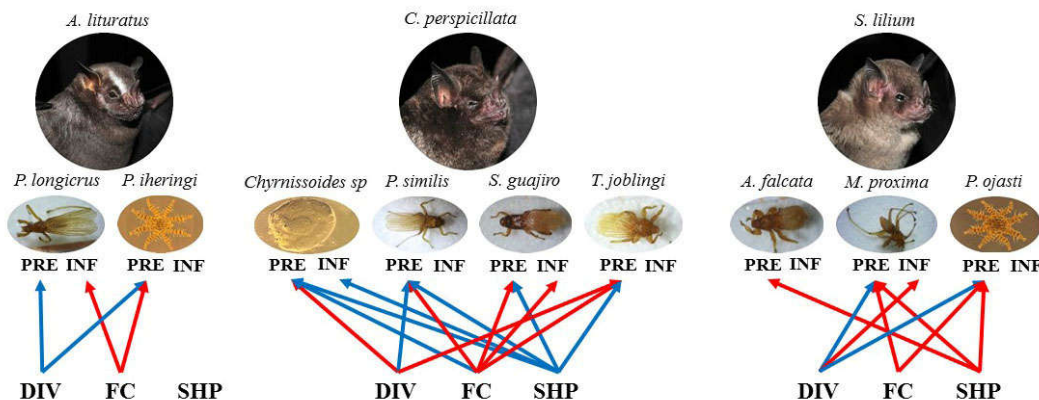


Fig. 2. Resumo gráfico dos resultados encontrados pela seleção de modelos. As setas indicam que houve um efeito do aumento de determinada variável da paisagem (DIV, FC ou SHP) causando um aumento (setas azuis) ou redução (setas vermelhas) na carga parasitária (PRE ou INF). Variáveis descritoras da composição e estrutura da paisagem: DIV = diversidade de classes da paisagem, FC = cobertura florestal, SHP = shape. Variáveis da carga parasitaria: PRE = prevalência, INF = intensidade média de infestação.

Tabela 1 Melhores modelos selecionados para explicar a influência da estrutura e composição da paisagem na prevalência (PRE) e intensidade média de infestação (INF) de ectoparasitos em *Artibeus lituratus*. Nós consideramos viáveis todos os modelos com $\Delta AICc \leq 2$ e $\omega AICc > 0.1$, df = graus de liberdade.

Espécie de Ectoparasito	Variável dependente	Modelo	df	$\Delta AICc$	$\omega AICc$	Sinal da Inclinação
<i>Paratrichobius longicrus</i>	PRE	Null	1	0	0.448	
		Diversidade de classes	2	1	0.272	+
	INF	Cobertura Florestal	3	0	0.798	-
		Null	2	5.13	0.061	
<i>Periglischrus iheringi</i> ^a	PRE	Null	1	0	0.389	
		Diversidade de classes	2	0.87	0.252	+
	INF	Cobertura Florestal	2	1.81	0.157	-
		Null	2	0	0.696	

^a Espécie de ácaro

Tabela 2 Melhores modelos selecionados para explicar a influência da estrutura e composição da paisagem na prevalência (PRE) e intensidade média de infestação (INF) de ectoparasitos em *Carollia perspicillata*. Nós consideramos viáveis todos os modelos com $\Delta AICc \leq 2$ e $\omega AICc > 0.1$, df = graus de liberdade.

Espécie de Ectoparasito	Variável dependente	Modelo	df	$\Delta AICc$	$\omega AICc$	Sinal da Inclinação
<i>Chyrnissoides</i> sp ^a	PRE	Shape	2	0	0.367	+
		Cobertura Florestal +	3	1.70	0.157	++
		Shape	1	1.94	0.139	
	INF	Null	1	1.94	0.139	
		Diversidade de Classes +	3	2.00	0.135	- +
		Shape	2	0	0.498	
<i>Paraeuctenodes similis</i>	PRE	Null	1	0	0.277	
		Cobertura Florestal	2	0.72	0.193	-
		Shape	2	1.21	0.151	+
	INF	Diversidade de Classes	2	1.99	0.102	+
		Null	2	0	0.685	
<i>Strebla guajiro</i>	PRE	Shape	2	0	0.316	+
		Null	1	0.48	0.249	
		Cobertura Florestal	2	1.00	0.192	-
	INF	Cobertura Florestal	3	0	0.514	-
		Null	2	0.84	0.337	
<i>Trichobius joblingi</i>	PRE	Null	1	0	0.336	
		Cobertura Florestal	2	1.39	0.167	-
		Shape	2	1.67	0.146	+
	INF	Diversidade de Classes	2	2.00	0.124	-
		Null	2	0	0.697	

^a Espécie de ácaro

Tabela 3 Melhores modelos selecionados para explicar a influência da estrutura e composição da paisagem na prevalência (PRE) e intensidade média de infestação (INF) de ectoparasitos em *Sturnira lilium*. Nós consideramos viáveis todos os modelos com $\Delta AICc \leq 2$ e $\omega AICc > 0.1$, df = graus de liberdade.

Espécie de Ectoparasito	Variável dependente	Modelo	df	$\Delta AICc$	$\omega AICc$	Sinal da Inclinação
<i>Aspidoptera falcata</i>	PRE	Shape	2	0	0.330	-
		Null	1	0.09	0.316	
	INF	Null	2	0	0.666	
<i>Megistopoda proxima</i>	PRE	Null	1	0	0.377	
		Diversidade de Classes	2	1.83	0.151	+
		Shape	2	1.96	0.141	-
	INF	Cobertura Florestal	2	1.97	0.141	-
		Diversidade de Classes	3	0	0.714	-
		Null	1	3.31	0.136	
<i>Periglischus ojastii</i> ^a	PRE	Null	1	0	0.361	
		Diversidade de Classes	2	1.60	0.162	+
		Shape	2	1.92	0.138	-
	INF	Cobertura Florestal	2	1.96	0.135	-
		Null	2	0	0.646	

^a Espécie de ácaro

Material Suplementar

Tabela S1 Descrição dos tipos de uso e ocupação do solo presentes nas cidades de Alfenas, Areado e Monte Belo referentes ao mapeamento de 10 paisagens com buffer de 1.5 km.

Uso do solo	Características
Água	Corpos de água localizados. Não foram identificados cursos de água móveis, como rios ou córregos, somente água em açudes e represas.
Cafê	Monocultura de café amplamente distribuída na região.
Cana	Monocultura de cana-de-açúcar amplamente distribuída na região devido a presença de uma usina de etanol.
Construção	Locais com a presença de casas e vilas rurais, estruturas como currais e galpões, além de instalações de empresas presentes na região.
Eucalipto	Monocultura de eucalipto, com baixa representatividade no mapeamento.
Fragmento florestal	Formação de floresta secundária em estágio avançado de regeneração florestal, com a presença ocasional de grandes árvores remanescentes de floresta primária.
Pasto	Cultivo de gramíneas exóticas voltadas para alimentação de bovinos.
Rodovia	Estradas asfaltadas com alto fluxo de veículos.
Solo exposto	Locais com o solo totalmente exposto, sem qualquer cobertura de gramíneas ou outro tipo de vegetação.
Vegetação arbustiva	Formação vegetal em estágio inicial de sucessão florestal com a presença de espécies arbustivas espaçadas com cerca de 0.5 a 2 metros de altura.

Tabela S2 Valores dos descritores das paisagens analisadas. PER = perímetro de borda, relacionado ao fragmento onde ocorreram as amostragens; SHP = shape, é a complexidade geométrica do fragmento onde ocorreram as amostragens; FC= cobertura de floresta nativa em toda a paisagem e; DIV = diversidade de classes na paisagem (ver texto para detalhes sobre as métricas).

PAISAGENS	MÉTRICAS DE PAISAGEM			
	PER	SHP	FC	DIV
Paisagem 1	9512	2.6422	13.1518	1.4196
Paisagem 2	10512	1.334	54.9075	1.0553
Paisagem 3	15200	3.7328	23.2906	1.3446
Paisagem 4	9192	3.0157	12.7906	1.3299
Paisagem 5	11240	3.6026	18.47	1.3515
Paisagem 6	19376	3.1091	38.0804	1.4182
Paisagem 7	20856	3.7728	31.0231	1.5859
Paisagem 8	7568	2.1697	14.9428	1.4138
Paisagem 9	7424	2.4946	23.1943	1.5174
Paisagem 10	9544	2.8956	12.7353	1.324

Tabela S3 Índices parasitológicos de moscas e ácaros no morcego *Artibeus lituratus* em cada ponto. HE = hospedeiros examinados, HI = hospedeiros infestados, N = abundância total de ectoparasitos, Preval = prevalência, Inf = Intensidade média de infestação, IC = Intervalo de confiança.

Ponto	Espécie	HE	HI	N	PRE (IC 95%)	INF (IC 95%)
1	<i>Paratrichobius longicrus</i>	14	3	5	0.21 (0.04-0.51)	1.67 (1-1.67)
1	<i>Periglischrus iheringi</i>	14	7	14	0.5 (0.23-0.77)	2 (1.14-3.86)
2	<i>Paratrichobius longicrus</i>	6	1	1	0.17 (0.01-0.64)	1 (NA)
2	<i>Periglischrus iheringi</i>	6	1	3	0.17 (0.01-0.64)	3 (NA)
3	<i>Paratrichobius longicrus</i>	32	12	15	0.37 (0.21-0.56)	1.25 (1-1.50)
3	<i>Periglischrus iheringi</i>	32	8	21	0.25 (0.12-0.43)	2.62 (1.25-4.94)
4	<i>Paratrichobius longicrus</i>	22	7	13	0.32 (0.14-0.46)	1.86 (1.14-3.14)
4	<i>Periglischrus iheringi</i>	22	4	8	0.18 (0.05-0.41)	2 (1-2.50)
5	<i>Paratrichobius longicrus</i>	37	15	30	0.41 (0.22-0.68)	2 (1.53-2.60)
5	<i>Periglischrus iheringi</i>	37	13	31	0.35 (0.20-0.52)	2.38 (1.69-3.08)
6	<i>Paratrichobius longicrus</i>	12	6	7	0.5 (0.21-0.79)	1.17 (1-1.50)
6	<i>Periglischrus iheringi</i>	12	1	1	0.08 (0.01-0.39)	1 (NA)
7	<i>Paratrichobius longicrus</i>	9	3	5	0.33 (0.07-0.71)	1.67 (1-2)
7	<i>Periglischrus iheringi</i>	9	4	13	0.44 (0.14-0.79)	3.25 (1.25-5)
8	<i>Paratrichobius longicrus</i>	16	6	10	0.37 (0.17-0.63)	1.67 (1-1.83)
8	<i>Periglischrus iheringi</i>	16	5	12	0.31 (0.11-0.59)	2.40 (1.20-4.40)
9	<i>Paratrichobius longicrus</i>	17	10	16	0.59 (0.33-0.82)	1.60 (1.20-2)
9	<i>Periglischrus iheringi</i>	17	7	10	0.41 (0.18-0.67)	1.43 (1-1.71)
10	<i>Paratrichobius longicrus</i>	50	17	27	0.34 (0.21-0.49)	1.59 (1.29-1.82)
10	<i>Periglischrus iheringi</i>	50	16	48	0.32 (0.19-0.47)	3.00 (2.06-5.14)

Tabela S4 Índices parasitológicos de moscas e ácaros no morcego *Carollia perpicillata* em cada ponto. HE = hospedeiros examinados, HI = hospedeiros infestados, N = abundância total de ectoparasitos, PRE = prevalência, INF = Intensidade média de infestação, IC = Intervalo de confiança.

Ponto	Espécie	HE	HI	N	PRE (IC95%)	INF (IC95%)
1	<i>Trichobius joblingi</i>	33	14	34	0.42 (0.26-0.61)	2.43 (1.57-4.64)
1	<i>Chyrnissoides</i> sp1	33	0	0	0 (0-0.11)	0 (NA)
1	<i>Paraeuctenodes similis</i>	33	0	0	0(0-0.11)	0 (NA)
1	<i>Strebla guajiro</i>	33	1	1	0.03(0-0.16)	1 (NA)
2	<i>Trichobius joblingi</i>	20	9	25	0.45 (0.23-0.69)	2.78 (1.78-3.67)
2	<i>Chyrnissoides</i> sp1	20	0	0	0 (0-0.17)	0 (NA)
2	<i>Paraeuctenodes similis</i>	20	0	0	0 (0-0.17)	0 (NA)
2	<i>Strebla guajiro</i>	20	0	0	0 (0-0.17)	0 (NA)

Ponto	Espécie	HE	HI	N	PRE (IC95%)	INF (IC95%)
3	<i>Trichobius joblingi</i>	4	1	1	0.25 (0.006- 0.806)	1 (NA)
3	<i>Chyrnissoides</i> sp1	4	0	0	0 (0-0.602)	0 (NA)
3	<i>Paraeuctenodes similis</i>	4	0	0	0 (0-0.602)	0 (NA)
3	<i>Strebla guajiro</i>	4	0	0	0 (0-0.602)	0 (NA)
4	<i>Trichobius joblingi</i>	28	16	44	0.57 (0.37-0.76)	2.75 (2.12-3.31)
4	<i>Chyrnissoides</i> sp1	28	4	6	0.14 (0.04-0.33)	1.50 (1-2)
4	<i>Paraeuctenodes similis</i>	28	8	11	0.29 (0.13-0.49)	1.38 (1-1.62)
4	<i>Strebla guajiro</i>	28	2	2	0.07 (0.01-0.24)	1 (NA)
5	<i>Trichobius joblingi</i>	31	15	43	0.48 (0.30-0.67)	2.87 (2.20-3.53)
5	<i>Chyrnissoides</i> sp1	31	8	25	0.26 (0.12-0.45)	3.12 (1.25-6)
5	<i>Paraeuctenodes similis</i>	31	6	6	0.19 (0.08-0.38)	1 (NA)
5	<i>Strebla guajiro</i>	31	4	7	0.13 (0.04-0.30)	1.75 (1-2.50)
6	<i>Trichobius joblingi</i>	13	5	11	0.39 (0.14-0.68)	2.20 (1-3.50)
6	<i>Chyrnissoides</i> sp1	13	4	4	0.31 (0.09-0.61)	1 (NA)
6	<i>Paraeuctenodes similis</i>	13	3	5	0.23 (0.05-0.54)	1.67 (1-2.33)
6	<i>Strebla guajiro</i>	13	0	0	0 (0-0.25)	0 (NA)
7	<i>Trichobius joblingi</i>	6	4	14	0.67 (0.22-0.96)	3.50 (1.25-5.25)
7	<i>Chyrnissoides</i> sp1	6	1	2	0.17 (0-0.64)	2 (NA)
7	<i>Paraeuctenodes similis</i>	6	0	0	0.00 (0-0.46)	0 (NA)
7	<i>Strebla guajiro</i>	6	1	1	0.17 (0-0.64)	1 (NA)
8	<i>Trichobius joblingi</i>	13	5	6	0.39 (0.14-0.68)	1.20 (1-1.40)
8	<i>Chyrnissoides</i> sp1	13	2	2	0.15 (0.02-0.45)	1 (NA)
8	<i>Paraeuctenodes similis</i>	13	1	1	0.08 (0-0.36)	1 (NA)
8	<i>Strebla guajiro</i>	13	1	1	0.08 (0-0.36)	2 (NA)
9	<i>Trichobius joblingi</i>	8	4	12	0.50 (0.16-0.84)	3 (2-4.25)
9	<i>Chyrnissoides</i> sp1	8	0	0	0.00 (0-0.37)	0 (NA)
9	<i>Paraeuctenodes similis</i>	8	2	3	0.25 (0.03-0.65)	1.50 (1-1.50)
9	<i>Strebla guajiro</i>	8	0	0	0 (0-0.37)	0 (NA)
10	<i>Trichobius joblingi</i>	24	17	39	0.71 (0.49-0.87)	2.29 (1.59-3.18)
10	<i>Chyrnissoides</i> sp	24	1	1	0.04 (0-0.21)	1 (NA)
10	<i>Paraeuctenodes similis</i>	24	14	18	0.58 (0.37-0.78)	1.29 (1-1.50)
10	<i>Strebla guajiro</i>	24	3	4	0.13 (0.03-0.32)	1.33 (1-1.67)

Tabela S5 Índices parasitológicos de moscas e ácaros no morcego *Sturnira lilium* em cada ponto. HE = hospedeiros examinados, HI = hospedeiros infestados, N = abundância total de ectoparasitos, PRE = prevalência, INF = Intensidade média de infestação, IC = Intervalo de confiança.

Ponto	Espécie	HE	HI	N	PRE (IC95%)	INF (IC95%)
1	<i>Aspidoptera falcata</i>	13	2	4	0.15 (0.02-0.45)	2 (NA)
1	<i>Megistopoda proxima</i>	13	3	6	0.23 (0.05-0.54)	2 (NA)
1	<i>Periglyphus ojasii</i>	13	6	14	0.46 (0.13-0.75)	2.33 (1.33-4)
2	<i>Aspidoptera falcata</i>	13	4	9	0.31 (0.09-0.61)	2.25 (1-3.25)
2	<i>Megistopoda proxima</i>	13	4	9	0.31 (0.09-0.61)	2.25 (1-2.75)
2	<i>Periglyphus ojasii</i>	13	3	5	0.23 (0.05-0.54)	1.67 (1-0.23)
3	<i>Aspidoptera falcata</i>	34	6	10	0.18 (0.07-0.35)	1.67 (1-0.23)
3	<i>Megistopoda proxima</i>	34	5	9	0.15 (0.05-0.31)	1.80 (1-2.40)
3	<i>Periglyphus ojasii</i>	34	5	8	0.15 (0.05-0.31)	1.60 (1-1.80)
4	<i>Aspidoptera falcata</i>	35	10	25	0.29 (0.15-0.46)	2.50 (1.70-3.82)
4	<i>Megistopoda proxima</i>	35	15	31	0.43 (0.26-0.61)	2.07 (1.47-2.73)
4	<i>Periglyphus ojasii</i>	35	13	39	0.37 (0.22-0.55)	2.31 (1.54-3.23)
5	<i>Aspidoptera falcata</i>	23	6	16	0.26 (0.10-0.48)	2.67 (1.50-5.08)
5	<i>Megistopoda proxima</i>	23	11	21	0.48 (0.27-0.69)	1.91 (1.18-3.91)
5	<i>Periglyphus ojasii</i>	23	9	15	0.39 (0.20-0.62)	1.67 (1.22-2.11)
6	<i>Aspidoptera falcata</i>	9	1	3	0.11 (0-48)	3 (NA)
6	<i>Megistopoda proxima</i>	9	4	6	0.44 (0.14-0.79)	1.50 (1-2)
6	<i>Periglyphus ojasii</i>	9	7	16	0.78 (0.40-0.97)	2.29 (1.29-3.14)
7	<i>Aspidoptera falcata</i>	5	2	4	0.40 (0.05-0.85)	2 (1-2)
7	<i>Megistopoda proxima</i>	5	2	3	0.40 (0.05-0.85)	1.50 (1-1.50)
7	<i>Periglyphus ojasii</i>	5	2	3	0.40 (0.05-0.85)	1.50 (1-1.50)
8	<i>Aspidoptera falcata</i>	22	11	19	0.50 (0.28-0.72)	1.73 (1.18-2.64)
8	<i>Megistopoda proxima</i>	22	6	8	0.27 (0.11-0.50)	1.33 (1-1.67)
8	<i>Periglyphus ojasii</i>	22	9	16	0.41 (0.21-0.64)	1.78 (1.33-2.56)
9	<i>Aspidoptera falcata</i>	23	9	13	0.39 (0.20-0.62)	1.44 (1.11-1.67)
9	<i>Megistopoda proxima</i>	23	10	14	0.44 (0.23-0.66)	1.40 (1-1.80)

Ponto	Espécie	HE	HI	N	PRE (IC95%)	INF (IC95%)
9	<i>Periglyphus ojastii</i>	23	6	12	0.26 (0.10-0.48)	2.00 (1-2.33)
10	<i>Aspidoptera falcata</i>	44	13	27	0.30 (0.17-0.45)	2.08 (1.31-3.31)
10	<i>Megistopoda proxima</i>	44	15	24	0.34 (0.21-0.50)	1.60 (1.13-2.33)
10	<i>Periglyphus ojastii</i>	44	14	32	0.32 (0.19-0.48)	2.29 (1.64-2.93)