



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
POS-GRADUAÇÃO EM ETNOBIOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA NATUREZA

REGINALDO AUGUSTO FARIAS DE GUSMÃO

DIVERSIDADE DE AVES SUPERA O CLIMA COMO UM PREDITOR GLOBAL
DA DIVERSIDADE DE ÁCAROS DE PENA

RECIFE

2019

REGINALDO AUGUSTO FARIAS DE GUSMÃO

DIVERSIDADE DE AVES SUPERA O CLIMA COMO UM PREDITOR GLOBAL
DA DIVERSIDADE DE ÁCAROS DE PENA

Trabalho de dissertação orientado pelo Professor Dr. Thiago Gonçalves Souza, do Programa de Pós-Graduação em Etnobiologia e Conservação da natureza, na Universidade Federal Rural de Pernambuco. Visando a obtenção do grau de mestrado.

RECIFE

2019

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema Integrado de Bibliotecas da UFRPE
Biblioteca Centra, Recife-PE, Brasil

G982d Gusmão, Reginaldo Augusto Farias de
Diversidade de aves supera o clima como um preditor global da
diversidade de ácaros de pena / Reginaldo Augusto Farias de
Gusmão. – 2019.
45 f. : il.

Orientador: Thiago Gonçalves Souza.
Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal Rural de
Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Etnobiologia e
Conservação da Natureza, Recife, BR-PE, 2019.

Inclui referências e apêndice(s).

1. Ecologia 2. Biodiversidade 3. Hospedeiro 4. Aves 5. Ácaro
6. Mudanças climáticas I. Souza, Thiago Gonçalves, orient. II. Título

CDD 574

REGINALDO AUGUSTO FARIAS DE GUSMÃO

DIVERSIDADE DE AVES SUPERA O CLIMA COMO UM PREDITOR GLOBAL
DA DIVERSIDADE DE ÁCAROS DE PENA

Trabalho de Dissertação orientado pelo professor Dr. Thiago Gonçalves Souza, do Programa de Pós-Graduação em Etnobiologia e Conservação da natureza, na Universidade Federal Rural de Pernambuco, visando a obtenção do grau de mestre em etnobiologia e conservação da natureza.

Julgada em 25/02/2019

Prof. Dr. Felipe Pimentel Lopes de Melo
(Membro titular- UFPE)

Prof. Dr. Ricardo Dobrovolski
(Membro titular- UFBA)

Prof. Dr. Thiago Gonçalves Souza
(Orientador- UFRPE)

Dr^a. Christini Barbosa Caselli
(Membro suplente- UFRPE)

Recife, 2019

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao Prof. Dr. Thiago Gonçalves pelo apoio, incentivo e amizade que foi imprescindível para meu desenvolvimento acadêmico e pessoal. Assim como, a todos os membros do ECOFUN que além de ótimos companheiros de trabalho sempre foram bons amigos. Neste laboratório que veio a se tornar uma nova casa e uma nova família estando juntos em cada experiência, vibrando cada conquista e superando as dificuldades. Vocês tornaram esses dois anos marcantes e cheios de alegria e que agora venham mais 4 anos com novas experiências, mas com a mesma alegria.

A minha família no qual sempre tive apoio ao longo de cada etapa da minha vida e tenho muito a agradecer pois só cheguei até aqui graças ao incentivo de vocês e por sempre acreditarem em mim. Vale ressaltar que muitas vezes ao falar do projeto, mesmo sem compreenderem o todo tentaram me ajudar a solucionar dificuldades que aparecem ao longo do percurso.

Aos meus colegas Paulo, Shalana e Regina que desde graduação que nos conhecemos e trilhamos nossa carreira acadêmica e profissional juntos. Sempre buscando apoiar um ao outro nos momentos de dificuldades.

As minhas companheiras de turma, que apesar do pouco contato que tivemos foi possível ótimas trocas de experiência e por nós sempre apoiarmos uns aos outros ao longo destes dois anos.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superiores (CAPES), pela concessão da bolsa de mestrado.

Ao Programa de Pós-Graduação em Etnobiologia e Conservação da Natureza e docentes pelos ensinamentos e conselhos.

A todos aqueles que de alguma forma contribuíram para a concretização do trabalho e em minha formação.

SUMÁRIO

Lista de figuras

Lista de Tabelas

Resumo

Abstract

1. Introdução geral..... 10
2. Fundamentação teórica..... 12

Referências bibliográficas

3. Artigo: Diversidade de aves supera o clima como um preditor global da diversidade de ácaros de pena..... 22

Resumo

- 3.1.Introdução..... 24
- 3.2.Métodos..... 26
 - 3.2.1. Banco de dados: Associação entre ácaros de pena e aves..... 26
 - 3.2.2. Variáveis preditoras e espaciais..... 27
 - 3.2.3. Potenciais vieses..... 27
 - 3.2.4. Análise de dados..... 28
 - 3.2.5. Modelagem.....29
- 3.3.Resultados..... 30
- 3.4.Discussão..... 32
- 3.5.Referências
- 3.6.Figuras
- 3.7.Informações complementares
4. Considerações Finais..... 46

LISTA DE FIGURAS

Artigo - Diversidade de aves supera o clima como um preditor global da diversidade de ácaros de pena

Figura 1. Distribuição geográfica das aves e ácaros de penas. O tamanho e colocação das localidades de acordo com a riqueza rarefeita de aves e ácaros.....40

Figura 2. Riqueza interpolada de ácaros de penas em relação aos eixos da análise de componentes principais (PCA). Os valores no eixo Y representa a riqueza rarefeita de ácaros, e valores no eixo X representam os scores da PCA e a riqueza interpolada de aves.....41

Figura 3. Explicação percentual dos fatores espaciais, climáticos e riqueza de aves que determinam o padrão global de diversidade de ácaros de penas.41

Figura 4. Mapa dos modelos de distribuição global de ácaros de pena. Riqueza de ácaros do modelo completo da distribuição global de ácaros determinado pelas variáveis climáticas e riqueza de aves (a); Riqueza baseada no modelo simples contendo a diversidade de aves e variáveis climáticas igualadas à média (b); Riqueza baseada no modelo simples contendo as variáveis climáticas e diversidade de aves igualadas à média (c); Ajuste do modelo simples climático e relação com a riqueza de aves (d).....43

Informações complementares

Figura s1. Mapa da distribuição global de aves com base na Birdlife.....45

LISTA DE TABELAS

Artigo - Diversidade de aves supera o clima como um preditor global da diversidade de ácaros de pena

Tabela 1. Resultado das variáveis preditoras, considerando a riqueza interpolada e extrapolada de aves. As variáveis com F e p valores resultantes do Forward selection.....43

Tabela 2. Resultado do *Generalized Additive Models* (GAM), considerando a riqueza interpolada (modelo 4) e extrapolada (modelo 3) de ácaros e aves (ver métodos)43

Informações complementares

Tabela s1. Variáveis ambientais agrupadas para a análise de PCA e extraídas para cada localidade.....44

Tabela s2. Loadings das variáveis ambientais que são representadas pelos eixos 1 e 2 da análise de PCA.....45

RESUMO

Os fatores bióticos têm sido ignorados nas análises em larga escala. No qual, são tidos como determinantes de eventos de coextinção devido ao efeito direto (i: mudança em fatores abióticos) e indireto (ii: efeito biótico em cascata através do hospedeiro), alterando a diversidade e distribuição de organismos dependentes. Assim, buscamos compreender a importância relativa (i) do clima e da (ii) riqueza de aves na diversidade de ácaros de pena. Desta forma, demonstrando o padrão macroecológico de ácaros, até então desconhecido, e os principais fatores a determinar a distribuição de ácaros no globo. Utilizamos os dados de um datapaper de interações aves-ácaros de pena e realizamos um levantamento bibliográfico em bases científicas, em conjunto com dados de clima obtidos no WordClim 2.0 e Envirem, e a riqueza de aves global da BirdLife. Visando entender o efeito do clima e da riqueza de aves na distribuição da diversidade alfa de ácaros nós geramos modelos estatísticos, levando em consideração os efeitos da estrutura espacial e extrapolamos o padrão de riqueza de ácaros para todo o globo. Desta forma, nós analisamos 42 localidades distribuídas em 6 continentes no globo, contendo 376 registros de aves e 393 de ácaros de penas. Ao analisarmos o efeito dos fatores bióticos (diversidade de aves) e dos fatores abióticos (Clima- precipitação e temperatura) na riqueza de ácaros, nós observamos efeito com uma ordem de grandeza superior da diversidade de aves em relação as variáveis climáticas. Demonstramos, também que regiões com maior estabilidade climática e elevadas precipitações, tais como a região tropical, apresentam maior diversidade de ácaros, sendo registrado um número médio de espécies duas vezes maior na região tropical do que na região temperada. Além disto, demonstramos que a os fatores bióticos e abióticos tem importâncias relativas distinta entre as regiões biogeográficas. No entanto, fatores bióticos são os principais fatores a determinar a diversidade destes simbioses, evidenciamos o potencial de coextinção deste grupo em decorrência do declínio de hospedeiros. Assim, ressaltamos que entender os mecanismos envolvidos na distribuição destas interações é fundamental para a conservação da biodiversidade, principalmente, considerando os cenários futuros de mudanças climáticas.

Palavras-chaves: Hospedeiro-simbionte, Interação, Macroecologia, Simbiose

ABSTRACT

The biotic factors have been ignored in the large-scale analyzes. These factors known to play an important role on coextinction events by direct (i: changes in abiotic factors) and indirect (ii: cascade biotic effects through the host) determinants, altering diversity and the distribution of dependent organisms. Therefore, we seek to understand the relative importance (i) of climate and (ii) of bird richness in feather mite's diversity, thus demonstrating the macroecological pattern of mites, until then unknown, and the main determining factors of global mite distribution. We gathered and used data from a bird-mite interactions data paper and performed a literature review in scientific research bases; climate data was obtained using WordClim 2.0 and Envirem.; global bird richness was obtained using BirdLife. Looking to understand the climate effect and bird richness in the alpha distribution of mites we generated statistical models considering spatial structure effects, and extrapolated the pattern found globally. Therefore, we analyzed 42 localities distributed in 6 continents worldwide containing 376 bird occurrences and 393 feather mites. Analyzing the biotic effects factors (bird diversity) and abiotic factors (climate, precipitation and temperature) in mite richness, we found that bird diversity had an effect ten times higher in relation to climate variables. We also found that regions with higher stability and precipitation, like the Tropics, show higher mite diversity, presenting an average number of species two times higher in tropical than in temperate regions. Furthermore, we showed that both biotic and abiotic factors have distinct relative significances among biogeographic regions. However, biotic factors are the main factors to settle the diversity in these symbionts, pointing the coextinction potential of this group as a result of declining hosts. We understanding the underlying mechanisms in the distribution of these interactions is crucial to biodiversity conservation, specially when considering future global scenarios of climate change.

Key-words: Host-symbiont, Interaction, Macroecology, Symbiose.

INTRODUÇÃO GERAL

Os padrões macro ecológicos da distribuição das espécies e a respostas a mudanças ambientais já são estudados há muitos anos, porém ainda existem grandes lacunas em relação aos mecanismos envolvidos, principalmente em grupos crípticos como algumas relações com parasitas e simbioses. Por exemplo, o padrão de distribuição das aves e à resposta a mudanças climáticas já é bem debatida (ARAÚJO; RAHBEK, 2012; JETZ; WILCOVE; DOBSON, 2007); porém, quando se trata de grupos dependentes há controvérsias sobre o padrão de distribuição, se acompanha ou não o padrão de seus hospedeiros (COLWELL; DUNN; HARRIS, 2012; ROCHA; BERGALLO; BITTRNCOURT, 2016), além da resposta dos mesmos às mudanças ambientais que pode vir a ocasionar um declínio no fitness e diversidade de hospedeiros (PROCTOR, 2003; PROCTOR; OWENS, 2000).

Sabe-se que a distribuição da diversidade de espécie no mundo se dá de forma heterogênea, determinada por fatores bióticos e abióticos. Particularmente, os organismos dependentes sofrem forte influência dos fatores bióticos devido a elevada especificidade e correlação com a distribuição de seus hospedeiros (COLWELL; DUNN; HARRIS, 2012; KAMIYA et al., 2014). Assim, ao levarmos em consideração os cenários de mudanças ambientais é importante compreender os mecanismos determinantes dos padrões macroecológicos de organismos dependentes prevendo um efeito em cascata na diversidade destes organismos (CARLSON et al., 2017; COLWELL; DUNN; HARRIS, 2012; JETZ; WILCOVE; DOBSON, 2007). Por exemplo, ao considerarmos o declínio previsto para diversidade de aves devido a mudanças climáticas (JETZ; WILCOVE; DOBSON, 2007), podemos prever como organismos simbioses, como os ácaros de pena, irão responder ao efeito em cascata mudanças climáticas que pode levar a eventos de coextinção (HILLERISLAMBERS et al., 2012).

Os efeito direto (mudanças em fatores abióticos) e indireto (efeito em cascata através do hospedeiro) das mudanças climáticas são as principais causas de eventos de coextinção (COLWELL; DUNN; HARRIS, 2012; DUNN et al., 2009). No entanto, estes eventos de coextinção são pouco estudados e considerados em estratégias de conservação, porém estudos sugerem são uma das principais causas do declínio de espécies (KOH et al., 2004; REZENDE et al., 2007).

Eventos de perda de interações pode vir a ocorrer antes mesmo da perda das espécies, afetando o funcionamento e os serviços ecossistêmicos, sendo este fato preocupante em interações simbióticas na qual há um efeito não só para a espécie dependente, mas também para seus hospedeiros (COLWELL; DUNN; HARRIS, 2012; KOH et al., 2004; VALIENTE-BANUET et al., 2014). Por exemplo, na interação entre aves e ácaros de pena, na qual os ácaros apresentam uma alta especificidade e dependência de seus hospedeiros para deslocamento e reprodução, e as aves dependem dos ácaros para o controle de fungos e bactérias em suas penas (DOÑA et al., 2017; PROCTOR, 2003; PROCTOR; OWENS, 2000).

Os efeitos do clima na interação entre aves e ácaros de pena já foram estudados quanto a intensidade e prevalência, demonstrando que esta relação ecológica é sensível às mudanças climáticas e às características relacionadas ao hospedeiros (DIAZ-REAL et al., 2014). Porém, o efeito do clima e da diversidade de hospedeiros sobre a diversidade destes simbiossitos ainda não foram estudados na escala global. Desta forma, o presente trabalho, tem como objetivo compreender o efeito do clima (i) e da diversidade de aves (ii) na diversidade de ácaros de pena. E assim através da modelagem demonstrar o padrão de distribuição de ácaros no globo e a importância relativa dos fatores bióticos e abióticos em cada região biogeográfica.

FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

As espécies estão distribuídas de forma desigual em todo o globo, gerando um padrão macroecológico bem conhecido e estudado, que é o padrão latitudinal. No qual consiste na existência de maior diversidade de espécies estarem situada na região tropical e tender a reduzir em regiões temperadas (WILLIG; KAUFMAN; STEVENS, 2003). Esta associação negativa entre a latitude e a riqueza de espécies vem sendo corroborada ao longo dos anos em diversos grupos taxonômicos, entre eles: plantas, peixes, aves e mamíferos (DINIZ-FILHO et al., 2002; ELLISON, 2002; LYONS; WILLIG, 2002; STEVENS, 1989). No entanto, há um viés em estudos macroecológicos para organismos de vida livre (WILLIG; KAUFMAN; STEVENS, 2003). Estudos com organismos dependentes são mais recentes, existindo ainda conflitos e lacunas nos processos envolvidos neste padrão de distribuição para diversos grupos de parasitos e simbioses (KAMIYA et al., 2014)

Há diversas hipóteses que visam explicar o padrão de distribuição latitudinal das espécies e, nesse estudo serão abordadas algumas delas (GASTON, 2000; HAWKINS et al., 2003, 2007; PIANKA, 1966; STEVENS, 1989, 1996; WILLIG; KAUFMAN; STEVENS, 2003). Podemos dividir estas hipóteses entre as relacionadas a fatores abióticos e as relacionadas a fatores bióticos. Há diversas hipóteses que tratam do clima (fatores abióticos) como justificativa do padrão latitudinal, entre elas temos a hipótese da produtividade, energia-água e estabilidade climática, que em suma apontam as regiões tropicais como mais diversas por terem maior precipitação e incidência solar, conseqüentemente maior evapotranspiração potencial, ou seja, tem maior quantidade de energia entrando no ecossistema e assim consegue manter maior quantidade de espécies do que nas regiões temperadas (GASTON, 2000; HAWKINS et al., 2003, 2007; PIANKA, 1966).

Outras hipóteses ressaltam o papel das interações ecológicas (fatores bióticos), apesar de pouco estudadas, na distribuição das espécies. Tais como, as hipóteses de competição e de nicho (WILLIG; KAUFMAN; STEVENS, 2003), reforçam a teoria de coexistência e o papel chave das interações em conjunto com os fatores abióticos para determinar a distribuição das espécies (HILLERISLAMBERS et al., 2012). Assim, ressalta-se a importância de estudos que considerem conjuntamente os fatores bióticos e abióticos na distribuição das espécies.

Em suma, o padrão de distribuição de espécies no globo é determinado por fatores abióticos, como temperatura e precipitação, e bióticos, como a competição e parasitismo, que atuam em conjunto como filtros, determinando a distribuição das espécies (HILLERISLAMBERS et al., 2012; VELLEND, 2010). Apesar de diversas hipóteses terem sido criadas visando explicar os padrões de distribuição de espécies (GASTON, 2000; STEVENS, 1989; WILLIG; KAUFMAN; STEVENS, 2003), podemos observar esses processos de forma única, através de uma teoria mais geral que atua como guarda-chuva para estas hipóteses que seria a de seleção de espécies por filtros abióticos (clima) e bióticos (interações e coexistência) (HILLERISLAMBERS et al., 2012; VELLEND, 2010).

Os cenários de mudança climática têm alterado estes filtros que determinam a distribuição das espécies e ocasionando o declínio de vários grupos taxonômicos (ANDERSON-TEIXEIRA et al., 2013; CARLSON et al., 2017; JETZ; WILCOVE; DOBSON, 2007; NEWBOLD et al., 2015; WALTHER et al., 2002). As mudanças climáticas, por si só, já é considerada uma das principais causas do declínio e extinção de espécies em todo o globo (ARAÚJO; RAHBK, 2012; JETZ; WILCOVE; DOBSON, 2007).

O constante crescimento da população humana nos últimos 50 anos tem causado uma redução drástica da biodiversidade, gerando homogeneização biótica, declínio da diversidade genética e funcional, conseqüentemente, a perda da capacidade de fornecimento de bens e serviços ecossistêmicos (JETZ; WILCOVE; DOBSON, 2007; VALIENTE-BANUET et al., 2014). Além de seus efeitos diretos, as ações antrópicas, como a poluição atmosférica e o desflorestamento, têm acentuado as mudanças climáticas, principalmente na temperatura e no regime de chuvas (RASMUSSEN et al., 2013; SNYDER; DELIRE; FOLEY, 2004). Assim, a compreensão das respostas das espécies a estas recentes mudanças ambientais é uma grande questão científica e vital para o desenvolvimento de estratégias de conservação da biodiversidade.

Em projeções recentes, as mudanças climáticas apresentam grandes conseqüências para biodiversidade global, sendo previstas mudanças na distribuição (ARAÚJO; RAHBK, 2012). Por exemplo, projetasse um declínio superior a 50% das espécies de aves (JETZ; WILCOVE; DOBSON, 2007) e 30% das espécies dependentes, como parasitos e simbioses (CARLSON et al., 2017), ainda para este século. Este declínio de espécies acentuado tem como conseqüência um declínio nos serviços

ambientais e funcionamento ecossistêmico, como por exemplo no caso das aves temos o declínio da polinização e dispersão de sementes (SEKERCIOGLU, 2006; SEKERCIOGLU; PRIMACK; WORMWORTH, 2012).

As aves são responsáveis por diversos serviços ecossistêmicos, sendo capazes de favorecer a manutenção da diversidade. Entre estes serviços, temos os de regulação, como dispersão, polinização e controle de pragas, e de suporte, como depósito de nutrientes e engenheiro ecossistêmico (SEKERCIOGLU, 2006). Através destes serviços, as aves têm influência em outros grupos taxonômicos, seja ao depositar nutrientes em ambientes pobres, dispersar sementes e construir abrigos, aumentando assim a diversidade local destas espécies dependentes (SEKERCIOGLU, 2006). Assim, devido ao consequente declínio no funcionamento e manutenção dos serviços ecossistêmicos fornecidos por este grupo, ressalta-se a importância de compreender os efeitos das mudanças climáticas na diversidade de aves e o, consequente, efeito em cascata em outros grupos taxonômicos.

Além da extinção primária ocasionada pela mudança climática, há mudanças nas relações ecológicas e em alguns casos a co-extinção de espécies, principalmente espécies dependentes como a relação entre parasitos e simbioses (COLWELL; DUNN; HARRIS, 2012; ESTES et al., 2011; VALIENTE-BANUET et al., 2014). Por exemplo, como já mencionado, o declínio da diversidade de espécies de aves e a perda de seus serviços ecossistêmicos tem um efeito em cascata na diversidade de outros grupos, seja pela falta de dispersão ou construção de abrigo, ocasionando declínio de plantas e insetos, e/ou em relações mais íntimas de dependência, podemos ter a ausência do hospedeiro, e em alguns casos levar a co-extinção destes grupos dependentes (COLWELL; DUNN; HARRIS, 2012; ESTES et al., 2011; SEKERCIOGLU, 2006).

A co-extinção pode ocorrer quando a extinção de uma espécie ocasiona a perda de outra dependente, o que inviabiliza sua sobrevivência, alterando seu ciclo reprodutivo e/ou obtenção de alimento (ESTES et al., 2011). Acredita-se que a perda de interações, em decorrência das mudanças climáticas, ocorre em maior frequência do que a perda de espécies (ESTES et al., 2011; KOH et al., 2004). Desta forma, sendo considerado o sexto evento de extinção em massa, tornando estudos sobre a extinção de interações de grande relevância para conservação (ESTES et al., 2011; KOH et al., 2004). Porém, estudos que considerem o efeito em cascata nas interações ecológicas ainda são poucos e negligenciados, entre os que há, são concentrados no efeito em

cascata da perda de consumidores da cadeia trófica e seus efeitos no aumento na abundância de herbívoros e, conseqüentemente, uma redução na diversidade de plantas (ESTES et al., 2011). Além disso, o fato das interações serem afetadas antes mesmo que ocorram as extinções das espécies, torna possível utilizá-las para prever eventos de extinção, principalmente em casos de parasitismo e mutualismo (COLWELL; DUNN; HARRIS, 2012; VALIENTE-BANUET et al., 2014). Um exemplo de relação ecológica de espécies dependentes pouco estudadas é a relação entre as aves e os ácaros de pena.

Os ácaros de penas são organismos que dependem obrigatoriamente das aves, apresentando adaptações morfológicas e estratégias evolutivas que evidenciam uma forte relação evolutiva entre eles e seus hospedeiros (DABERT, J; MIRONOV, 1999; PROCTOR; OWENS, 2000). Este grupo é muito estudado quanto a sua taxonomia por apresentar mais de 2000 espécies registradas, além disso, ocorrendo todos os anos registros de novas espécies (HERNANDES; PEDROSO, 2016; PROCTOR; OWENS, 2000). Entretanto, há uma necessidade de estudos sobre a ecologia deste grupo, levando em consideração o efeito das alterações ambientais sobre eles e sua relação com seu hospedeiro, por exemplo o contraste na definição desta interação. Ao passo que alguns estudos consideram os ácaros de pena como parasitas (PÉREZ-TRIS; CARBONELL; TELLERÍA, 2002; PROCTOR; OWENS, 2000) e outros os definem como simbioses (BLANCO; TELLA, 2001; PROCTOR, 2003).. Entre os efeitos positivos temos o fato dos ácaros controlarem o crescimento de fungos e bactérias; no entanto podem trazer diversos prejuízos para a aptidão do hospedeiro, como a redução da fecundidade, abandono dos ninhos e danificar as penas, ocasionando um prejuízo na seleção sexual (PROCTOR; OWENS, 2000). Estes efeitos negativos são ainda mais preocupantes em espécies que vivem em bando em decorrência de nidificarem e forragearem em grupo, desta forma favorecendo a transmissão vertical e horizontal dos ácaros (DABERT, J; MIRONOV, 1999; DOÑA et al., 2017; PROCTOR, 2003; PROCTOR; OWENS, 2000).

Uma explicação alternativa para este dilema seria que as aves apresentam mecanismos tolerantes aos danos causados pelos ácaros de pena quando submetidos a taxa de crescimento e reprodução natural (GALVÁN et al., 2012; MILLER; WHITE; BOOTS, 2006; SVENSSON; RÅBERG, 2010). O investimento na defesa contra ácaros representa um custo de energia para o hospedeiro sendo restrita a aves em boas condições, assim indivíduos em condições de estresse apresentam maior abundância de ácaros (NORRIS; EVANS, 2000; TSCHIRREN et al., 2007). Outra explicação seria o

efeito de variáveis climáticas sobre estas interações, na qual há o registro que em maiores temperaturas há uma maior taxa de infestação por ácaros de penas (DIAZ-REAL et al., 2014). Ressaltando a importância estudos sobre o efeito das variações ambientais sobre as condições dos hospedeiros, dos ácaros e da relação entre eles que considerem a diversidade dos ácaros além da abundância (TSCHIRREN et al., 2007). Desta forma, no presente estudo nós vamos considerar esta interação como simbiótica, devido ao efeito negativo sobre o fitness das aves depender de condições específicas que ocasionam o aumento da abundância dos ácaros ou declínio do sistema imune das aves.

O fato dos ácaros serem sensíveis ao dessecamento em condições extremas de temperatura e precipitação, apresentando um aumento na taxa de mortalidade em temperaturas elevadas e em condições de baixa umidade atmosférica (GAEDE; KNULLE, 1987; PROCTOR, 2003), indica que o clima e as mudanças climáticas podem ter consequências diretas na diversidade e distribuição dos ácaros de pena. Diaz-Real et al. (2014) registrou um aumento da intensidade de infestação por ácaros, indicando que mudanças na temperatura influencia as interações entre aves e ácaros, podendo ocasionar consequências indiretas em ambos os grupos. Por exemplo, o aumento da intensidade de ácaros pode ocasionar o desgaste das penas das aves, que tem um importante papel na seleção sexual (PROCTOR; OWENS, 2000).

O efeito do clima e das mudanças climáticas também pode ocorrer de forma indireta nos ácaros (COLWELL; DUNN; HARRIS, 2012; DUNN et al., 2009; KEHOE et al., 2017; KOH et al., 2004), através do declínio da diversidade de aves e/ou da seleção de características dos hospedeiros, como massa corporal e sexo (JETZ; WILCOVE; DOBSON, 2007; NEWBOLD et al., 2013). Os efeitos das mudanças climáticas, diretos e indiretos, nas interações entre estes dois organismos podem ocasionar um desequilíbrio e/ou eventos de co-extinção, além de ter consequências para os ácaros também tem para seus hospedeiros, como a proliferação de fungos e bactérias que são tem sua abundância controlada pelos ácaros presentes nas penas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON-TEIXEIRA, K. J. et al. Altered dynamics of forest recovery under a changing climate. **Global Change Biology**, v. 19, n. 7, p. 2001–2021, 2013.
- ARAÚJO, M. B.; RAHBK, C. How Does Climate Change. **Ecology**, v. 313, n. 2006, p. 1396–1398, 2012.
- BLANCO, G.; TELLA, J. L. Feather mites on birds: costs of parasitism or conditional outcomes? **Journal of Avian Biology**, v. 32, p. 271–274, 2001.
- CARLSON, C. J. et al. Parasite biodiversity faces extinction and redistribution in a changing climate. **Science Advances**, v. 3, n. 9, 2017.
- COLWELL, R. K.; DUNN, R. R.; HARRIS, N. C. Coextinction and Persistence of Dependent Species in a Changing World. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 43, n. 1, p. 183–203, 2012.
- DABERT, J; MIRONOV, V. Origin and evolution of feather mites (Astigmata). **CEUR Workshop Proceedings**, v. 1225, n. August 2016, p. 41–42, 1999.
- DIAZ-REAL, J. et al. Repeatability of feather mite prevalence and intensity in passerine birds. **PLoS ONE**, v. 9, n. 9, p. 1–12, 2014.
- DINIZ-FILHO, J. A. F. et al. Null models and spatial patterns of species richness in South American birds of prey. **Ecology Letters**, v. 5, n. 1, p. 47–55, 2002.
- DOÑA, J. et al. Vertical transmission in feather mites: insights on its adaptive value: Vertical transmission in feather mites. **Ecological Entomology**, p. 1–8, 2017.
- DUNN, R. R. et al. The sixth mass coextinction: are most endangered species parasites and mutualists? **Proceedings of the Royal Society B**, v. 276, n. 1670, p. 3037–3045, 2009.
- ELLISON, A. M. Macroecology of mangroves: large-scale patterns and processes in tropical coastal forests. **Trees**, v. 16, p. 181–194, 2002.
- ESTES, J. A. et al. Trophic downgrading of planet Earth. **Science**, v. 333, n. 6040, p. 301–306, 2011.
- GAEDE, K.; KNULLE, W. Water Vapour Uptake from the Atmosphere and Critical Equilibrium Humidity of a Feather Mite. **Experimental & Applied Acarology**, v. 3, p.

45–52, 1987.

GALVÁN, I. et al. Feather mites (Acari: Astigmata) and body condition of their avian hosts: A large correlative study. **Journal of Avian Biology**, v. 43, n. 3, p. 273–279, 2012.

GASTON, K. J. Global patterns in biodiversity. **Nature**, v. 405, n. 6783, p. 220–7, 2000.

HAWKINS, B. A. et al. Energy, Water, and Broad-Scale Geographic Patterns of Species Richness. **Ecology**, v. 84, n. 12, p. 3105–3117, 2003.

HAWKINS, B. A. et al. Climate, Niche Conservatism, and the Global Bird Diversity Gradient. **The American Naturalist**, v. 170, n. S2, p. S16–S27, 2007.

HERNANDES, F. A.; PEDROSO, L. G. Two new feather mites of the genus *Protonyssus* Trouessart, 1916 (Acariformes: Xolalgidae) from Brazilian parakeets (Psittacidae), with a key to species. **International Journal of Acarology**, v. 1916, n. 1916, p. 1–8, 2016.

HILLERISLAMBERS, J. et al. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 43, n. 1, p. 227–248, 2012.

JETZ, W.; WILCOVE, D. S.; DOBSON, A. P. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. **PLoS Biology**, v. 5, n. 6, p. 1211–1219, 2007.

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

KEHOE, L. et al. Biodiversity at risk under future cropland expansion and intensification. **Nature Ecology & Evolution**, 2017.

KOH, L. P. et al. Species Coextinctions and the Biodiversity Crisis. **Science**, v. 305, n. 5690, p. 1632–1634, 2004.

LYONS, S. K.; WILLIG, M. R. Species Richness, Latitude, and Scale-Sensitivity. **Ecology**, v. 83, n. 1, p. 47–58, 2002.

MILLER, M. R.; WHITE, A.; BOOTS, M. The evolution of parasites in response to tolerance in their hosts: the good, the bad, and apparent commensalism. **Evolution**, v. 60, n. 5, p. 945–956, 2006.

NEWBOLD, T. et al. Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity. **Proc R Soc B**, v. 280, 2013.

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

NORRIS, K.; EVANS, M. R. Ecological immunology : life history trade-offs and immune defense in birds. **Behavioral Ecology**, v. 11, n. 1, p. 19–26, 2000.

PÉREZ-TRIS, J.; CARBONELL, R.; TELLERÍA, J. L. Parasites and the blackcap's tail: Implications for the evolution of feather ornaments. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 76, n. 4, p. 481–492, 2002.

PIANKA, E. R. Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. **The American Naturalist**, v. 100, n. 910, p. 33–46, 1966.

PROCTOR, H. C. FEATHER MITES (ACARI: ASTIGMATA): Ecology, Behavior, and Evolution. **Annual Review of Entomology**, v. 48, n. 1, p. 185–209, 2003.

PROCTOR, H.; OWENS, I. Mites and birds: Diversity, parasitism and coevolution. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 15, n. 9, p. 358–364, 2000.

RASMUSSEN, D. et al. The ozone-climate penalty: past, present, and future. **Environ Sci Technol**, v. 47, n. 24, p. 14258–4266, 2013.

REZENDE, E. L. et al. Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. **Nature**, v. 448, n. 7156, p. 925-U6, 2007.

ROCHA, C. F. .; BERGALLO, H. G.; BITTRNCOURT, E. B. More than just invisible inhabitants: parasites are important but neglected components of the biodiversity. **Zoologia**, v. 33, n. 3, 2016.

SEKERCIOGLU, C. H. Increasing awareness of avian ecological function. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 21, n. 8, p. 464–471, 2006.

SEKERCIOGLU, C. H.; PRIMACK, R. B.; WORMWORTH, J. The effects of climate change on tropical birds. **Biological Conservation**, v. 148, n. 1, p. 1–18, 2012.

- SNYDER, P. K.; DELIRE, C.; FOLEY, J. A. Evaluating the influence of different vegetation biomes on the global climate. **Climate Dynamics**, v. 23, n. 3–4, p. 279–302, 2004.
- STEVENS, G. C. The Latitudinal Gradient in Geographical Range: How so Many Species Coexist in the Tropics. **The American Naturalist**, v. 133, n. 2, p. 240–256, 1989.
- STEVENS, G. C. Extending Rapoport ' s rule t o Pacific marine fishes. **Journal of Biogeography**, v. 23, p. 149–154, 1996.
- SVENSSON, E. I.; RÅBERG, L. Resistance and tolerance in animal enemy-victim coevolution. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 25, n. 5, p. 267–274, 2010.
- TSCHIRREN, B. et al. Host condition and host immunity affect parasite fitness in a bird-ectoparasite system. **Functional Ecology**, v. 21, n. 2, p. 372–378, 2007.
- VALIENTE-BANUET, A. et al. Beyond species loss: The extinction of ecological interactions in a changing world. **Functional Ecology**, v. 29, n. 3, p. 299–307, 2014.
- VELLEND, M. Conceptual Synthesis in Community Community. **The Quarterly Review of Biology**, v. 85, n. 2, p. 183–206, 2010.
- WALTHER, G. et al. Ecological responses to recent climate change. **Nature**, v. 146, p. 389–395, 2002.
- WILLIG, M. R.; KAUFMAN, D. M.; STEVENS, R. D. Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, n. 1, p. 273–309, 2003.

DIVERSIDADE DE AVES SUPERA O CLIMA COMO UM PREDITOR GLOBAL
DE ÁCAROS DE PENA

AVIAN DIVERSITY OUTPERFORMS CLIMATE AS A GLOBAL DRIVER OF
FEATHER MITE DIVERSITY

Reginaldo A. F. Gusmão¹, Fabio A. Hernandez², Maurício Humberto Vancine³,
Luciano N. Naka⁴, Jorge Doña^{5,6}, Thiago Gonçalves-Souza⁷

¹ Programa de Pós-Graduação em Etnobiologia e Conservação da Natureza, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua Dom Manuel de Medeiros, s/n, Dois Irmãos - CEP: 52171-900, Recife, PE, Brasil. Telefone:813320-6304, e-mail: reginaldof.gusmao@gmail.com.

² Departamento de Zoologia, Pós-doutorando da Universidade Estadual Paulista (UNESP).

³ Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Departamento de Ecologia, Laboratório de Análise e Síntese em Biodiversidade, Rio Claro, SP, Brasil.

⁴ Departamento de Zoologia, Laboratório de ecologia, sistemática e evolução de aves, Universidade Federal de Pernambuco, PE, Brasil.

⁵ AllGenetics & Biology SL, Edificio CICA, Campus de Elviña s/n, 15008 A Coruña, Spain

⁶ Illinois Natural History Survey, Prairie Research Institute, University of Illinois at Urbana5 Champaign, 1816S. Oak St., Champaign, Illinois 61820, USA.

⁷ Professor Adjunto do Departamento de Biologia, Laboratório de Síntese Ecológica e Conservação da Biodiversidade, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, PE, Brasil.

Running title: Biotic outperforms abiotic as a global driver

Resumo

Objetivo: A importância simultânea de fatores abióticos e bióticos como determinantes da distribuição das espécies em todo globo ainda é pouco compreendida, principalmente para grupos dependentes de hospedeiros. Neste estudo, consideramos ambos os fatores para determinar um novo padrão de distribuição global de simbioses, divergindo de abordagens tradicionais da macroecologia. Desta forma, buscamos identificar o efeito clima e riqueza de hospedeiros na distribuição global de simbioses, destacando a importância relativa do clima e da riqueza de aves em determinar a distribuição da diversidade alfa de ácaros de penas em diferentes regiões biogeográficas.

Localização: Global.

Período de tempo: De 1882 a 2017.

Táxon principal do estudo: Ácaros de Pena e Aves.

Métodos: Usamos uma base de dados de interações aves-ácaros de pena e um levantamento bibliográfico para elaborar modelos estatísticos visando explicar o efeito do clima e riqueza de aves na diversidade alfa de ácaros. Posteriormente, usamos os modelos criados para prever o padrão de distribuição global de ácaros e a importância relativa do clima e da diversidade de aves entre as regiões biogeográficas.

Resultados: As regiões tropicais apresentam maior diversidade de ácaros explicada pela maior riqueza de aves, estabilidade climática, taxa de precipitação e energia. A riqueza de aves apresenta um efeito dez vezes maior do que as variáveis climáticas, explicando 66% do padrão de distribuição global dos ácaros. A intensidade e a sazonalidade da precipitação foram as principais variáveis abióticas, explicando 10% da riqueza de ácaros. Apesar das variáveis climáticas preverem menos da diversidade global de ácaros em relação a diversidade de aves, nas regiões tropicais a importância relativa do clima é ainda mais inferior do que de fatores bióticos.

Principais conclusões: Nós demonstramos que a diversidade global de ácaros é determinada prioritariamente pela diversidade de hospedeiro e, em menor intensidade, pela precipitação. Ainda mais importante, os padrões macroecológicos não foram explicados igualmente em regiões tropicais e temperadas, uma vez que a importância relativa de fatores bióticos e abióticos variou entre as regiões biogeográficas. Desta forma, a forte associação entre aves e ácaros em escala global eleva a preocupação com o potencial de coextinção destas interações, uma vez que a redução global da diversidade de aves pode causar extinções em cascata de simbioses. Como resultados, argumentamos que modelos macroecológicos incluam interações bióticas para compreender futuros cenários de declínio de diversidade e mudanças climáticas.

Palavras-chave: Coevolução; Hospedeiro-simbionte; Interação; Macroecologia; Simbiose.

1. INTRODUÇÃO

A diversidade de espécies está distribuída de forma heterogênea no globo, apresentando áreas com maior diversidade, sendo as variações espaciais no clima, produtividade e topografia são consideradas responsáveis por esta heterogeneidade (Gaston, 2000; Rangel *et al.*, 2018). Em uma escala global, a temperatura e a precipitação são consideradas as principais variáveis explicativas do padrão de distribuição das espécies, afetando a diversidade de espécies de plantas, assim como a biomassa disponível nos sistemas, e portanto favorecendo toda cadeia trófica (Wright, 1983; Gaston, 2000). Além das variáveis climáticas, interações biológicas como predação, mutualismo e competição podem determinar a distribuição das espécies (HilleRisLambers *et al.*, 2012; Early & Keith, 2019). Desta forma, os padrões de distribuição das espécies são determinados pelos fatores abióticos e bióticos que atuam, simultaneamente, como filtros determinando a estrutura das comunidades de espécies (Vellend, 2010; HilleRisLambers *et al.*, 2012).

Os fatores abióticos (clima) podem ainda atuar como moderador dos fatores bióticos (interações) entre diversos táxons, através de mudanças na frequência e força das interações bióticas (Castro-Insua *et al.*, 2018; Romero *et al.*, 2018; Early & Keith, 2019). Por exemplo, altas temperaturas podem reduzir o sucesso de captura de presas por vertebrados (Woodroffe *et al.*, 2017; Early & Keith, 2019) ou aumentar a força da predação por artrópodes (Romero *et al.*, 2018), o que pode causar desajustes na distribuição espacial ou na fenologia de espécies interagindo (HilleRisLambers *et al.*, 2012; Early & Keith, 2019). Assim, compreender como interações respondem às mudanças climáticas, e as consequências destas mudanças na distribuição global das espécies é uma das principais questões da macroecologia (Early & Keith, 2019; McGill, 2019). Entretanto, poucos estudos investigaram estes dois processos simultaneamente e a relação entre eles em escala global devido às limitações em se obter dados (Valiente-Banuet *et al.*, 2014; Romero *et al.*, 2018; Early & Keith, 2019).

Diversos estudos têm demonstrado que mudanças climáticas do Antropoceno, e.g. aumento na temperatura e mudanças extremas de precipitação (Fischer & Knutti, 2015), podem causar declínio da diversidade de espécies de vários grupos taxonômicos e a consequência homogeneização biótica (Araújo & Rahbek, 2012; Hautier *et al.*, 2015). Sendo estes efeitos agravados pela perda de interações bióticas (Koh *et al.*, 2004; Dunn *et al.*, 2009), mas pouco se sabe sobre as consequências diretas e indiretas da

perda de interações na distribuição das espécies (Colwell *et al.*, 2012; Valiente-Banuet *et al.*, 2014), negligenciando o papel da variação climática sobre as interações bióticas que podem gerar, por exemplo, eventos de coextinção (Colwell *et al.*, 2012; Romero *et al.*, 2018) e host-switching (Hoberg & Brooks, 2008; Araujo *et al.*, 2015).

As mudanças climáticas podem afetar indiretamente a distribuição de espécies dependentes através da extinção de uma espécie tem consequências para espécies dependentes de hospedeiros (interações simbiotes) ou que são controladas por predadores/parasitas (interações antagonísticas), podendo levar essas espécies a extinção (coextinção), dependendo da força destas interações (Estes *et al.*, 2011; Bregman *et al.*, 2015) que é influenciada pela especificidade da interação (Koh *et al.*, 2004), características dos hospedeiros (e.g., história evolutiva: Rezende *et al.*, 2007; Colwell *et al.*, 2012) e das comunidades (e.g., riqueza de espécies: Koh *et al.*, 2004). Por exemplo, Na associação entre ácaros e aves, estimativas recentes sugerem que as mudanças climáticas provoquem um declínio de 19% na diversidade de ácaros (Carlson *et al.*, 2017). Entretanto, a maioria dos modelos não consideram os fatores bióticos (Early & Keith, 2019) e sabe-se que algumas aves apresentam dezenas de espécies de ácaros associados (Pérez, 1997), desse modo, a expectativa de declínio superior a 50% da diversidade de aves ainda neste século (Jetz *et al.*, 2007) sugerindo que a perda de espécies de ácaros pode ser ainda maior do que o previsto se incluirmos tanto fatores bióticos quanto abióticos.

Além disso, as mudanças climáticas podem influenciar diretamente organismos dependentes e ocasionar fenômenos de host-switching (Hoberg & Brooks, 2008; Araujo *et al.*, 2015), que é um componente fundamental em processos de coevolução de simbiotes (Doña *et al.*, 2017a,b). Este processo é considerado o principal responsável pela diversificação de ácaros de penas, sendo geralmente colonizado hospedeiros próximos filogeneticamente devido a elevada especificidade da interação (Doña *et al.*, 2017a,b). Assim, o host-switching tem um papel fundamental no padrão de distribuição e extinção desses organismos, por exemplo, os ácaros de pena podem alterar sua área de distribuição através da colonização bem-sucedida de um novo hospedeiro, quando submetidos a condições climáticas de elevado estresse abiótico, visando encontrar condições mais favoráveis para a sobrevivência e, conseqüentemente, gerando um forte efeito macroevolutivo na diversidade de ácaros de penas (Doña *et al.*, 2017a).

De fato, os ácaros de penas (Arachnida: Acariformes: Astigmata) apresentam uma forte relação evolutiva com as aves, evidenciada por numerosas adaptações morfológicas, tais como modificações nas cerdas para se fixarem às penas e pela elevada especificidade entre as espécies (Proctor, 2003). Alguns estudos buscam compreender como a estrutura da comunidade de aves, como riqueza e composição, determinam a montagem das comunidades de ácaros (Galván *et al.*, 2012; Doña *et al.*, 2017a). Por exemplo, Doña *et al.* 2017a aponta que variações na composição de aves está relacionada com o turnover em comunidades de ácaros. Além disso, as interações entre aves e ácaros também pode ser afetadas pelo clima de diversas formas, como o aumento da intensidade (Diaz-Real *et al.*, 2014) e declínio da riqueza de espécies de ácaros devido a dessecamento quando submetidos a condições extremas de temperatura e precipitação (Gaede & Knulle, 1987; Proctor, 2003). No entanto, a abordagem atual não considera que as variações dos fatores abióticos atuam como moderadores das interações através da alocação de recursos, uma vez que podem levar a um declínio da aptidão, abundância e mudanças na comunidade de hospedeiros para suportar as mudanças ambientais e, conseqüentemente, afetando as espécies dependentes (Proctor & Owens, 2000; Early & Keith, 2019).

Neste estudo, investigamos como fatores abióticos (clima) e bióticos (diversidade de aves) determinam a diversidade α de ácaros de pena em escala global. Nossas predições são: (i) A riqueza de ácaros está correlacionada positivamente a de seu hospedeiro e apresenta uma maior importância relativa do que variáveis climáticas devido à forte relação evolutiva existente entre os dois grupos; desse modo, regiões com maior diversidade de aves irão apresentar maior riqueza de ácaros; (ii) devido à sensibilidade ao dessecamento às variáveis climáticas, como temperatura e precipitação, a diversidade α de ácaros é maior em regiões de condições climáticas intermediárias.

2. MÉTODOS

2.1 Banco de dados: Associação entre aves e ácaros de pena

Nós utilizamos a base de dados compilada por Doña *et al.* (2016), contendo registros da interação entre aves e ácaros de pena (daqui em diante referido somente como ácaros) em 147 países em todo o globo, publicados entre 1882 e 2015. Esta base de dados inclui 12,036 registros de 1,887 espécies de ácaros associados a 2,234 espécies de aves. Nós utilizamos somente os registros que atendiam aos seguintes critérios: (i) registros da associação ácaro-ave que estão bem estabelecidos na literatura e

considerados de alta qualidade (Doña *et al.*, 2016), (ii) estudos que apresentaram o esforço amostral (número de aves amostradas) e localidade (coordenadas geográficas).

Além disso, foi realizada a busca em periódicos (Scopus e Web of Science), visando a complementação da base com artigos publicadas nos anos de 2016 e 2017. Para a nova busca, utilizamos as seguintes palavras-chaves: “feather mite” AND “bird”, “mite” AND “bird”, “ectoparasite” AND “bird” (Apêndice S1). Os artigos encontrados nessa nova busca também seguiram os critérios i e ii. Desta forma, nossos registros variam de 68° S a 78°N graus de latitude (16.739,39 km), e de 179°O a 179°L graus de longitude (18.063,85 km).

2.2. Variáveis preditoras e espaciais

Os dados da média histórica das variáveis climáticas foram obtidos através do WordClim2 (Fick & Hijmans, 2017) e ENVIREM (Title & Bemmels, 2018). Os dados utilizados do WordClim2 e ENVIREM possuem diferentes resoluções, mas todos foram adequados à resolução das células de 0.5°(~55km²), por questões de limitações computacionais. Os dados foram categorizados em três grupos: temperatura, precipitação e energia (Tabela S1).

Para efetivamente entender o (possível) efeito espacial sobre riqueza e dissimilaridade das comunidades de ácaros, realizamos uma análise espacial “Distance-based Moran’s eigenvector analysis” (dbMEM), a qual utiliza as coordenadas das localidades (latitude e longitude). Assim, o dbMEM fornece vetores espaciais (“Moran’s eigenvector maps - MEMs) que representam a menor distância que conecta as localidades e com maior autocorrelação (Dray *et al.*, 2012). Os MEMs iniciais representam padrões espaciais em grande escala, enquanto os MEMs finais estão relacionados a uma escala mais fina (dentro da mesma localidade ou entre localidades próximas). Por visarmos a resposta em escala global, utilizamos o primeiro e segundo MEM como proxy de variável espacial (Dray *et al.*, 2012).

2.3. Potenciais vieses

A utilização de bases de dados apresenta alguns vieses intrínsecos, assim como Doña *et al.* (2017) apontam na utilização da mesma base de dados, tais como problemas na identificação das espécies e heterogeneidade dos esforços amostrais. No entanto, a taxonomia dos ácaros e a base de dados utilizada são bem robustos, com poucas

espécies crípticas (Doña *et al.*, 2016). Visando mitigar este efeito, escolhemos utilizar os registros de alta qualidade, evitando erros de coleta, como contaminação e de identificação.

Em relação à heterogeneidade dos esforços amostrais na base de dados, Doña *et al.* (2017) afirmam que a variação no esforço amostral não tem efeito significativo ao calcular a especificidade de hospedeiro das quatro famílias de ácaros mais registradas no banco de dados. Todavia, selecionamos apenas os registros que apresentaram esforço amostral ($n \geq 35$ indivíduos de aves). Finalmente, os dados de riqueza foram comparados utilizando a rarefação (interpolação e extrapolação) para evitar conclusões enviesadas pelo esforço amostral (veja no item a seguir).

2.4. Análise de dados

Nós construímos uma PCA (“Principal Component Analysis”) para as variáveis climáticas (temperatura, precipitação e energia) para reduzir a multicolinearidade entre as variáveis. Nós utilizamos o primeiro e segundo eixos dessas PCAs. Especificamente, os eixos da temperatura tPC1 e tPC2 explicaram, respectivamente, 71 e 13% da variação; para precipitação pPC1 e pPC2 explicaram 60 e 24% da variação, e energia ePC1 e ePC2 explicaram 41 e 26% da variação, respectivamente. Os primeiros e segundos eixos das variáveis climáticas (precipitação, temperatura e energia) representaram, respectivamente, a média e a sazonalidade das variáveis em cada localidade (Tabela S2).

Para testar a importância relativa da diversidade de aves e do clima sobre a diversidade de ácaros, realizamos uma rarefação da riqueza de ácaros e aves. Baseamos a rarefação na frequência de incidência e na riqueza de espécies por estarmos usando dados de presença/ausência (Chao *et al.*, 2014; Hsieh *et al.*, 2016). A rarefação foi necessária para lidar com localidades que apresentaram esforço amostral distintos, o que restringe uma comparação precisa entre diferentes comunidades. A riqueza de espécies é sensível às diferenças no esforço amostral, uma vez que as amostragens são incompletas, apresentando falsas ausências (Gotelli & Colwell, 2001). Assim, através da rarefação podemos obter a riqueza interpolada (i.e., riqueza predita para a localidade com menor esforço amostral) e extrapolada de aves (i.e., riqueza predita para a localidade com maior esforço amostral) e ácaros, minimizando o viés do esforço amostral (Chao *et al.*, 2014). Então, utilizamos os valores interpolados (esforço amostral = 35 indivíduos) e extrapolados (esforço amostral = 2615 indivíduos) como variáveis

dependentes nos modelos abaixo. O número de indivíduos de aves coletados foi usado para a rarefação da riqueza de aves e foi considerado como esforço amostral para a rarefação da riqueza de ácaros.

Nós utilizamos um “*Generalized Additive Models*” (GAM), com família de distribuição considerada como Gaussiana, para gerar o melhor modelo estatístico que explicasse o efeito das variáveis climáticas (PC1 e PC2) e da diversidade alfa de hospedeiros (riqueza interpolada ou extrapolada de aves) sobre a diversidade alfa de ácaros (riqueza interpolada ou extrapolada de aves). Utilizamos o GAM por esperar uma forte relação não linear entre a diversidade de ácaros e algumas variáveis independentes (Guisan *et al.*, 2002). Através do Critério de Seleção de Akaike (AIC), realizamos a simplificação de modelos (com a função `anova.gam` do pacote `mgcv`: Wood, 2011) para obter o melhor modelo:

Interpolated	
M1	$\text{ric_mites} \sim s(\text{lat}, \text{lon}) + \text{pPC1} + \text{pPC2} + \text{tPC1} + \text{tPC2} + \text{ePC1} + \text{ePC2} + \text{ric_birds}$
⋮	⋮
M4	$\text{ric_mites} \sim s(\text{lat}, \text{lon}) + s(\text{pPC1}) + \text{pPC2} + \text{ePC2} + \text{ric_birds}$
Extrapolated	
M1	$\text{ric_mites} \sim s(\text{lat}, \text{lon}) + \text{pPC1} + \text{pPC2} + \text{tPC1} + \text{tPC2} + \text{ePC1} + \text{ePC2} + \text{ric_birds}$
⋮	⋮
M3	$\text{ric_mites} \sim s(\text{pPC1}) + \text{pPC2} + \text{tPC2} + \text{ric_birds}$

Visando identificar a importância relativa de cada variável significativa sobre a riqueza de ácaros, utilizamos uma análise de comunalidade (Nimon & Reio, 2011). Esta análise, ajuda a decompor a variância explicada pelo espaço (latitude e longitude), clima e riqueza de aves, identificando a variável preditora que tem maior efeito sobre o padrão de distribuição dos ácaros.

2.5. Modelo Preditivo

Tomando como base os modelos criados para explicar a riqueza de ácaros, realizamos a extrapolação da distribuição da diversidade de ácaros no mundo. Nós utilizamos os melhores modelos que obtivemos acima (Interpolated- M4 e Extrapolated- M3) para estimar a riqueza global de ácaros. Este modelo preditivo utilizou os dados climáticos (WorldClim e ENVIREM) e a riqueza de aves global (extraídos da BirdLife através da soma dos shapes de distribuição de cada espécie, gerando um mapa de

riqueza de aves global: supporting information figura s1) como variáveis preditoras para cada célula em 25.200 grids de ~0.5 (~55 km) de resolução no globo. A função `predict.gam` estima, então, o valor da riqueza global em cada um dos grids tendo como base os dois melhores modelos (chamados de modelo global, uma vez que incluem todas as variáveis preditoras). Visando identificar qual fator (abiótico ou biótico) é mais determinante nas diferentes regiões biogeográficas, centralizamos as variáveis preditoras (média 0 e desvio padrão 1) e resposta (riqueza interpolada e extrapolada) do modelo global e geramos dois novos modelos simplificados: (1) modelo biótico: contendo somente a riqueza de aves, mas com as variáveis climáticas igualadas ao valor médio ($\mu = 0$); (2) modelo abiótico: contendo as variáveis climáticas, mas com a riqueza de espécies igualadas ao valor médio ($\mu = 0$).

Após a obtenção modelo global e dos dois modelos simplificados, calculamos os ajustes dos modelos simplificados em relação ao modelo global subtraindo o ajuste do modelo abiótico pelo modelo biótico. Resultados positivos na diferença entre os modelos indicam melhor ajuste do modelo abiótico, ao passo que valores negativos representam melhor ajuste do modelo biótico. Na elaboração dos mapas, a variação da variável resposta foi padronizada entre zero e um

Todas as análises foram realizadas no ambiente R (R Core Team, 2015) com os seguintes pacotes: “`adespatial`” (Dray *et al.*, 2018), “`Vegan`” (Philip, 2003), `iNEXT` (Hsieh *et al.*, 2016) and `mgvc` (Wood, 2001).

3. RESULTADOS

Após filtrar os registros existentes em Doña *et al.* (2016) e realizar a complementação da base de dados com a busca de literatura, registramos 769 ocorrências de ácaros e aves em 42 localidades, distribuídas em 6 continentes no globo com 376 ocorrências de aves e 393 de ácaros de penas. A riqueza interpolada e extrapolada de aves variou, respectivamente, de 1 a 5 e de 2 a 71 espécies. Já a riqueza de ácaros variou de 1 a 7 e de 2 a 98 espécies, interpolada e extrapolada, respectivamente, por localidade. Em decorrência da concentração do esforço amostral em determinadas localidades os vetores espaciais apresentaram forte influência sobre a riqueza interpolada ($F = 157.66$, $p < 0.01$, Tabela 2) e, desta forma, os resultados são apresentados para a riqueza interpolada e extrapolada.

A riqueza de aves foi o principal fator determinante do padrão de distribuição global das espécies de ácaros, fazendo com que ambos os grupos apresentem uma distribuição similar (Figura 1). Este efeito foi o mais importante tanto para a riqueza interpolada ($t = 33.98$, $p < 0.01$, tabela 2) quanto extrapolada ($t = 11.610$, $p < 0.01$, tabela 2). Os resultados indicam que para cada espécie de ave existem duas espécies de ácaros (para riqueza interpolada e riqueza extrapolada) (Figura 2).

O efeito da diversidade de aves sobre a riqueza de ácaros foi, em média, dez vezes maior que o efeito das variáveis ambientais, explicando cerca de 66% da variação global na diversidade alfa (Figura 3). No entanto, a energia e precipitação foram importantes condições climáticas para distribuição da diversidade de ácaros. Porém, a temperatura não afetou a riqueza de ácaros ($PC1$, $t = - 1.29$, $p = 0.20$, Tabela 2). Especificamente, regiões com menor variação anual de energia, como a região tropical, apresentaram uma maior riqueza de ácaros do que áreas mais instáveis ($ePC2$, $t = 2.15$, $p = 0.05$). A precipitação média anual e a sazonalidade da precipitação explicaram cerca de ~10% da variação na diversidade alfa de ácaros (Figura 3). Dessa forma, regiões com condições extremas de precipitação, como desertos e regiões polares, tendem a apresentar menor diversidade de ácaros do que regiões intermediárias ($pPC1$, $F = 7.66$, $p = 0.01$, Figura 2). Além disso, regiões com precipitação mais instável possuem menor diversidade de ácaros, seja para a riqueza interpolada ($pPC2$, $t = - 3.82$, $p < 0.01$, Figura 2) ou extrapolada ($pPC2$, $t = - 2.06$, $p < 0.01$).

O modelo global do GAM prediz maior diversidade de ácaros na região tropical tanto para os dados de riqueza interpolados quanto os extrapolados. Regiões com maior riqueza de aves, precipitação e incidência de energia, bem como maior estabilidade de energia e precipitação apresentaram maior diversidade de ácaros (Figura 4). Porém, encontramos que os modelos biótico e abiótico preveem regiões distintas com alta diversidade de ácaros. Ao passo que modelos bióticos sugerem alta diversidade de ácaros em regiões tropicais, modelos abióticos preveem picos de diversidade em alguns “hotspots” na região temperada (Figura 4).

4. DISCUSSÃO

O papel das interações bióticas na distribuição das espécies e sua importância relativa em relação ao clima ainda é pouco compreendido na macroecologia, principalmente para interações com espécies simbiotes (Vaughn *et al.*, 2000; Early &

Keith, 2019). Até onde sabemos, demonstramos pela primeira vez o padrão global de diversidade de ácaros de pena. Ainda mais importante, trouxemos evidências de que a diversidade de aves é o principal preditor global da diversidade de ácaros e, além disso, tem maior poder preditivo em regiões tropicais. O clima, por sua vez, determinou a diversidade de ácaros principalmente em regiões temperadas. Dessa forma, esses resultados trazem novos insights para a teoria macroecológica, uma vez que demonstra que a importância relativa de fatores bióticos e abióticos variam entre as regiões geográficas (tropical ou temperada).

Nossos resultados demonstram que os fatores bióticos, como a diversidade de aves, são fundamentais para determinar a distribuição de espécies na região tropical. Isso reforça uma questão recente da macroecologia, que postula que espécies de regiões tropicais apresentam maior influência das interações bióticas do que regiões temperadas (Romero *et al.*, 2018; Early & Keith, 2019). A forte relação nos padrões de riqueza de espécies de diferentes grupos biológicos é um fenômeno conhecido, principalmente para relações antagônicas, como predação e competição (Roslin *et al.*, 2017; Romero *et al.*, 2018; Early & Keith, 2019). Nesse estudo, demonstramos que este padrão está presente em relações simbióticas e apresentam maior importância relativa, possivelmente, devido a história de vida dos organismos ou especificidade das interações. De fato, estudos anteriores sugerem que ácaros de pena apresentam alta especificidade das interações e uma forte relação coevolutiva com as aves (Proctor, 2003; Doña *et al.*, 2017b)

Além da diversidade de aves, nós registramos que a precipitação e energia são as principais variáveis ambientais responsáveis pela distribuição dos ácaros. Assim, regiões com precipitação intermediária (sem condições extremas) e distribuição pouco sazonal de chuvas (baixa sazonalidade) são apontadas como mais diversas. Apesar destas precipitação e energia serem apontadas como principais variáveis climáticas responsáveis pelo padrão de distribuição de outros táxons (Gaston, 2000; Hawkins *et al.*, 2003), neste trabalho foi analisada pela primeira vez a importância relativa do clima no padrão de distribuição global da diversidade alfa em relações simbióticas. Esta sensibilidade está associada ao risco de dessecamento que é menor em regiões de elevada precipitação e com menores variações climáticas (Gaede & Knulle, 1987; Proctor, 2003). Desta forma, considerando os cenários de mudanças climáticas, aumento de condições extremas de precipitação e da variação climática, este grupo apresenta um elevado risco de extinção (Fischer & Knutti, 2015; Carlson *et al.*, 2017). Além disso, e

talvez mais preocupante, a relação linear positiva entre a diversidade de aves e ácaros demonstrada aqui reforça a preocupação com as coextinções. Desse modo, uma vez que estudos anteriores preveem uma redução superior a 50% de espécies de aves até 2100 (Jetz *et al.*, 2007), a diversidade de ácaro pode reduzir drasticamente se combinarmos a mudança climática e a redução da diversidade de aves. Nós sugerimos que estudos futuros busquem compreender a resposta destes grupos em cenários futuros de mudança climática e declínio da diversidade dos hospedeiros.

Nossos resultados reforçam a maior importância de fatores bióticos em relação a fatores abióticos (precipitação, energia e temperatura) na distribuição global de espécies simbiotes. Além disso, fatores bióticos e abióticos podem prever a diversidade de espécies simbiotes de maneira diferenciada entre regiões (tropical e temperada). Esses resultados reforçam a necessidade de incluir interações bióticas para melhorar o poder preditivo de modelos macroecológicos (veja, por exemplo, Louthan *et al.*, 2015 e Staniczenko *et al.*, 2017). Assim, argumentamos que estudos que visam entender como a distribuição global de espécies e suas respostas às mudanças climáticas previstas para cenários futuros devem considerar as interações bióticas. Desta forma, há a necessidade de estudos que busquem compreender os efeitos diretos (via redução da diversidade de qualquer grupo animal/vegetal) e indiretos (via mudanças nas interações interespecíficas) das mudanças climáticas na diversidade de espécies simbiotes.

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superiores (CAPES), pela concessão da bolsa de mestrado.

REFERÊNCIAS

- Araújo, M.B. & Rahbek, C. (2012) How Does Climate Change. *Ecology*, **313**, 1396–1398.
- Araujo, S.B.L., Braga, M.P., Brooks, D.R., Agosta, S.J., Hoberg, E.P., von Hartenthal, F.W. & Boeger, W.A. (2015) Understanding Host-Switching by Ecological Fitting. *Plos One*, **10**.
- Baselga, A. & Orme, C.D.L. (2012) Betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 808–812.

- Bregman, T.P., Lees, A.C., Seddon, N., Macgregor, H.E.A., Darski, B., Aleixo, A., Bonsall, M.B. & Tobias, J.A. (2015) Species interactions regulate the collapse of biodiversity and ecosystem function in tropical forest fragments. *Ecology*, **96**, 2692–2704.
- Carlson, C.J., Burgio, K.R., Dougherty, E.R., Phillips, A.J., Bueno, V.M., Clements, C.F., Castaldo, G., Dallas, T.A., Cizauskas, C.A., Cumming, G.S., Doña, J., Harris, N.C., Jovani, R., Mironov, S., Muellerklein, O.C., Proctor, H.C. & Getz, W.M. (2017) Parasite biodiversity faces extinction and redistribution in a changing climate. *Science Advances*, **3**.
- Castro-Insua, A., Gómez-Rodríguez, C., Svenning, J.C. & Baselga, A. (2018) A new macroecological pattern: The latitudinal gradient in species range shape. *Global Ecology and Biogeography*, **27**, 357–367.
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K. & Ellison, A.M. (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, **84**, 45–67.
- Colwell, R.K., Dunn, R.R. & Harris, N.C. (2012) Coextinction and Persistence of Dependent Species in a Changing World. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **43**, 183–203.
- Díaz-Real, J., Serrano, D., Pérez-Tris, J., Fernández-González, S., Bermejo, A., Calleja, J.A., De La Puente, J., De Palacio, D., Martínez, J.L., Moreno-Opo, R., Ponce, C., Frías, Ó., Tella, J.L., Møller, A.P., Figuerola, J., Pap, P.L., Kovács, I., Vágási, C.I., Meléndez, L., Blanco, G., Aguilera, E., Senar, J.C., Galván, I., Atiénzar, F., Barba, E., Cantó, J.L., Cortés, V., Monrós, J.S., Piculo, R., Vögeli, M., Borrás, A., Navarro, C., Mestre, A. & Jovani, R. (2014) Repeatability of feather mite prevalence and intensity in passerine birds. *PLoS ONE*, **9**, 1–12.
- Doña, J., Proctor, H., Mironov, S., Serrano, D. & Jovani, R. (2016) Global associations between birds and vane-dwelling feather mites. *Ecology*, **97**, 3242.
- Doña, J., Proctor, H., Mironov, S., Serrano, D. & Jovani, R. (2017a) Host specificity, infrequent major host switching and the diversification of highly host-specific symbionts: The case of vane-dwelling feather mites. *Global Ecology and*

Biogeography, 1–11.

- Doña, J., Sweet, A.D., Johnson, K.P., Serrano, D., Mironov, S. & Jovani, R. (2017b) Cophylogenetic analyses reveal extensive host-shift speciation in a highly specialized and host-specific symbiont system. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **115**, 190–196.
- Dray, S., Bauman, D., Blanchet, G., Borcard, D., Clappe, S., Guenard, G., Jombart, T., Larocque, G., Legendre, P., Madi, N. & Wagner, H.H. (2018) *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis*.
- Dray, S., Péliissier, R., Couteron., P., Fortin, M.-J., Legendre, P., Peres-Neto, P.R., Bellier, E., Bivand, R., Blanchet, F.G., Cáceres, M. DE, Dufour, A.-B., Heegaard, E., Jombart, T., Munoz, F., Oksanen, J., Thioulouse, J. & Wagner, H.H. (2012) Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis S. *Ecological Monographs*, **82**, 257–275.
- Dunn, R.R., Harris, N.C., Colwell, R.K., Koh, L.P. & Sodhi, N.S. (2009) The sixth mass coextinction: are most endangered species parasites and mutualists? *Proceedings of the Royal Society B*, **276**, 3037–3045.
- Early, R. & Keith, S.A. (2019) Geographically variable biotic interactions and implications for species ranges. *Global Ecology and Biogeography*, **28**, 42–53.
- Estes, J.A., Terborgh, J., Brashares, J.S., Power, M.E., Berger, J., Bond, W.J., Carpenter, S.R., Essington, T.E., Holt, R.D., Jackson, J.B.C., Marquis, R.J., Oksanen, L., Oksanen, T., Paine, R.T., Pickett, E.K., Ripple, W.J., Sandin, S. a, Scheffer, M., Schoener, T.W., Shurin, J.B., Sinclair, A.R.E., Soulé, M.E., Virtanen, R. & Wardle, D. a (2011) Trophic downgrading of planet Earth. *Science*, **333**, 301–306.
- Fick, S.E. & Hijmans, R.J. (2017) WorldClim 2 : new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **37**, 4302–4315.
- Fischer, E.M. & Knutti, R. (2015) Anthropogenic contribution to global occurrence of heavy-precipitation and high-temperature extremes. *Nature Climate Change*, **5**, 560–564.

- Gaede, K. & Knulle, W. (1987) Water Vapour Uptake from the Atmosphere and Critical Equilibrium Humidity of a Feather Mite. *Experimental & Applied Acarology*, **3**, 45–52.
- Galván, I., Aguilera, E., Atiénzar, F., Barba, E., Blanco, G., Cantó, J.L., Cortés, V., Frías, Ó., Kovács, I., Meléndez, L., Moller, A.P., Monrós, J.S., Pap, P.L., Piculo, R., Senar, J.C., Serrano, D., Tella, J.L., Vágási, C.I., Vogeli, M. & Jovani, R. (2012) Feather mites (Acari: Astigmata) and body condition of their avian hosts: A large correlative study. *Journal of Avian Biology*, **43**, 273–279.
- Gaston, K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220–7.
- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, **4**, 379–391.
- Guisan, A., Jr, T.C.E. & Hastie, T. (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, **15**, 89–100.
- Hautier, Y., Tilman, D., Isbell, F., Seabloom, E.W., Borer, E.T. & Reich, P.B. (2015) Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability via biodiversity. *Science*, **348**, 336–339.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D.J., Guégan, J.-F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E. & Turner, J.R.G. (2003) Energy, Water, and Broad-Scale Geographic Patterns of Species Richness. *Ecology*, **84**, 3105–3117.
- HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M. & Mayfield, M.M. (2012) Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **43**, 227–248.
- Hoberg, E.P. & Brooks, D.R. (2008) A macroevolutionary mosaic: Episodic host-switching, geographical colonization and diversification in complex host-parasite systems. *Journal of Biogeography*, **35**, 1533–1550.
- Hsieh, T.C., Ma, K.H. & Chao, A. (2016) iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, **7**, 1451–1456.

- Jetz, W., Wilcove, D.S. & Dobson, A.P. (2007) Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biology*, **5**, 1211–1219.
- Koh, L.P., Dunn, R.R., Sodhi, N.S., Colwell, R.K., Proctor, H.C. & Smith, V.S. (2004) Species Coextinctions and the Biodiversity Crisis. *Science*, **305**, 1632–1634.
- Louthan, A.M., Doak, D.F. & Angert, A.L. (2015) Where and When do Species Interactions Set Range Limits? *Trends in Ecology and Evolution*, **30**, 780–792.
- McGill, B.J. (2019) The what, how and why of doing macroecology. *Global Ecology and Biogeography*, **28**, 6–17.
- Nimon, K. & Reio, T.G. (2011) Regression commonality analysis: A technique for quantitative theory building. *Human Resource Development Review*, **10**, 329–340.
- Pérez, T.M. (1997) Eggs of feather mite congeners (acarina: Pterolichidae, xolalgidae) from different species of new world parrots (aves, psittaciformes). *International Journal of Acarology*, **23**, 103–106.
- Philip, D. (2003) Computer program review VEGAN , a package of R functions for community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 927–930.
- Proctor, H. & Owens, I. (2000) Mites and birds: Diversity, parasitism and coevolution. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 358–364.
- Proctor, H.C. (2003) FEATHER MITES (ACARI: ASTIGMATA): Ecology, Behavior, and Evolution. *Annual Review of Entomology*, **48**, 185–209.
- Rangel, T.F., Edwards, N.R., Holden, P.B., Diniz-Filho, J.A.F., Gosling, W.D., Coelho, M.T.P., Cassemiro, F.A.S., Rahbek, C. & Colwell, R.K. (2018) Modeling the ecology and evolution of biodiversity: Biogeographical cradles, museums, and graves. *Science*, **361**.
- Rezende, E.L., Lavabre, J.E., Guimaraes Jr., P.R., Jordano, P. & Bascompte, J. (2007) Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature*, **448**, 925-U6.
- Romero, G.Q., Gonçalves-Souza, T., Kratina, P., Marino, N.A.C., Petry, W.K., Sobral-Souza, T. & Roslin, T. (2018) Global predation pressure redistribution under future climate change. *Nature Climate Change*, **8**.

- Roslin, T., Andrew, N.R., Asmus, A., Barrio, I.C., Basset, Y. & Al., E. (2017) Higher predation risk for insect prey at low latitudes and elevations. *Science*, **356**, 742–744.
- Staniczenko, P.P.A., Sivasubramaniam, P., Suttle, K.B. & Pearson, R.G. (2017) Linking macroecology and community ecology: refining predictions of species distributions using biotic interaction networks. *Ecology Letters*, **20**, 693–707.
- Title, P.O. & Bemmels, J.B. (2018) ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. *Ecography*, **41**, 291–307.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M.A., Alcántara, J.M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M.B., García, D., Gómez, J.M., Jordano, P., Medel, R., Navarro, L., Obeso, J.R., Oviedo, R., Ramírez, N., Rey, P.J., Traveset, A., Verdú, M. & Zamora, R. (2014) Beyond species loss: The extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, **29**, 299–307.
- Vaughn, C.C., Taylor, C.M. & Macroecology, C.M. (2000) Macroecology of a host-parasite relationship. 11–20.
- Vellend, M. (2010) Conceptual Synthesis in Community Community. *The Quarterly Review of Biology*, **85**, 183–206.
- Wood, S.N. (2011) Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society B*, **73**, 3–36.
- Wood, S.N. (2001) mgcv: GAMs and Generalized Ridge Regression for R. *R News*, **1/2**, 20–25.
- Woodroffe, R., Groom, R. & McNutt, J.W. (2017) Hot dogs: High ambient temperatures impact reproductive success in a tropical carnivore. *Journal of Animal Ecology*, **86**, 1329–1338.
- Wright, D.H. (1983) Species-Energy Theory: An Extension of Species-Area Theory. *Oikos*, **41**, 496–506.

LEGENDAS DAS FIGURAS

Figura 1. Distribuição geográfica das aves e ácaros de penas. O tamanho e coloração das localidades de acordo com a riqueza rarefeita de aves e ácaros.

Figura 2. Riqueza interpolada de ácaros de penas em relação aos eixos da análise de componentes principais (PCA). Os valores no eixo Y representa a riqueza rarefeita de ácaros, e valores no eixo X representam os scores da PCA e a riqueza interpolada de aves.

Figura 3. Explicação percentual dos fatores espaciais, climáticas e riqueza de aves que determinam o padrão global de diversidade de ácaros de penas.

Figura 4. Mapa dos modelos de distribuição global de ácaros de pena. (a) Distribuição da riqueza de ácaros de penas predita pelo modelo completo determinado pelas variáveis climáticas e riqueza de aves; (b) distribuição da riqueza de ácaros predita pelo modelo simples contendo a diversidade de aves e variáveis climáticas igualadas a média; (c) riqueza de ácaros predita pelo modelo simples contendo variáveis climáticas de diversidade de aves igualadas a média; (d) diferença dos ajustes dos modelos simples climático (modelo b) e de riqueza de aves (modelo c) em relação ao modelo completo.

FIGURAS E TABELAS

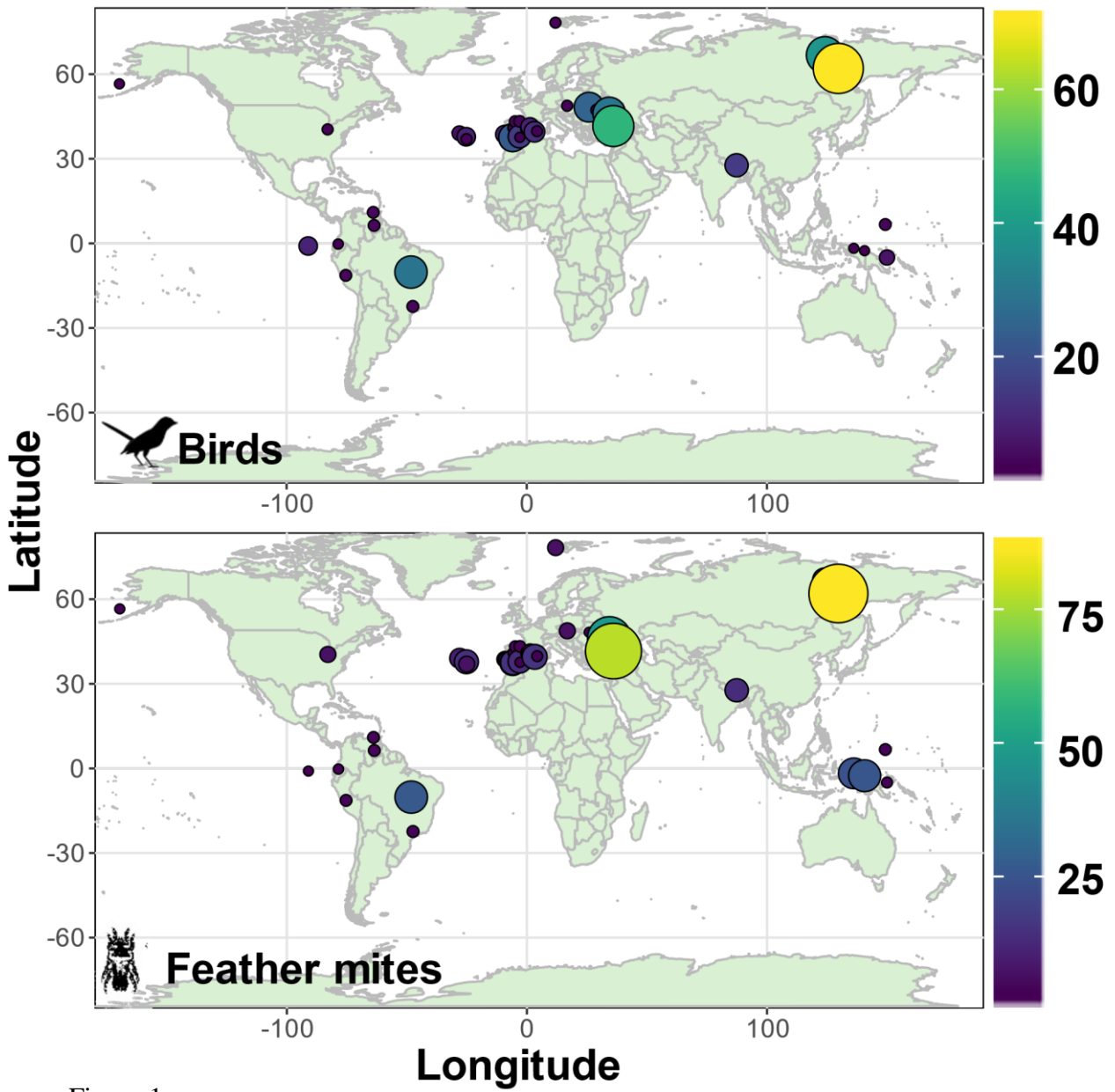


Figura 1

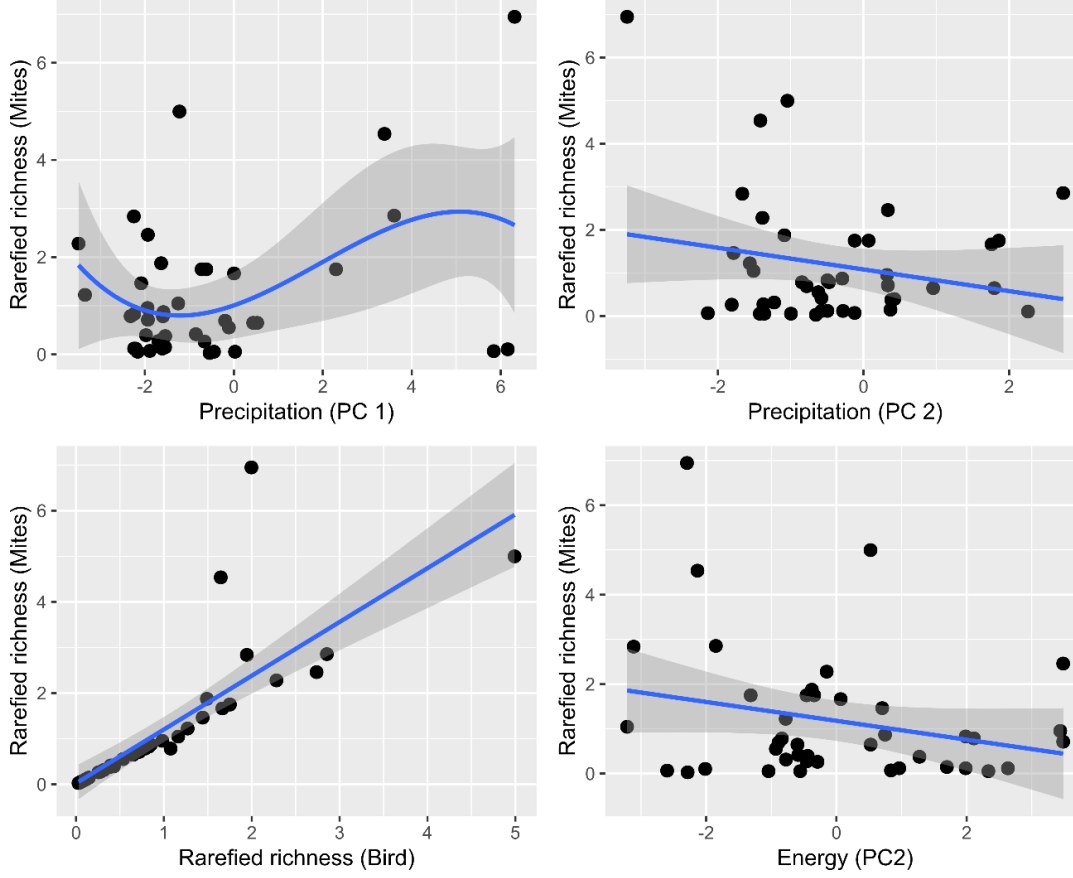


Figura 2.

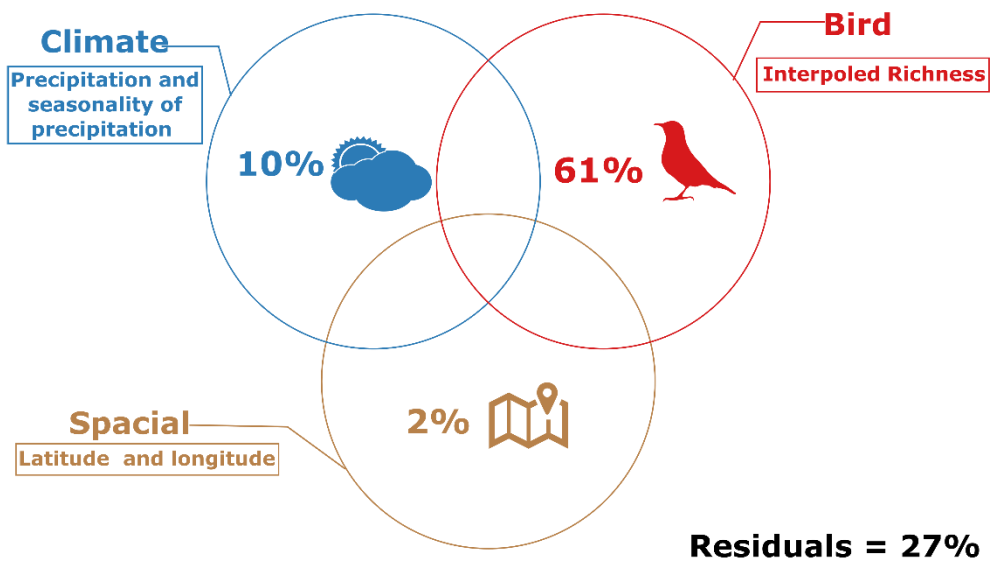


Figure 3.

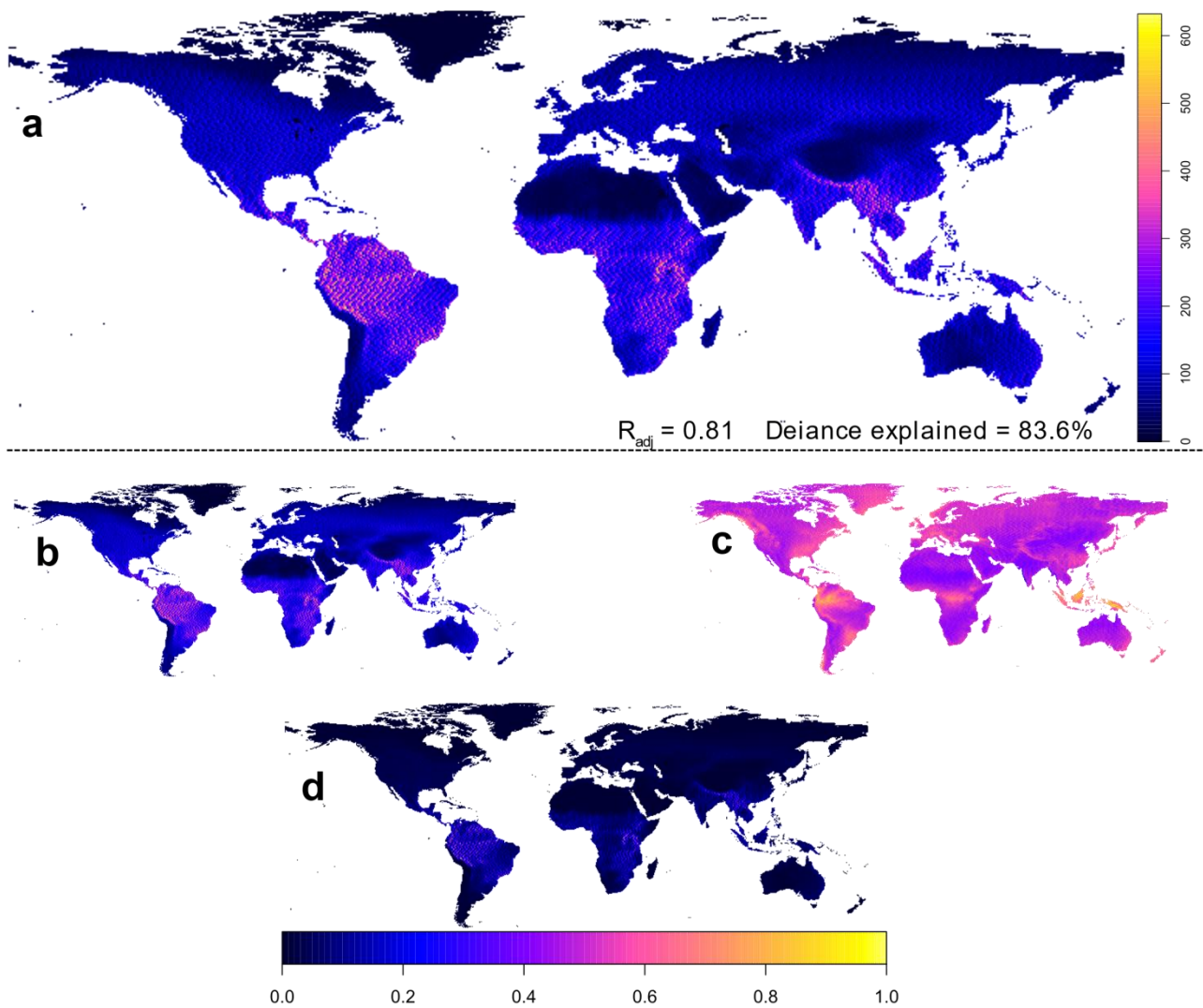


Figure 4.

Tabela 1. Resultado do *Generalized Additive Models* (GAM), considerando a riqueza interpolada (modelo 4) e extrapolada (modelo 3) de ácaros e aves (ver métodos).

Linear	Drives	Interpolated		Extrapolated	
		t	p	t	p
p PC2		- 3.82	< 0.01	- 2.06	< 0.01
e PC2		2.15	0.05	-	-
t PC		-	-	- 1.29	0.20
Richness of birds		33.98	< 0.01	11.61	< 0.01
Smooth		F	p	F	p
s (Lat+ Lon)		157.66	< 0.01	-	-
s (p PC1)		7.66	0.01	4.89	< 0.01
s (e PC2)		-	-	2.5	0.06

SUPPORTING INFORMATION

Category	Source	Variables	Description
Temperature	WordClim 2.0	Bio 01	Annual Mean Temperature
		Bio 02	Mean Diurnal Range
		Bio 03	Isothermality
		Bio 04	Temperature Seasonality
		Bio 05	Max Temperature of Warmest Month
		Bio 06	Min Temperature of Coldest Mont
		Bio 07	Temperature Annual Range
		Bio 08	Mean Temperature of Wettest Quarter
		Bio 09	Mean Temperature of Driest Quarter
		Bio 10	Mean Temperature of Warmest Quarter
		Bio 11	Mean Temperature of Coldest Quarter
Temperature	Envirem	MaxTempColdestMont h	Max of the coldest month
		MinTempWarmestMont h	Min Temperature of the warmest month
		ThermInd	Compensated thermicity index
Precipitation	WordClim 2.0	Bio 12	Annual Precipitation
		Bio 13	Precipitation of Wettest Month
		Bio 14	Precipitation of Driest Month
		Bio 15	Precipitation Seasonality
		Bio 16	Precipitation of Wettest Quarter
		Bio 17	Precipitation of Driest Quarter
		Bio 18	Precipitation of Warmest Quarter
		Bio 19	Precipitation of Coldest Quarter
		Precipitation	Envirem
Energy	Envirem	AnnualPET	Annual potential evapotranspiration
		PETColdestQuarter	Mean monthly PET of coldest quarter
		PETDriestQuarter	Mean monthly PET of driest quarter
		PETseasonality	Monthly variability in potential evapotranspiration
		PETWarmestQuarter	Mean monthly PET of warmest quarter
		PETWettestQuarter	Mean monthly PET of wettest quarter

Tabela s1. Variáveis ambientais agrupadas para a análise de PCA e extraídas para cada localidade

Category	Axis	Variables	Loadings
Temperature	tPC1	Bio 01	0.99
	tPC1	Bio 11	0.98
	tPC2	Bio 05	0.64
	tPC2	Bio 07	0.59
Precipitation	pPC1	Bio 12	0.95
	pPC1	Bio 17	0.88
	pPC2	Bio 15	0.83
	pPC2	Bio 13	0.61
Energy	ePC1	AnnualPET	0.97
	ePC1	PETColdestQuarter	0.89
	ePC2	PETseasonality	0.79
	ePC2	PETWarmestQuarter	0.63

Tabela s2. Loadings das variáveis climáticas que são representadas pelos eixos 1 e 2 da análise de PCA.

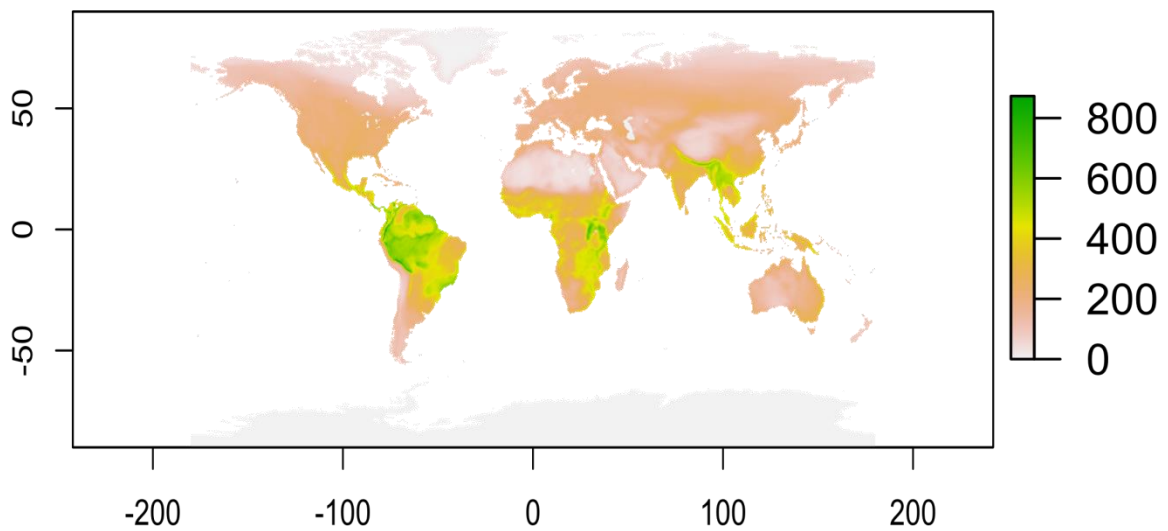


Figura s1. Mapa de riqueza global de aves com base na Birdlife.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nossos resultados apontam um efeito direto do clima, energia e precipitação, na riqueza de ácaros de pena. Porém, há um forte efeito da diversidade de aves sobre a de ácaros, sendo esta a razão destes grupos apresentarem um padrão de distribuição similar. O padrão de riqueza dos ácaros mostrou que as regiões tropicais são as mais diversas, sendo explicada pela elevada diversidade de aves, estabilidade climática e elevada precipitação. No entanto, a importância relativa dos fatores bióticos é mais determinante da distribuição de simbiontes nas regiões tropicais do que nas temperadas.

A partir de nossos resultados podemos inferir que a extinção primária, ocasionada pelas mudanças climáticas, pode ter forte efeito sobre a comunidade de espécies dependentes. No caso, o declínio da diversidade de aves previsto para os próximos séculos pode causar diversos eventos de coextinção de espécies de ácaros.