

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

FRANCISCO WESTPHALEN VON HARTENTHAL

O PAPEL DA COEVOLUÇÃO E DO COMPORTAMENTO DE SELEÇÃO DE RECURSO NA ARQUITETURA DE REDES DE INTERAÇÕES ANTAGONISTAS

CURITIBA
2015

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

FRANCISCO WESTPHALEN VON HARTENTHAL

O PAPEL DA COEVOLUÇÃO E DO COMPORTAMENTO DE SELEÇÃO DE RECURSO NA ARQUITETURA DE REDES DE INTERAÇÕES ANTAGONISTAS

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Conservação, no Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Profa. Dra. Sabrina B. Lino Araújo

Co-orientadora: Profa. Dra. Isabela G. Varassin

CURITIBA
2015

Universidade Federal do Paraná
Sistema de Bibliotecas

Von Hartenthal, Francisco Westphalen

O papel da coevolução e do comportamento de seleção de recurso na arquitetura de redes de interações antagonistas / Francisco Westphalen von Hartenthal. – Curitiba, 2015.

98 f. : il., tabs. grafs.

Orientadora: Sabrina B. Lino. Araújo

Co-orientadora: Isabela G. Varassin

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

1. Coevolução. 2. Relação hospedeiro-parasito. I. Araújo, Sabrina Borges Lino. II. Varassin, Isabela Galarda. III. Título. IV. Universidade Federal do Paraná. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

CDD 575



Ministério da Educação
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO



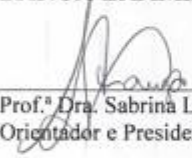
PARECER


Os abaixo-assinados, membros da banca examinadora da defesa da dissertação de mestrado, a que se submeteu **Francisco Westphalen von Hartenthal** para fins de adquirir o título de Mestre em Ecologia e Conservação, são de parecer favorável à **APROVAÇÃO** do trabalho de conclusão do candidato.

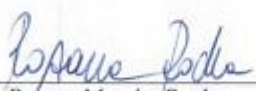
Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.


Curitiba, 30 de abril de 2015.

BANCA EXAMINADORA:


Prof.ª Dra. Sabrina Lino Borges Araújo
Orientador e Presidente


Prof. Dr. Leonardo Ré Jorge
Membro


Prof.ª Dra. Rosana Moreira Rocha
Membro

Visto: 
Prof.ª Dra. Isabela Gajarda Varassin
Coordenadora do PPG-ECO



Dedico esse trabalho à minha filha, Antônia, minha motivação em tudo,
e à minha companheira, Richelli Afonso.

AGRADECIMENTOS

À minha mãe, Clévia, e meu pai, Douglas, pelo apoio incondicional.

À minha orientadora, prof^a. dr^a. Sabrina B. L. Araújo, e sua família, pela orientação, amizade e oportunidades oferecidas.

À minha co-orientadora, prof^a. dr^a. Isabela G. Varassin, pelas contribuições e sugestões que melhoraram o trabalho.

A todos do Laboratório de Ecologia Molecular e Parasitologia Evolutiva – LEMPE, UFPR, pelas portas abertas.

À Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, UFPR, e a todos seus professores e funcionários, por se dedicarem a manter e melhorar o Curso que ora concluo.

À Universidade Federal do Paraná, instituição pública, gratuita e de qualidade, com o compromisso de retribuir à sociedade pelos conhecimentos que adquiri.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior – Capes, pela bolsa concedida.

Repara bem no que não digo.

Paulo Leminski

RESUMO

O termo coevolução refere-se às mudanças evolutivas entre espécies que interagem e exercem pressões seletivas recíprocas. Diversos processos coevolutivos já foram descritos, mas o papel da coevolução na natureza continua sendo debatido. Uma das dificuldades para o estudo sobre coevolução vem da complexidade das interações em comunidades, com diferentes tipos e intensidades de relações ecológicas simultâneas. Obstáculo que vem sendo enfrentado com o uso da Teoria de Redes. O presente trabalho teve o objetivo principal de investigar a influência de processos coevolutivos na estrutura de redes de interações antagonistas, do tipo parasito-hospedeiro. Para isso, foi construído um modelo matemático baseado em indivíduos com interações por ajuste de fenótipos, que incorporou o comportamento de seleção de recurso pelos parasitos. Diversas combinações de intensidade de força de seleção pela interação antagonista sobre os parasitos (α) e sobre os hospedeiros (β) foram testadas em diferentes cenários de eficiência na seleção de recurso pelos parasitos. O modelo foi utilizado para simular interações entre pares, bem como em comunidades com 50 espécies em cada nível trófico. Os padrões de distribuição dos fenótipos dos indivíduos resultantes das interações entre pares foram analisados qualitativamente, como forma de verificação da dinâmica coevolutiva predominante. Os resultados das interações em comunidade foram acessados através do aninhamento (NODF), modularidade (Q_B), especialização (H_2) e conectância (C) das redes. Um modelo nulo, sem coevolução e sem seleção de recurso pelos parasitos, foi usado para avaliar as redes do modelo principal. Nas interações entre pares, o modelo revelou um novo mecanismo coevolutivo antagonista, aqui chamado de padrão Assimétrico, resultante do efeito conjunto das intensidades de força de seleção pela interação sobre parasitos e hospedeiros e do comportamento de seleção de recurso pelos parasitos. Nas interações com várias espécies, sem o comportamento de seleção de recurso, interações com alta pressão de seleção antagonista deram origem a redes com estruturas equivalentes às de redes formadas por interações sem coevolução. Esse resultado foi visto também em cenários com possibilidade de seleção pelos parasitos. Portanto, a presença de coevolução não foi condição suficiente para alterar as propriedades das redes. Quando a coevolução e o comportamento de seleção de recurso alteravam a estrutura das redes, NODF e H_2 tenderam a valores maiores do que o explicável pelo modelo nulo, Q_B e C a resultados menores. Apesar de condizente com o esperado para redes antagonistas, esse resultado não pôde ser diretamente relacionado ao aumento da força de seleção pela interação.

Palavras-chave: Redes ecológicas. Antagonismo. Parasito-hospedeiro. Coevolução assimétrica.

ABSTRACT

Coevolution means reciprocal evolutionary change between interacting species that impose selective strength on each other. Several coevolutionary processes are known, but the role of coevolution on natural systems is still debated. One of the major challenges for the study of coevolution comes from the complexity of interactions in communities with different types and strengths of simultaneous ecological relationships. The Network Theory is been used to face this challenge. The main goal for this work was to explore how coevolutionary processes affect the architecture of host-parasite networks. For that, a phenotype matching individual-based model (IBM) was built and the parasites' host-choice behavior was embedded on the model. Several combinations of antagonism selection strength on the parasites (α) and on the host (β) were tested in different scenarios of efficiency in host-choice by the parasites. The model also was used to simulate pairwise interactions. The pairwise interactions were qualitatively analyzed from their phenotype patterns. The networks properties were accessed by their nested (NODF), modularity (Q_B), specialization (H_2) and connectance (C). A null model, with no coevolution and no host-choice behavior, was built to evaluate the main model. A new coevolutionary mechanism was revealed from the pairwise interactions, hereby named Asymmetric pattern, an outcome of the simultaneous effects due to the antagonistic selection strengths and the host-choice behavior. On the interactions among assemblages, with no choice behavior, strong antagonistic selection could result on networks equivalent to that formed with no coevolution. This outcome was also present in some scenarios with host-choice behavior. Therefore coevolution was not a sufficient condition to drive changes in the networks properties by itself. When coevolution and choice behavior together changed the network properties, NODF and H_2 tended to high values, and Q_B and C to low values, than that obtained from the null model. Although expected for antagonistic networks, this outcome could not be related to the increase of selection strength.

Keywords: Ecological networks. Antagonism. Host-parasite. Asymmetrical coevolution.

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| 1 INTRODUÇÃO | 10 |
| 2 MÉTODOS | 17 |
| 2.1 MODELAGEM MATEMÁTICA..... | 17 |
| 2.2 DINÂMICAS COEVOLUTIVAS ENTRE PARES | 21 |
| 2.3 PADRÕES FENOTÍPICOS E ESTRUTURA DAS REDES EM COMUNIDADES | 25 |
| 3 RESULTADOS | 27 |
| 3.1 PADRÕES FENOTÍPICOS DA COEVOLUÇÃO ENTRE PARES | 27 |
| 3.2 PADRÕES FENOTÍPICOS E CARACTERÍSTICAS DAS REDES NA COEVOLUÇÃO EM COMUNIDADES..... | 32 |
| 4 DISCUSSÃO | 41 |
| 4.1 MODELAGEM MATEMÁTICA..... | 41 |
| 4.2 DINÂMICAS COEVOLUTIVAS ENTRE PARES: SURGIMENTO DO PADRÃO ASSIMÉTRICO..... | 42 |
| 4.3 CARACTERÍSTICAS DAS REDES NA COEVOLUÇÃO EM COMUNIDADES ... | 44 |
| 4.3.1 A COEVOLUÇÃO NÃO É CONDIÇÃO SUFICIENTE PARA ALTERAR A ARQUITETURA DAS REDES ANTAGONISTAS..... | 44 |
| 4.3.2 INTERAÇÕES SUJEITAS A ALTAS FORÇAS DE SELEÇÃO COEVOLUTIVA PODEM GERAR REDES APARENTEMENTE ALEATÓRIAS | 45 |
| 5 CONCLUSÃO | 46 |
| REFERÊNCIAS | 47 |
| APÊNDICES | 55 |
| APÊNDICE 1 – DISTRIBUIÇÕES DOS FENÓTIPOS MÉDIOS NA COEVOLUÇÃO COM VÁRIAS ESPÉCIES..... | 56 |
| APÊNDICE 2 – VALORES DE CONECTÂNCIA (C), ÍNDICE DE ESPECIALIZAÇÃO (H_2'), ANINHAMENTO (NODF) E MODULARIDADE (Q_B) DAS REDES..... | 72 |
| APÊNDICE 3 – MÉDIAS DAS MÉTRICAS DAS REDES | 88 |

1 INTRODUÇÃO

O termo coevolução refere-se às mudanças evolutivas entre espécies que interagem e exercem pressões seletivas recíprocas (THOMPSON, 1994). Diferentes processos coevolutivos podem estar presentes na formação e manutenção da diversidade biológica em vários níveis taxonômicos (EHRLICH; RAVEN, 1964; MARGULIS, 1971; HAMILTON; AXELROD; TANESE, 1990; THOMPSON, 1994; 2005). A ideia de que a coevolução exerce papel importante nas interações ecológicas vem desde Darwin (1869¹ citado por THOMPSON, 1994), porém, continua sendo debatida (ALTHOF; SEAGRAVES; JOHNSON, 2014; HEMBRY; YODER; GOODMAN, 2014). Em parte, devido às dificuldades práticas e teóricas de se estudar a coevolução em comunidades com um grande número de espécies.

A complexidade das interações entre muitas espécies, em comparação à relativa simplicidade das relações entre espécies que se organizam em pares com alta intimidade, fez com que alguns autores sugerissem dividir a coevolução em dois tipos: entre pares e difusa (FOX, 1981; JANZEN, 1980). A coevolução entre pares ocorreria quando as espécies demonstrassem uma interação especializada, verificada pelo ajuste fino de suas histórias de vida, morfologias, fisiologias ou comportamento (THOMPSON, 1994). Um exemplo seria a evolução, em certas plantas, de compostos químicos capazes de defendê-las da predação por insetos fitófagos e o subsequente desenvolvimento, nos insetos, da capacidade de superar essas defesas (EHRLICH; RAVEN, 1964; BEREMBAUM, 1983). De outro lado, a coevolução seria difusa quando ao menos uma das espécies focadas estivesse sob pressões seletivas impostas por uma variedade de outras espécies (JANZEN, 1980). Nesse caso, a simples soma dos efeitos individuais das interações entre pares não seria suficiente para descrever a complexidade das relações (FOX, 1981). A fim de superar esse problema, foi defendido o uso da Teoria de Redes (JORDANO, 1987).

Embora outras metodologias tenham sido propostas (HOUGEN-EITZMAN; RAUSHER, 1994; IWAO; RAUSHER, 1997), a abordagem de redes trouxe avanços significativos à compreensão da coevolução em comunidades (NUISMER; JORDANO; BASCOMPTE, 2013) e sua utilização vem crescendo nas últimas décadas (HELENO *et al.*, 2014; INGS *et al.*, 2009). A arquitetura de redes bipartidas

¹ DARWIN, C. **On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life.** London: Murray. 5a ed. 1869.

– nas quais as espécies são organizadas em dois conjuntos que podem interagir entre si, mas não dentro do mesmo grupo (STROGATZ, 2001) – apresenta estruturas recorrentes, como aninhamento (BASCOMPTE *et al.*, 2003) e modularidade (LEWINSOHN *et al.*, 2006), que não organizam as interações nem como par-a-par, nem como difusa (BASCOMPTE *et al.*, 2003; JORDANO; BASCOMPTE; OLESEN, 2003; LEWINSOHN *et al.*, 2006) e que podem ser robustas à variação das espécies ao longo do tempo (PETANIDOU *et al.*, 2008).

Redes aninhadas se organizam de modo que um subconjunto menor de interações pertence a um conjunto maior (portanto, está “aninhado” neste). Essa organização resulta do fato de as interações das espécies especialistas (com poucas interações) serem quase exclusivamente feitas com as espécies generalistas (com várias interações) e raramente entre si, enquanto as generalistas interagem tanto com especialistas como com outras generalistas. O padrão aninhado reflete assimetria nos graus de especialização entre as espécies (BASCOMPTE *et al.*, 2003; VÁZQUEZ; AIZÉN, 2004) e sugere que as espécies generalistas possam exercer pressões seletivas sobre toda a comunidade (BASCOMPTE *et al.*, 2003). Diversos métodos foram desenvolvidos para se quantificar o aninhamento (ATMAR; PATTERSON, 1993; e referências em ALMEIDA-NETO *et al.*, 2008). Dentre eles, a métrica NODF (ALMEIDA-NETO *et al.*, 2008) baseia-se em dados de presença e ausência de interação entre espécies, sem considerar a frequência.

O padrão modular, ou compartimentalizado, emerge em redes nas quais existem subgrupos com muitas conexões internas, mas com poucas ligações com outros subgrupos (GUIMERA; SALES-PARDO; AMARAL, 2004). Esse tipo de estrutura indica a existência de restrições atuando sobre as espécies de um compartimento, impedindo-as de interagir com os outros, tais como heterogeneidade de habitats (THOMPSON, 2005), conservação filogenética (LEWINSOHN *et al.*, 2006; MELLO *et al.*, 2011; PRADO; LEWINSOHN, 2004), fatores biogeográficos (CARSTENSEN *et al.*, 2012) e atributos morfológicos (DANIELI-SILVA *et al.*, 2012). Devido a essa organização concentrar as seleções recíprocas entre espécies de um mesmo módulo, estes foram chamados por OLESEN *et al.* (2007) de “as unidades-chave da coevolução”. Newman e Girvan (2004) desenvolveram uma medida de modularidade para redes unipartidas (Q), adaptada por Barber (2007) para redes bipartidas (Q_B). Assim como NODF, Q_B não considera a frequência das interações.

Além desses padrões estruturais, as redes podem ser descritas por outras propriedades, como conectância (C) e índice de especialização (H_2'). A primeira é uma medida trivial que revela a proporção de espécies que interagem em relação às interações possíveis (GARDNER; ASHBY, 1970). Sua interpretação ajuda a compreender as regras que definem as interações, com maiores especificidades levando a menores valores de conectância (JORDANO, 1987). É bastante utilizada devido à sua simplicidade de cálculo e poder informativo, entretanto, por ser dependente do tamanho da rede e sensível ao esforço amostral, a comparação direta da conectância de duas ou mais redes não é um procedimento adequado (BLÜTHGEN *et al.*, 2008). O índice de especialização H_2' descreve o grau de especialização mútua entre os dois níveis da rede bipartida (BLÜTHGEN; MENZEL; BLÜTHGEN, 2006; BLÜTHGEN *et al.*, 2008). Esta propriedade, cujo cálculo é baseado na entropia de Shannon, considera a frequência das interações e é pouco afetada por variações no número de espécies, permitindo comparações diretas entre diferentes redes (BLÜTHGEN; MENZEL; BLÜTHGEN, 2006).

Mais do que descrever e comparar redes, importa conhecer os mecanismos ecológicos e evolutivos que definem suas propriedades (BLÜTHGEN, 2010; VÁZQUEZ; CHACOFF; CAGNOLO, 2009). A melhor compreensão dos processos formadores de redes, particularmente as antagonistas, pode contribuir para estratégias de conservação da biodiversidade (ALTIZER; HARVELL; FRIEDLE, 2003), para o manejo de sistemas ecológicos com organismos geneticamente modificados (RAUSHER, 2001) e para a prevenção contra doenças emergentes (CLEAVELAND; LAURENSEN; TAYLOR, 2001; GRAHAM *et al.*, 2009). Vários fatores – relação ecológica, interações proibidas, abundâncias relativas – podem determinar a arquitetura de redes bipartidas (VÁZQUEZ; CHACOFF; CAGNOLO, 2009). Por exemplo, relações mutualistas tendem a apresentar maior aninhamento e menor modularidade, ao passo que relações antagonistas demonstram a tendência inversa (BASCOMPTE *et al.*, 2003; GUIMARÃES *et al.*, 2006; LEWINSOHN *et al.*, 2006). Como sistemas naturais reais são compostos por vários tipos de interações, é fundamental conhecer os efeitos de cada tipo de interação para integrá-los convenientemente (MOUGI; KONDOH, 2014; TOJU *et al.*, 2014; RAIMUNDO *et al.*, 2014). Interações proibidas incluem, por exemplo, diferenças na fenologia, na distribuição espacial ou na morfologia das espécies que as impedem de interagir (AMARAL *et al.*, 2000; JORDANO; BASCOMPTE; OLESEN, 2003). As abundâncias

podem alterar a arquitetura das redes quando espécies abundantes influenciam a assimetria das interações e o aninhamento (BLÜTHGEN *et al.*, 2008; VÁZQUEZ; AIZEN, 2004; VÁZQUEZ *et al.*, 2005; 2007). Essas hipóteses não são excludentes e, quando tomadas em conjunto, aumentam seu poder preditivo (KRISHNA *et al.*, 2008; STANG; KLINKHAMER; MEIJDEN, 2007).

Processos coevolutivos também podem influir nas propriedades das redes. Através de modelos matemáticos, foi possível testar o papel de processos coevolutivos na arquitetura das redes, tendo sido demonstrado que a coevolução pode alterar os valores de aninhamento e conectância em redes mutualistas (NUISMER; JORDANO; BASCOMPTE, 2013). Também se pôde demonstrar que a coevolução pode levar à complementaridade e à convergência de caracteres em redes mutualistas (GUIMARÃES JR; JORDANO; THOMPSON, 2011; NUISMER; JORDANO; BASCOMPTE, 2013). Ainda, o uso de modelos permitiu identificar eventos evolutivos indiretos nas redes, reforçando o potencial desta abordagem para superar a distinção entre coevolução difusa e aos pares (GUIMARÃES JR; JORDANO; THOMPSON, 2011).

O uso de modelos matemáticos para o estudo de dinâmicas coevolutivas justifica-se devido à complexidade dos processos envolvidos e à escala temporal necessária para a manifestação de seus efeitos (LEVINS, 1966; KOPP; GAVRILETZ, 2006). A modelagem permite a união de dinâmicas ecológicas e evolutivas (SLATKIN; MAYNARD-SMITH, 1979; FUSSMANN; LOREAU; ABRAMS, 2007), facilitando a construção de hipóteses testáveis a respeito das suas influências mútuas. Entretanto, é preciso que a base conceitual de um modelo seja adequada ao padrão ecológico observado (GRIMM, 1994). Nesse sentido, são os parâmetros e os pressupostos de um modelo que incorporam as características do sistema ecológico e permitem o diálogo entre o modelo e o conhecimento empírico (LEVINS, 1966; GRIMM, 1994; GODFREY-SMITH, 2006). Os parâmetros são variáveis que resumem a influência de diversos eventos naturais em um único termo matemático (LEVINS, 1966), alterando seu valor é possível testar como o sistema reage à variação desses eventos. Por sua vez, os pressupostos definem as condições ideais nas quais o modelo opera, determinando o espaço para interpretá-lo.

Em modelos de interações antagonistas, algumas classes de dinâmicas coevolutivas básicas típicas são verificadas em modelos matemáticos: escalada, antagonismo atenuado, ciclos polimórficos, seleção disruptiva, alternância e

alternância com escalada (BROWN; VINCENT, 1992; THOMPSON, 2005). A escalada aparece em interações entre pares de espécies nas quais a seleção é unidirecional e os custos para a adaptação à interação são desprezados. No entanto, sob essas condições, surgem situações biologicamente inverossímeis, como aumento ilimitado de tamanho ou de velocidade (GAVRILETS, 1997). As demais classes de dinâmicas coevolutivas requerem a existência de pressões seletivas independentes da interação, além da coevolução, agindo sobre os caracteres interagentes (BROWN; VINCENT, 1992; THOMPSON, 2005). Essas pressões seletivas externas podem ser interpretadas como fatores abióticos, limitações genéticas ou mesmo outras relações ecológicas que não sejam alvo da modelagem, no conjunto, são chamadas de seleção externa ou estabilizadora (GAVRILETS, 1997; NUISMER; JORDANO; BASCOMPTE, 2013).

A emergência do antagonismo atenuado é explicada por situações em que endoparasitos com menor virulência têm maior probabilidade de transmitir seus descendentes a outros hospedeiros, mesmo que a maior virulência leve a maior probabilidade de deixar descendentes em um único indivíduo hospedeiro (THOMPSON, 2005). Nos modelos, essa dinâmica coevolutiva depende da taxa, do mecanismo de transmissão e da competição entre os parasitos, além da densidade populacional dos hospedeiros e da heterogeneidade ambiental (THOMPSON, 2005). O antagonismo atenuado, portanto, é uma dinâmica complexa que necessita a existência de ao menos duas espécies de parasitos (ou duas linhagens de uma mesma população).

Quando tanto a pressão seletiva devida ao antagonismo como a seleção externa são incorporadas à modelagem, outros resultados podem ser ciclos polimórficos (GAVRILETS, 1997) ou padrões estáveis, como a seleção disruptiva (BROWN; VINCENT, 1992). Nos ciclos polimórficos, a seleção age favorecendo o fenótipo menos comum ou o mais resistente entre os hospedeiros. Como consequência, as frequências fenotípicas das populações oscilam em torno do ótimo imposto pela seleção estabilizadora (SPOTTISWOODE; STEVENS, 2012; THOMPSON, 2005). Na seleção disruptiva, a seleção leva o fenótipo dos hospedeiros a bifurcar em duas linhagens, simétricas em relação à seleção estabilizadora (BROWN; VINCENT, 1992).

Havendo dois ou mais hospedeiros, o alvo preferencial do parasito pode variar conforme o nível de defesa dos hospedeiros, levando à alternância

coevolutiva (THOMPSON, 2005). Nessa dinâmica, os hospedeiros tendem a aumentar a resistência quando atacados e a diminuí-la quando deixados de lado – um reflexo da seleção externa, que impõe custos à manutenção da capacidade de defesa, o que já foi verificado empiricamente (THOROGOOD; DAVIES, 2013). Quando os parasitos exercem pressão seletiva direcional sobre seus hospedeiros e a alternância se dá entre distintas populações de uma mesma espécie, a dinâmica coevolutiva mais provável é a alternância com escalada (BENKMAN; PARCHMAN, 2013; THOMPSON, 2005). Nesse caso, não há diminuição no nível de defesa do hospedeiro não atacado.

A preferência de parasitos por seus hospedeiros é, provavelmente, uma das chaves para se compreender a coevolução em redes antagonistas (THOMPSON, 2009). Tanto a alternância como a alternância com escalada necessita que os parasitos ou predadores busquem ativamente seus hospedeiros ou suas presas (BENKMAN; PARCHMAN, 2013; THOMPSON, 2005). Esse comportamento já foi relatado em aves parasitas de ninhos (AVILÉS *et al.*, 2006; SOLER *et al.*, 2014), aves comedoras de sementes (BENKMAN; PARCHMAN, 2013), insetos fitófagos (JAENIKE, 1978; MAYHEW, 2001; SCHEIRS; BRUYN; VERHAGEN, 2000) e artrópodes ectoparasitas de vertebrados (ESBÉRARD *et al.*, 2005; HEYLEN; MATTHYSEN, 2011). Porém, no modelo matemático que demonstra a alternância coevolutiva, os hospedeiros são sorteados aleatoriamente e apenas o resultado da interação depende da preferência do parasito (NUISMER; THOMPSON, 2006).

O presente trabalho foi motivado pela intenção de investigar, através de modelagem matemática, como a coevolução e o comportamento de seleção de recurso² pelo parasito influenciam a arquitetura das redes de interação em comunidades com várias espécies. Para isso, inicialmente, o modelo foi utilizado para investigar as dinâmicas coevolutivas entre pares de espécies antagonistas. Especificamente, buscamos responder a três perguntas: (1) Quais as dinâmicas coevolutivas típicas entre pares de espécies antagonistas quando os parasitos podem selecionar o hospedeiro? (2) Processos coevolutivos, por si só, podem determinar características típicas de redes antagonistas, como menor aninhamento e conectância, e maior modularidade e especialização? (3) O comportamento de

² Ao longo do texto, utilizaremos também a palavra “escolha” para referirmo-nos ao comportamento de seleção de recurso.

seleção de recurso pelos parasitos pode alterar as características das redes em sistemas antagonistas com várias espécies?

2 MÉTODOS

Para simular a coevolução entre espécies antagonistas, foi utilizado um modelo matemático de ajuste de fenótipos com descrição explícita dos indivíduos. Embora as interações antagonistas possam ser relações entre presas e predadores, parasitos ou parasitoides e seus hospedeiros, herbívoros e plantas, fagos e bactérias (THOMPSON, 2005), neste trabalho, identificaremos as espécies antagonistas genericamente como parasitos e hospedeiros. Modelos matemáticos por ajuste de fenótipos consideram interações mediadas por caracteres quantitativos, nas quais o valor adaptativo dos indivíduos é definido pelo nível de ajuste entre seus fenótipos de ataque e resistência – para interações antagonistas (KOPP; GAVRILETS, 2006; NUISMER; JORDANO; BASCOMPTE, 2013). Os fenótipos de ataque representam todos os caracteres presentes nos parasitos que os permitem explorar os hospedeiros e podem ser morfológicos, fisiológicos, químicos ou comportamentais (KARBAN; AGRAWAL, 2002; EKLÖF *et al.*, 2013)). Similarmente, os fenótipos de resistência representam o conjunto de caracteres dos hospedeiros que contribuem para resistir ou evitar o ataque. Exemplos empíricos que fundamentam essa abordagem podem ser encontrados em interações entre formigas (MARTIN; HELANTERÄ; DRIJFHOUT, 2011) e aves parasitas de ninhos e seus hospedeiros (LAHTI; LAHTI, 2002; AVILÉS *et al.*, 2012; SPOTTISWOODE; STEVENS, 2012), e bactérias e bacteriófagos (BUCKLING; RAINEY, 2002).

2.1 MODELAGEM MATEMÁTICA

O modelo pressupõe a existência de um conjunto de caracteres que compõem um fenótipo de ataque nos parasitos e sua contraparte defensiva nos hospedeiros, representados pelos números reais A_n^i e R_m^j – onde i e j identificam os indivíduos, n e m identificam as espécies, e A e R são os valores fenotípicos de ataque e resistência (TABELA 1). A pressão de seleção sobre os fenótipos A_n^i e R_m^j foi decomposta em dois fatores: um referente à interação antagonista (seleção pela interação) e outro a todo tipo de pressão alheia à interação (seleção externa ou estabilizadora). Note-se que a seleção externa inclui não apenas fatores abióticos, mas qualquer pressão seletiva que não faça parte da interação parasito-hospedeiro

considerada na seleção pela interação. Com ela, incorpora-se ao modelo a existência de custos à adaptação ao antagonismo. A aptidão de um indivíduo, $W_{A_n^i}$ ($W_{R_m^j}$), depende da performance de seu fenótipo em cada um desses componentes da seleção, de acordo com as fórmulas:

$$W_{A_n^i} = F_{A_n^i \rightarrow A_{opt}} \times F_{A_n^i \rightarrow R_m^j} \quad (1)$$

e

$$W_{R_m^j} = F_{R_m^j \rightarrow R_{opt}} \times F_{R_m^j \rightarrow \sum A_n^i} . \quad (2)$$

Sendo $F_{A_n^i \rightarrow A_{opt}}$ ($F_{R_m^j \rightarrow R_{opt}}$) a contribuição ao valor adaptativo do indivíduo i (j) dada pelo ajuste de seu fenótipo A_n^i (R_m^j) à seleção externa, e $F_{A_n^i \rightarrow R_m^j}$ ($F_{R_m^j \rightarrow \sum A_n^i}$) a contribuição dada pelo ajuste do fenótipo A_n^i (R_m^j) à seleção pela interação. Como o valor máximo de cada fator é 1, um indivíduo cujo fenótipo A_n^i (R_m^j) estiver otimamente adaptado a ambos os componentes da seleção, terá sua aptidão $W_{A_n^i}$ ($W_{R_m^j}$) igual a 1.

Tabela 1. Parâmetros e variáveis do modelo e seus significados.

| Parâmetros | Significados |
|------------------------------|---|
| $A_{opt,n}, R_{opt,m}$ | Valor fenotípico ótimo imposto pela seleção externa (respectivamente, de ataque e resistência). |
| $\gamma_{A,n}, \gamma_{R,m}$ | Intensidade da força de seleção externa (parasitos e hospedeiros). |
| α, β | Intensidade da força de seleção pela interação (parasitos e hospedeiros). |
| Ne_p, Ne_h | Número de espécies (parasitos e hospedeiros). |
| Ni_p, Ni_h | Número de indivíduos de cada espécie (parasitos e hospedeiros). |
| σ_s | Desvio padrão usado para calcular a variação fenotípica devida à reprodução. |
| N_{ata} | Número de hospedeiros sorteados aleatoriamente para escolha do parasito. |
| Variáveis | |
| A_n^i | Fenótipo de ataque do indivíduo i da espécie n (parasitos). |
| R_m^j | Fenótipo de defesa do indivíduo j da espécie m (hospedeiros). |
| $A_{med,n}$ | Fenótipo médio da espécie n (parasitos) |
| $R_{med,m}$ | Fenótipo médio da espécie m (hospedeiros) |
| $W_{A_n^i}$ | Aptidão do indivíduo i da espécie n conforme seu fenótipo de ataque A . |
| $W_{R_m^j}$ | Aptidão do indivíduo j da espécie m conforme seu fenótipo de resistência R . |

Para o cálculo da adaptação à seleção externa, assume-se que se $A_n^i = A_{opt,n}$ ($R_m^j = R_{opt,m}$) a sua contribuição à aptidão do indivíduo i (j) é a máxima possível (100%). O afastamento desse valor ótimo implica em diminuição da aptidão. Isso é modelado como:

$$F_{A_n^i \rightarrow A_{opt,n}} = \exp \left[-\gamma_{A,n} (A_n^i - A_{opt,n})^2 \right], \quad (3)$$

e

$$F_{R_m^j \rightarrow R_{opt,m}} = \exp \left[-\gamma_{R,m} (R_m^j - R_{opt,m})^2 \right]. \quad (4)$$

Sendo $A_{opt,n}$ ($R_{opt,m}$) o valor fenotípico ótimo imposto pela seleção externa sobre os parasitos (hospedeiros) da espécie n (m). O parâmetro $\gamma_{A,n}$ ($\gamma_{R,m}$) define a sensibilidade da espécie n (m) ao ajuste entre os fenótipos A_n^i e $A_{opt,n}$ (R_m^j e $R_{opt,m}$) e modela a intensidade da força de seleção externa.

A contribuição devida à seleção pela interação à aptidão de um indivíduo depende do número de interações protagonizadas por ele. Assumimos que cada indivíduo parasito efetua uma única interação em seu ciclo de vida, nunca mais, ou menos, mas a quantidade de ataques sofridos por um hospedeiro não é limitada, podendo variar de zero ao número total de interações, embora esta situação seja altamente improvável. A contribuição à aptidão devida à seleção pela interação depende também da qualidade do ajuste fenotípico:

$$F_{A_n^i \rightarrow R_m^j} = \exp \left[-\alpha (A_n^i - R_m^j)^2 \right] \quad (5)$$

e

$$F_{R_m^j \rightarrow \sum A_n^i} = \exp \left[-\beta \left(\sum F_{A_n^i \rightarrow R_m^j} \right)^2 \right]. \quad (6)$$

Os parâmetros α e β definem a sensibilidade das espécies (respectivamente, parasitos e hospedeiros) ao ajuste fenotípico da interação e, assim, modelam a intensidade da força de seleção pela interação. Para os parasitos, maiores valores de α aumentam a pressão a favor do ajuste dos fenótipos ($A_n^i = R_m^j$) e menores valores de α relaxam essa pressão. Para os hospedeiros, maiores valores de β favorecem ainda mais os indivíduos com fenótipos distantes desse ajuste, em

comparação com outros hospedeiros cujos fenótipos de resistência sejam próximos a ele. Na eventual aplicação do modelo em um sistema empírico, interações com elevada especialização dos parasitos a seus hospedeiros seriam modeladas usando-se maiores valores de α , em comparação com interações com parasitos menos especializados. Analogamente, maiores valores de β representam interações nas quais os hospedeiros são mais sensíveis ao parasitismo, em comparação com interações modeladas por menores valores de β . O somatório em $F_{R_m^j \rightarrow \sum A_n^i}$ deve-se à possibilidade de um hospedeiro sofrer mais de um ataque, como $F_{A_n^i \rightarrow R_m^j}$ é usado para calcular $F_{R_m^j \rightarrow \sum A_n^i}$, quanto menos adaptado for o parasito, menor seu impacto sobre o hospedeiro.

Duas estratégias de ataque foram avaliadas: (i) *sem escolha*: na qual os parasitos atacam aleatoriamente, e (ii) *com escolha*: na qual são sorteados N_{ata} indivíduos hospedeiros e, dentre esses, é atacado aquele que trará maior aptidão ao parasito (melhor ajuste fenotípico $|A_n^i - R_m^j|$). Dessa forma é modelado o comportamento de busca ativa dos parasitos pelos hospedeiros. Após o ataque efetuado por todos os parasitos, é calculada a aptidão de cada indivíduo i e j (EQUAÇÕES 1 e 2). O valor da aptidão reflete na participação do indivíduo na formação da geração seguinte, conforme:

$$P_{A_n^i} = \frac{W_{A_n^i}}{\sum W_{A_n}} \quad (7)$$

e

$$P_{R_m^j} = \frac{W_{R_m^j}}{\sum W_{R_m}} \quad (8)$$

Sendo $P_{A_n^i}$ ($P_{R_m^j}$) a probabilidade de um parasito (hospedeiro) da nova geração receber como herança o fenótipo A (R) do indivíduo i (j) da espécie n (m), $W_{A_n^i}$ ($W_{R_m^j}$) a aptidão do indivíduo parental e $\sum W_{A_n}$ ($\sum W_{R_m}$) o somatório dos valores adaptativos de todos os indivíduos da espécie parental.

Por simplicidade, a reprodução é assexuada e a prole assume o mesmo fenótipo do indivíduo parental com uma variação δ_s , cujo valor é um número aleatório que segue distribuição normal, de acordo com a fórmula:

$$P(\delta_s) = \frac{1}{\sigma_s \sqrt{2\pi}} e^{\frac{-\delta_s^2}{2\sigma_s^2}}. \quad (9)$$

Sendo $P(\delta_s)$ a probabilidade de ocorrer uma variação de magnitude δ_s , σ_s o desvio padrão e $s \in \{A, R\}$.

Nas simulações, a fim de se evitar os efeitos de variação da densidade populacional e simplificar o modelo, as populações de parasitos (N_{ip}) e hospedeiros (N_{ih}) são constantes, bem como a quantidade de espécies de parasitos (N_{ep}) e hospedeiros (N_{eh}). Cada nova geração substitui completamente a geração anterior, não havendo sobreposição de gerações. Na primeira geração, os fenótipos impostos antes de qualquer interação foram definidos aleatoriamente, seguindo uma distribuição uniforme dentro do intervalo $\{-0.2, 0.2\}$.

2.2 DINÂMICAS COEVOLUTIVAS ENTRE PARES

Três casos foram simulados na coevolução entre pares: uma espécie parasita e uma hospedeira ($N_{ep} = N_{eh} = 1$), uma parasita e duas hospedeiras ($N_{ep} = 1$ e $N_{eh} = 2$), e duas parasitas e uma hospedeira ($N_{ep} = 2$ e $N_{eh} = 1$). Embora interações entre três espécies possam ser consideradas como formadoras de redes (NUISMER; THOMPSON, 2006), devido à metodologia adotada aqui as chamaremos de coevolução entre pares. Para os três casos, foram simuladas diferentes combinações de intensidades da força de seleção pela interação (α e β), todas repetidas com as estratégias sem escolha (equivalente a $N_{ata} = 1$) e com escolha de indivíduo hospedeiro pelos parasitos ($N_{ata} = 3$; TABELA 2).

Tabela 2. Combinações de intensidades da força de seleção pela interação (α e β) utilizadas nas simulações de coevolução entre pares nos cenários sem escolha ($N_{ata} = 1$) e com escolha de hospedeiro pelo parasito ($N_{ata} = 3$).

| Valores de α | Combinações investigadas | | N_{ata} |
|--|---|--|-----------|
| | Valores de β | | |
| 0, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8, 0.9, 1.0 | 0, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8, 0.9 | 1.0, 2.0, 3.0, 4.0, 5.0, 6.0, 7.0, 8.0, 9.0, 10.0 | 1, 3 |
| 1.0, 2.0, 3.0, 4.0, 5.0, 6.0, 7.0, 8.0, 9.0, 10.0 | 0, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8, 0.9 | 1.0, 2.0, 3.0, 4.0, 5.0, 6.0, 7.0, 8.0, 9.0, 10.0 | 1, 3 |

Em todas as simulações, o número de indivíduos de cada nível trófico foi mantido constante, com 1.000 parasitos e 1.000 hospedeiros. Nos casos em que havia duas espécies em um nível trófico, cada uma contou com 500 indivíduos (ou seja, para $Ne_p = Ne_h = 1$, $Ni_p = Ni_h = 1.000$; para $Ne_p = 1$ e $Ne_h = 2$, $Ni_p = 1.000$ e $Ni_{h1} = Ni_{h2} = 500$; e para $Ne_p = 2$ e $Ne_h = 1$, $Ni_{p1} = Ni_{p2} = 500$ e $Ni_h = 1.000$). Os valores $A_{opt,n} = R_{opt,m} = 0$, $\gamma_{A,n} = \gamma_{R,m} = 1.0$ e $\sigma_s = 0.02$ permaneceram invariáveis. Cada simulação constou de 5.000 ciclos (representando 5.000 gerações das espécies interagentes), tendo como dados de saída para cada ciclo os valores fenotípicos de todos os indivíduos de cada espécie (A_n^i e R_m^j).

A dinâmica coevolutiva entre pares foi verificada pelo padrão da distribuição dos fenótipos (A_n^i e R_m^j) ao longo das gerações. Esses padrões foram determinados qualitativamente (identificação visual) como: Centralizado, Indefinido, Assimétrico, Oscilatório e Disruptivo (FIGURAS 1 e 2). Para os cenários com uma espécie parasita e uma hospedeira ($Ne_p = Ne_h = 1$), e duas parasitas e uma hospedeira ($Ne_p=2$, $Ne_h=1$), a caracterização do padrão levou em conta a distribuição fenotípica de hospedeiros e parasitos (FIGURA 1). Para os cenários com duas espécies hospedeiras e uma parasita ($Ne_p=1, Ne_h=2$), apenas a distribuição dos fenótipos dos hospedeiros foi usada para definir o padrão (FIGURA 2).

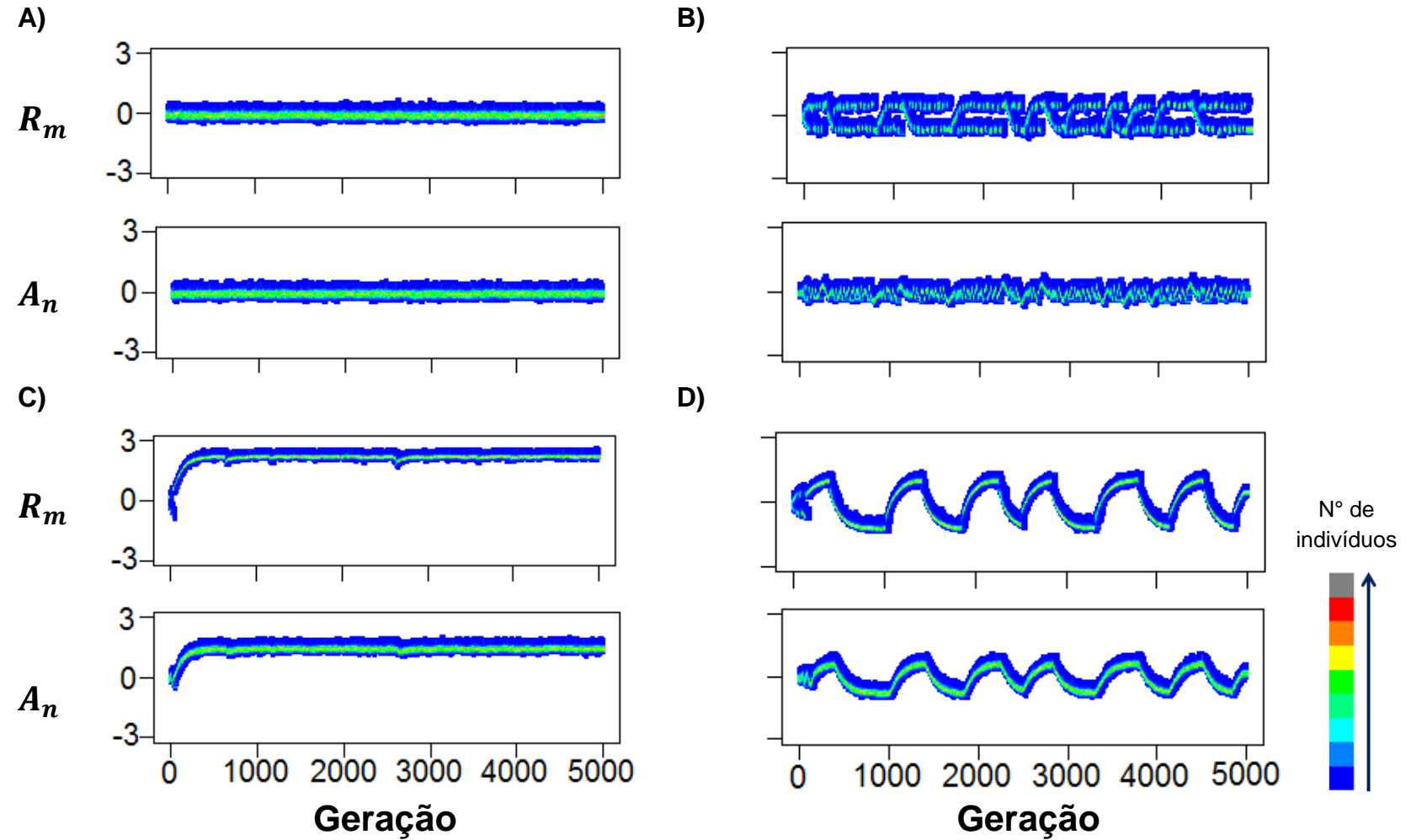


FIGURA 1 – Exemplos dos padrões quando $Ne_p = Ne_h = 1$: A) Centralizado, B) Indefinido, C) Assimétrico, e D) Oscilatório. Os padrões do cenário $Ne_p = 2$, $Ne_h = 1$ são similares, apenas apresentando uma espécie a mais de hospedeiro. R_m : distribuição fenotípica dos hospedeiros. A_n : distribuição fenotípica dos parasitos. As cores representam o número de indivíduos com o mesmo valor fenotípico.

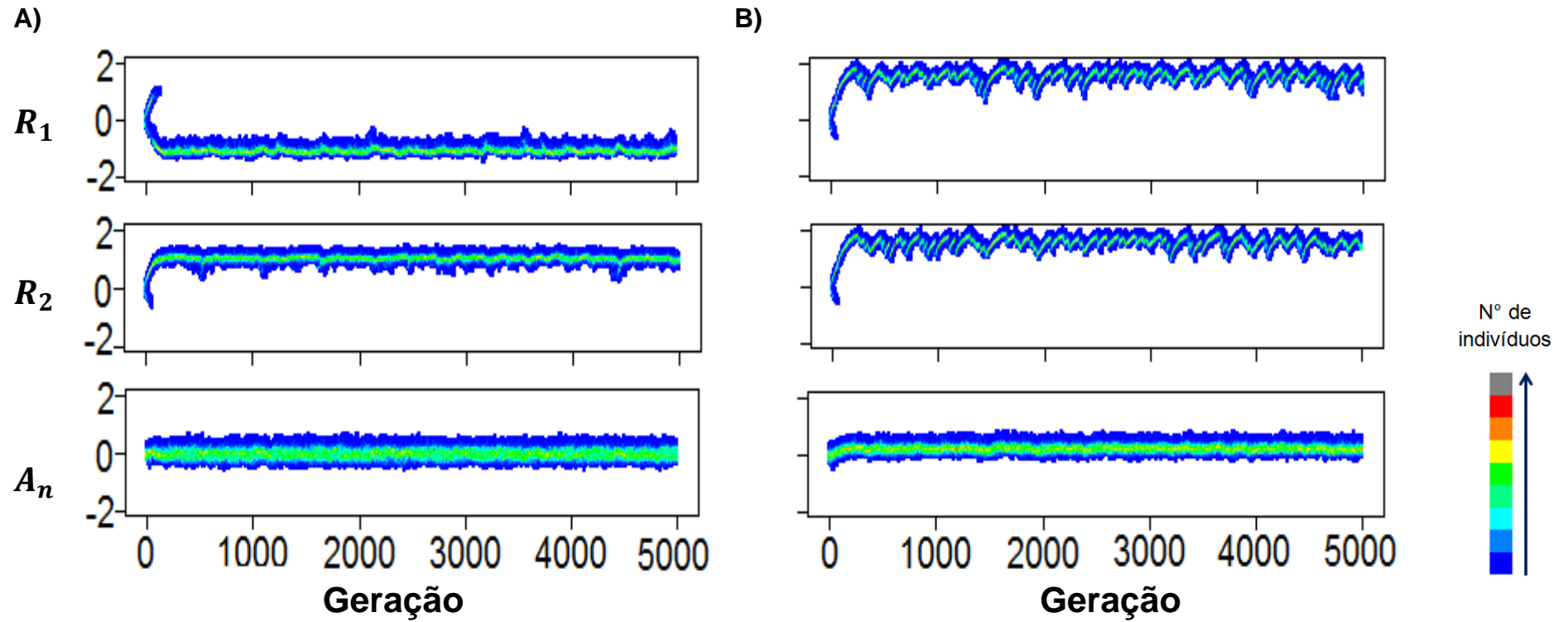


FIGURA 2 – Exemplos dos padrões quando $Ne_p = 1$, $Ne_h = 2$: A) Disruptivo, B) Assimétrico. R_1 e R_2 : distribuições fenotípicas das espécies 1 e 2 de hospedeiros, respectivamente. A_n : distribuição fenotípica dos parasitos. As cores representam o número de indivíduos com o mesmo valor fenotípico.

2.3 PADRÕES FENOTÍPICOS E ESTRUTURA DAS REDES EM COMUNIDADES

Os resultados da distribuição fenotípica das simulações da coevolução entre pares basearam as combinações de valores de intensidades de força de seleção pela interação (α e β) usadas nas simulações com várias espécies. Novamente, mantendo-se α invariável, fez-se uma varredura de valores de β (e vice-versa), mas mais cenários de N_{ata} foram investigados (TABELA 3). Para a construção dos padrões fenotípicos da coevolução em comunidades foram considerados os valores médios das espécies (agrupadas em assembleias de parasitos e hospedeiros), por geração.

Tabela 3. Combinações de intensidades de força de seleção pela interação (α e β) e número de hospedeiros sorteados para escolha do parasita (N_{ata}) utilizados nas simulações de comunidades várias espécies.

| Parâmetros | Valores | Combinações investigadas | | |
|------------|-----------|---|---|--------------|
| | | α | β | N_{ata} |
| α | 0.2 e 1.0 | - | 0, 0.5, 1.0, 1.5, 2.0, 2.5, 3.0, 3.5, 4.0, 4.5, 5.0 | 1, 3, 10, 30 |
| β | 0.2 e 1.0 | 0, 0.5, 1.0, 1.5, 2.0, 2.5, 3.0, 3.5, 4.0, 4.5, 5.0 | - | 1, 3, 10, 30 |

Cada combinação investigada (TABELA 3) constou de 3.000 ciclos, tendo como dados de saída para cada ciclo: a distribuição dos valores fenotípicos por espécie (A_n^i e R_m^j), o valor médio do fenótipo das espécies ($A_{med,n}$ para parasitos, $R_{med,m}$ para hospedeiros) e uma matriz quantitativa das interações. Em todas as simulações foram mantidos $Ne_p = Ne_h = 50$ e $Ni_p = Ni_h = 100$, totalizando 5.000 indivíduos parasitos e o mesmo número de hospedeiros. A fim de se verificar a sensibilidade do modelo a eventos aleatórios, foram realizadas duas simulações para cada combinação de α , β e N_{ata} (TABELA 3). Os valores $A_{opt,n} = R_{opt,m} = 0$, $\gamma_{A,n} = \gamma_{R,m} = 1.0$, $\sigma_s = 0.02$ permaneceram invariáveis.

Com os dados gerados pelas simulações com alta riqueza de espécies, foram calculadas as seguintes propriedades das redes: aninhamento (NODF), modularidade (Q_B), conectância (C) e índice de especialização (H'_2). Essas medidas foram repetidas para todos os ciclos, possibilitando o acompanhamento das mudanças na arquitetura das redes ao longo de um período equivalente a 3.000

gerações. Para o cálculo da conectância (C), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes, a matriz de interações foi transformada em matriz binária (ou seja, a ocorrência da interação foi levada em conta, mas não a sua frequência).

Aninhamento (NODF), conectância (C) e índice de especialização (H'_2) foram calculados com o programa R 3.1.1 (RCORE TEAM, 2013). Para o cálculo da conectância (C), cujo valor pode variar entre 0 e 1, foi quantificada a razão entre o número de ocorrências de interações entre espécies pelo número máximo de possíveis interações (50×50). Os cálculos do índice de especialização (H'_2) e do aninhamento (NODF) foram feitos com o uso do pacote *bipartite* (DORMANN; GRUBER; FRÜND, 2008), utilizando a função *H2fun* (DORMANN *et al.*, 2009) e *nested* (método *NODF2*), respectivamente. O valor de H'_2 pode variar de 0 a 1, desde a extrema generalização à extrema especialização, respectivamente. Por sua vez, o valor de NODF pode variar entre 0 e 100, sendo que NODF = 100 indica uma matriz perfeitamente aninhada.

A modularidade foi verificada através da métrica Q_B (BARBER, 2007), calculada com a utilização do programa MODULAR (MARQUITTI *et al.*, 2014). Q_B verifica o quanto as interações da rede ocorrem com mais frequência dentro de um módulo que entre dois módulos, comparando-a com uma rede aleatória que possua o mesmo número de interações (BARBER, 2007; NEWMAN; GIRVAN, 2004). Seu valor varia entre 0 (quando não há diferença em relação à distribuição aleatória) e 1.

Para se avaliar o impacto das intensidades de força de seleção pela interação (α e β) e da possibilidade de escolha de hospedeiro (N_{ata}) na arquitetura das redes, foi construído um modelo nulo no qual a quantidade de indivíduos de cada espécie e a quantidade de espécies foram mantidas iguais às do modelo principal ($N_{ip} = N_{ih} = 100$ e $N_{ep} = N_{eh} = 50$), mas com ataques aleatórios e sem pressão evolutiva imposta sobre os fenótipos. Observe-se que a quantidade de interações entre indivíduos (igual ao número total de indivíduos parasitos) e a dimensão das matrizes binárias (50×50) no modelo nulo são iguais às do modelo principal. Foram geradas 1.000 redes de interações pelo modelo nulo e o intervalo de confiança correspondente a 90% dos resultados de aninhamento (NODF), modularidade (Q_B), conectância (C) e índice de especialização (H'_2) destas redes foi utilizado para avaliar as medidas do modelo principal.

3 RESULTADOS

3.1 PADRÕES FENOTÍPICOS DA COEVOLUÇÃO ENTRE PARES

Com uma espécie em cada nível trófico ($Ne_p = Ne_h = 1$) e sem possibilidade de escolha de hospedeiro pelo parasito ($N_{ata} = 1$), as distribuições dos valores fenotípicos de ataque e resistência mantiveram-se no padrão Centralizado (FIGURA 1A) em quase todas as combinações de α e β (TABELA 4). Esse padrão é típico de situações nas quais a pressão seletiva devida à interação não é suficiente para sobrepor-se à seleção externa, por isso, os fenótipos mantêm-se no ótimo externo sem variações. Nas combinações nas quais as intensidades de força de seleção pela interação (α e β) superavam a intensidade de força de seleção externa ($\gamma_{A,n} = \gamma_{R,m} = 1.0$), as distribuições de fenótipos assumiram formas complexas, não sendo interpretadas como padrões estáveis (FIGURA 1B).

Ainda com $Ne_p = Ne_h = 1$, mas no cenário com escolha pelo parasito ($N_{ata} = 3$), dois padrões foram verificados: Assimétrico (FIGURA 1C) e Oscilatório (FIGURA 1D) – além de distribuições que não apresentaram padrões definidos (FIGURA 1B). Essas formas indefinidas foram encontradas nas regiões de transição entre o padrão Oscilatório e o Assimétrico, com o aumento das pressões de seleção. O padrão Assimétrico foi o caso mais comum (TABELA 5), com a ocorrência do Oscilatório restrita a combinações de baixos valores de β e altos valores de α , em comparação com $\gamma_{A,n}$ e $\gamma_{R,m}$ (TABELA 5).

TABELA 4 – Ocorrência dos padrões de distribuição de fenótipos dos hospedeiros para $Ne_p = Ne_h = 1; N_{ata} = 1$. Branco: Centralizado. Cinza: Indefinido.

| $\beta \rightarrow$ $\alpha \downarrow$ | 0 | 0.1 | 0.2 | 0.3 | 0.4 | 0.5 | 0.6 | 0.7 | 0.8 | 0.9 | 1.0 | 2.0 | 3.0 | 4.0 | 5.0 | 6.0 | 7.0 | 8.0 | 9.0 | 10 | |
|--|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----|--|
| 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 0.1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 0.2 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 0.3 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 0.4 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 0.5 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 0.6 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 0.7 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 0.8 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 0.9 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 1.0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 2.0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 3.0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 4.0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 5.0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 6.0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 7.0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 8.0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 9.0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 10 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

TABELA 5 - Ocorrência dos padrões de distribuição de fenótipos dos hospedeiros para $Ne_p = Ne_h = 1; N_{ata} = 3$. Branco: Centralizado. Cinza: Indefinido. Ponto: Assimétrico. X: Oscilatório.

| $\beta \rightarrow$ $\alpha \downarrow$ | 0 | 0.1 | 0.2 | 0.3 | 0.4 | 0.5 | 0.6 | 0.7 | 0.8 | 0.9 | 1.0 | 2.0 | 3.0 | 4.0 | 5.0 | 6.0 | 7.0 | 8.0 | 9.0 | 10 | |
|--|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----|---|
| 0 | | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • |
| 0.1 | | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • |
| 0.2 | | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • |
| 0.3 | | | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • |
| 0.4 | | | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • |
| 0.5 | | | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • |
| 0.6 | | | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • |
| 0.7 | | | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • |
| 0.8 | | | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • |
| 0.9 | | | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • |
| 1.0 | | X | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • |
| 2.0 | | X | | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • |
| 3.0 | | X | X | | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • |
| 4.0 | | X | X | | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • |
| 5.0 | | X | X | X | | | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • |
| 6.0 | | | X | X | X | | | | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • |
| 7.0 | | | X | X | X | X | X | | | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • |
| 8.0 | | | X | X | X | X | X | | | | | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • |
| 9.0 | | | X | X | X | X | | | | | | | • | • | • | • | • | • | • | • | • |
| 10 | | | X | X | X | X | | | | | | | | | • | • | • | • | • | • | • |

TABELA 7 - Ocorrência dos padrões de distribuição de fenótipos dos hospedeiros para $Ne_p = 1$; $Ne_h = 2$; $N_{ata} = 3$. Branco: Centralizado. Círculo: Disruptivo. Ponto: Assimétrico. Cinza escuro: Indefinido.

| $\beta \rightarrow$ $\alpha \downarrow$ | 0 | 0.1 | 0.2 | 0.3 | 0.4 | 0.5 | 0.6 | 0.7 | 0.8 | 0.9 | 1.0 | 2.0 | 3.0 | 4.0 | 5.0 | 6.0 | 7.0 | 8.0 | 9.0 | 10 | |
|--|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----|---|
| 0 | | ○ | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | ○ | • | • | • | • | • | • |
| 0.1 | | ○ | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | ○ | • | • | • | • | • | • |
| 0.2 | | ○ | ○ | • | • | • | • | • | • | • | ○ | • | • | • | ○ | • | • | • | • | • | • |
| 0.3 | | ○ | ○ | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | ○ | • | • | • | • | • | • |
| 0.4 | | ○ | ○ | • | • | ○ | • | ○ | ○ | • | • | • | ○ | • | ○ | • | • | • | • | • | • |
| 0.5 | | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | • | • | • | ○ | • | ○ | • | ○ | • | • | • | • | • | • |
| 0.6 | | ○ | ○ | ○ | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | ○ | • | • | • | • | • | • |
| 0.7 | | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | • | ○ | ○ | ○ | • | • | • | • | ○ | • | • | • | • | • | ■ |
| 0.8 | | ○ | ○ | ○ | ○ | • | • | • | ○ | ○ | • | • | • | • | ○ | • | • | • | • | • | ■ |
| 0.9 | | ○ | ○ | • | • | • | ○ | ○ | ○ | • | • | ○ | • | • | • | • | • | • | • | ■ | • |
| 1.0 | | ○ | ○ | • | • | ○ | ○ | • | • | • | ○ | • | • | • | • | • | ■ | • | ■ | • | • |
| 2.0 | | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | • | • | • | • | ○ | • | • | • | • | • | • | • |
| 3.0 | | ○ | ○ | ○ | ○ | • | ■ | • | • | • | • | • | ■ | ■ | • | • | • | • | • | • | • |
| 4.0 | | ○ | ○ | ■ | ■ | ■ | ■ | • | • | • | • | • | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | • | • | • |
| 5.0 | | ○ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | • | • | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | • | ■ |
| 6.0 | | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | • | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ |
| 7.0 | | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ |
| 8.0 | | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ |
| 9.0 | | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ |
| 10 | | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ |

Com duas espécies parasitas e uma hospedeira ($Ne_p = 2$, $Ne_h = 1$), os resultados foram muito semelhantes aos encontrados com uma espécie em cada nível trófico ($Ne_p = Ne_h = 1$), o que é demonstrado comparando-se as TABELAS 4 e 8 e TABELAS 5 e 9. Novamente, sem escolha ($N_{ata} = 1$), as distribuições dos fenótipos mantiveram-se centralizadas ou indefinidas (TABELA 8). Com escolha ($N_{ata} = 3$), ocorreram os padrões Centralizado, Assimétrico e Oscilatório (TABELA 9).

3.2 PADRÕES FENOTÍPICOS E CARACTERÍSTICAS DAS REDES NA COEVOLUÇÃO EM COMUNIDADES

No cenário sem escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 1$), os valores fenotípicos médios dos hospedeiros ($R_{med,m}$) e parasitos ($A_{med,n}$) mantiveram-se centralizados ou apresentaram o padrão Disruptivo (FIGURA 3). Mesmo com esses diferentes padrões de distribuição fenotípica, em todas as combinações de α e β as propriedades das redes obtidas (NODF, Q_B , H_2' e C) se encontraram dentro do intervalo de confiança obtido pelo modelo nulo, com ataques aleatórios e sem pressão evolutiva imposta sobre os fenótipos, como se vê um exemplo na FIGURA 4. Os resultados completos das distribuições fenotípicas e propriedades das redes podem ser consultados nos APÊNDICES.

Com $N_{ata} = 3$, o padrão típico da distribuição de valores fenotípicos médios na comunidade foi o disruptivo, com linhagens³ isoladas por todas as gerações (FIGURA 5A) ou com as espécies pertencentes a uma linhagem eventualmente deslocando-se para a outra (FIGURA 5B). Nesse cenário, houve o aparecimento de um novo padrão, com três linhagens (FIGURA 5C). O aninhamento (NODF) e a conectância (C) tenderam a valores menores do que os previstos pelo modelo nulo, enquanto a modularidade (Q_B) e a especialização (H_2') a valores maiores, mas a variação destes valores não acompanhou o aumento das intensidades das forças de seleção pela interação (FIGURA 6).

Quando o modelo permitiu que os parasitos definissem o hospedeiro mais adequado dentre 10 sorteados ($N_{ata} = 10$), a distribuição dos valores fenotípicos médios variou entre o padrão Disruptivo, o padrão Assimétrico e formas indefinidas (FIGURA 7). Novamente, NODF e C tenderam a valores menores do que os previstos pelo modelo nulo, e Q_B e H_2' a valores maiores, mas esse resultado não pôde ser diretamente relacionado ao aumento de α e β (FIGURA 8). Em algumas combinações de α e β os valores das propriedades das redes (NODF, Q_B , H_2' e C) se encontraram dentro do intervalo de confiança obtido pelo modelo nulo (FIGURA 8).

³ Chamamos de linhagem ao agrupamento de diversas espécies em torno de um mesmo valor fenotípico médio, verificado visualmente nos casos de padrão Disruptivo.

Para $N_{ata} = 30$, o padrão Assimétrico foi o mais comum, tendo ocorrido também o padrão Disruptivo e formas intermediárias (FIGURA 9). As propriedades de rede, em alguns casos, apresentaram a tendência de menores aninhamento (NODF) e conectância (C) e maiores modularidade (Q_B) e índice de especialização (H_2) que os valores obtidos pelo modelo nulo, porém, resultados explicáveis pelo modelo nulo foram comuns (FIGURA 10).

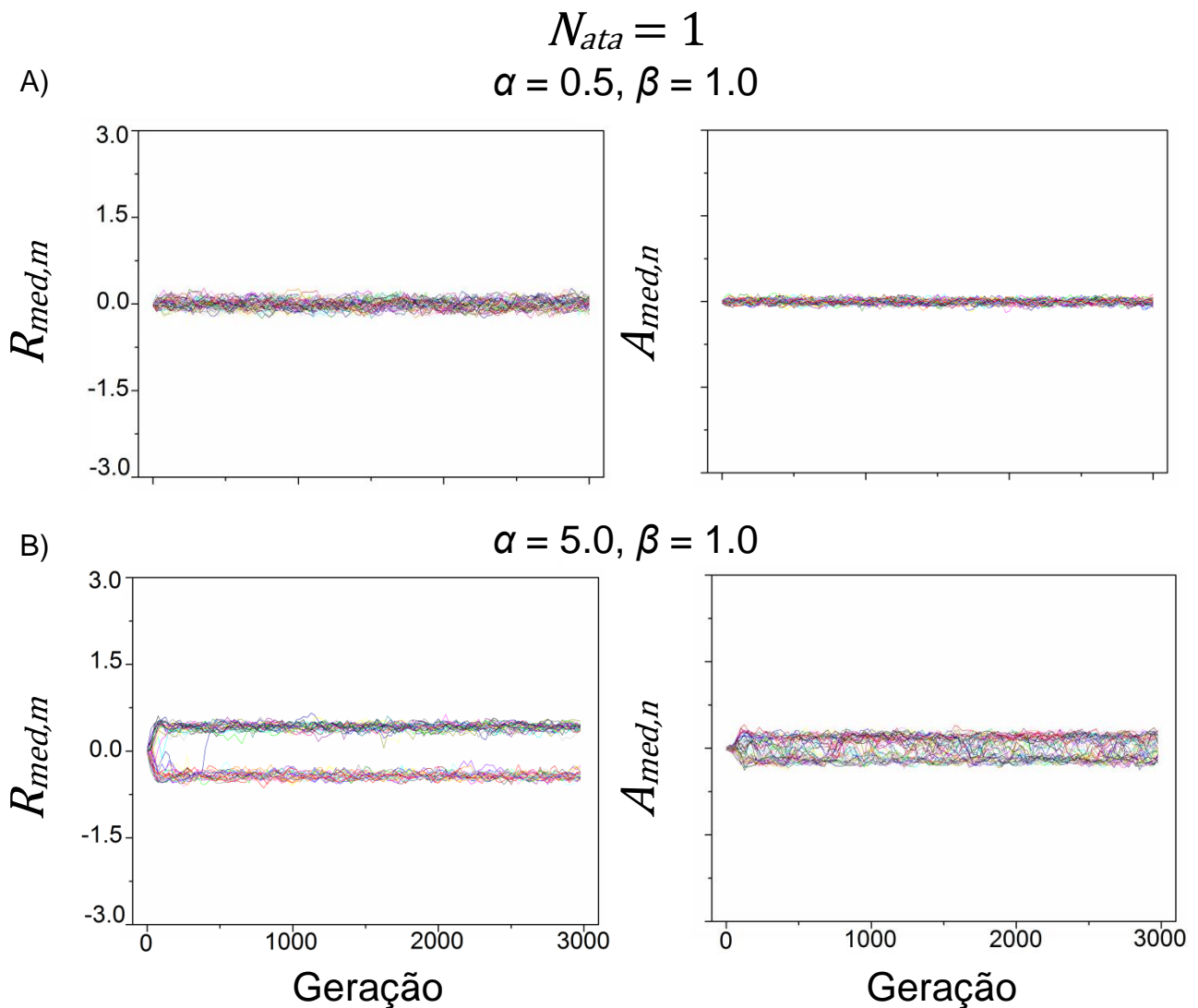


FIGURA 3 – Exemplos de padrões de distribuições dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário sem escolha ($N_{ata} = 1$), ao longo de 3.000 gerações. Nas ordenadas, os valores fenotípicos médios. Cada linha colorida representa o fenótipo médio de uma espécie. A) Padrão Centralizado ($\alpha = 0.5, \beta = 1.0$). B) Padrão Disruptivo ($\alpha = 5.0, \beta = 1.0$). α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros). A escala foi escolhida para facilitar a comparação com as FIGURAS 5, 7 e 9. Para os resultados de todas as combinações de α e β , verificar o APÊNDICE 1.

$$N_{ata} = 1, \alpha = 0.2$$

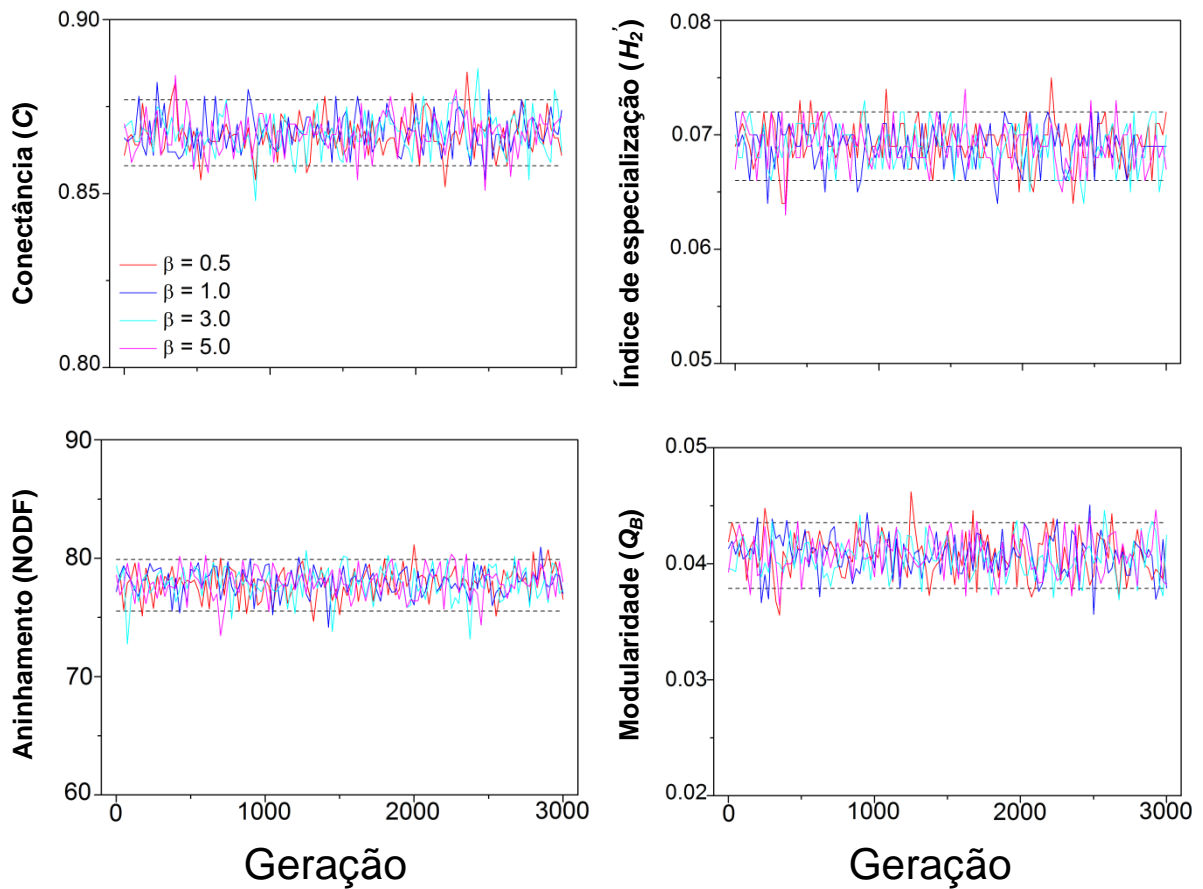


FIGURA 4 – Exemplos dos valores de conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes ao longo de 3.000 gerações no cenário sem escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 1$). $\alpha = 0.2$, $\beta = 0.5$ (vermelho), 1.0 (azul escuro), 3.0 (azul claro) e 5.0 (rosa). As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo num intervalo de confiança de 90%. A escala foi escolhida para facilitar a visualização do espaço nulo. Para os resultados de todas as combinações de α e β , verificar o APÊNDICE 2.

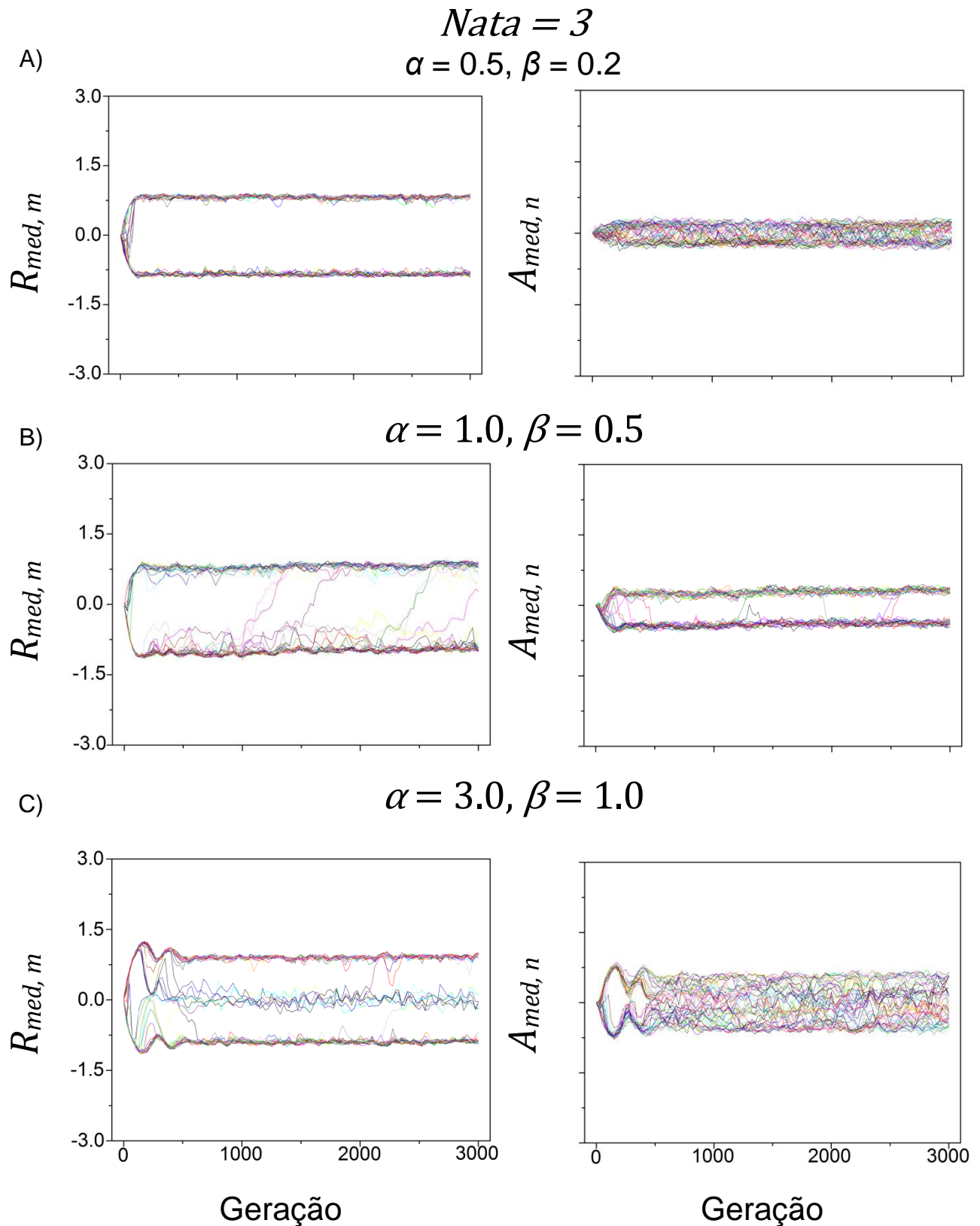


FIGURA 5 – Exemplos de padrões de distribuições dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário com escolha ($Nata = 3$), ao longo de 3.000 gerações. Nas ordenadas, valores fenotípicos médios. Cada linha colorida representa uma espécie. A) Disruptivo sem troca de linhagem ($\alpha = 0.5, \beta = 0.2$). B) Disruptivo com troca de linhagem ($\alpha = 1.0, \beta = 0.5$). C) Disruptivo com linhagem centralizada ($\alpha = 3.0, \beta = 1.0$). α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros). Escala definida para facilitar a comparação com as FIGURAS 3, 7 e 9. Para os resultados de todas as combinações de α e β , verificar o APÊNDICE 1.

$$N_{ata} = 3, \beta = 1.0$$

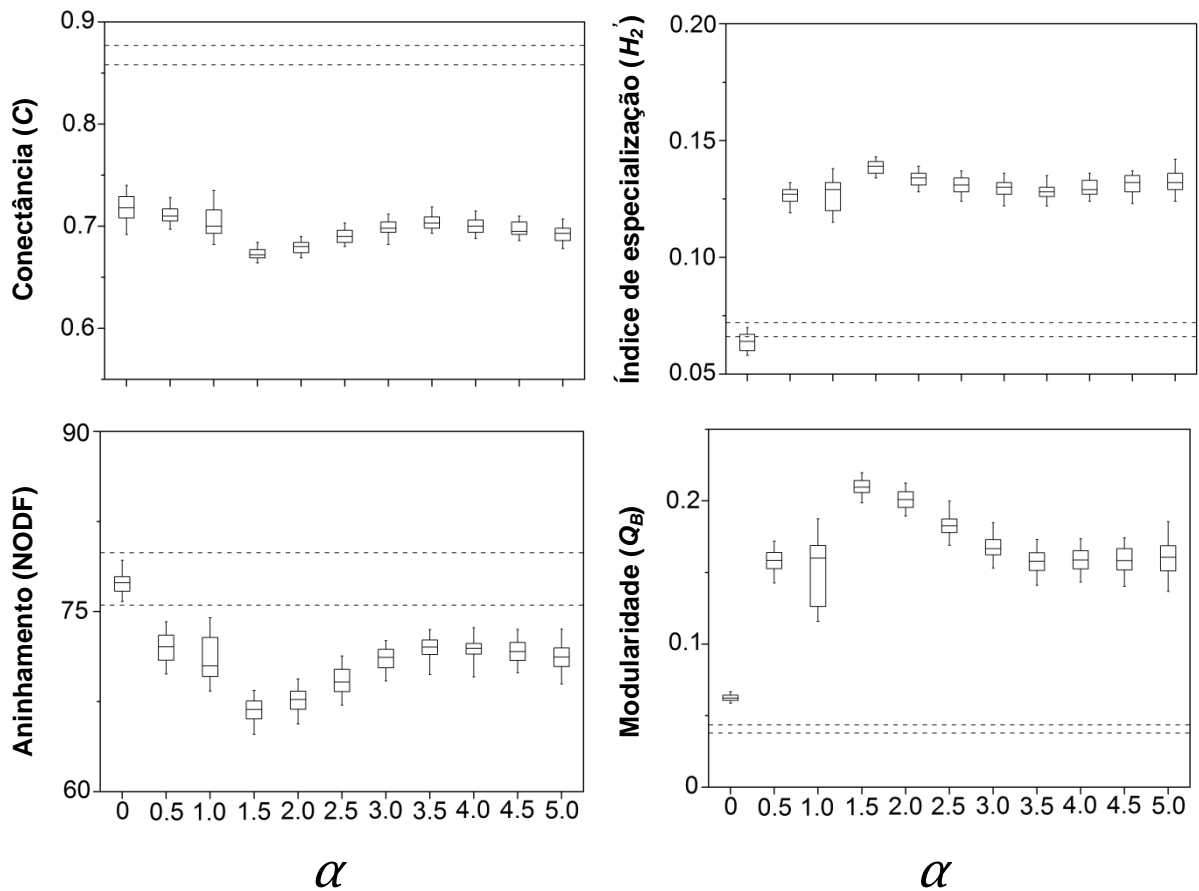


FIGURA 6 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 3$). Intensidade da força de seleção pela interação sobre os hospedeiros invariável ($\beta = 1.0$). Nos eixos das abcissas, os valores da intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (α). As caixas representam 50% dos resultados para as últimas 2.000 gerações; as extremidades, 90%; as linhas horizontais, a média. As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo com intervalo de confiança de 90%. As primeiras 1000 gerações foram desconsideradas para evitar estados transitórios. A escala foi escolhida para facilitar a comparação com as FIGURAS 8 e 10. Para os resultados de todas as combinações de α e β , verificar o APÊNDICE 3.

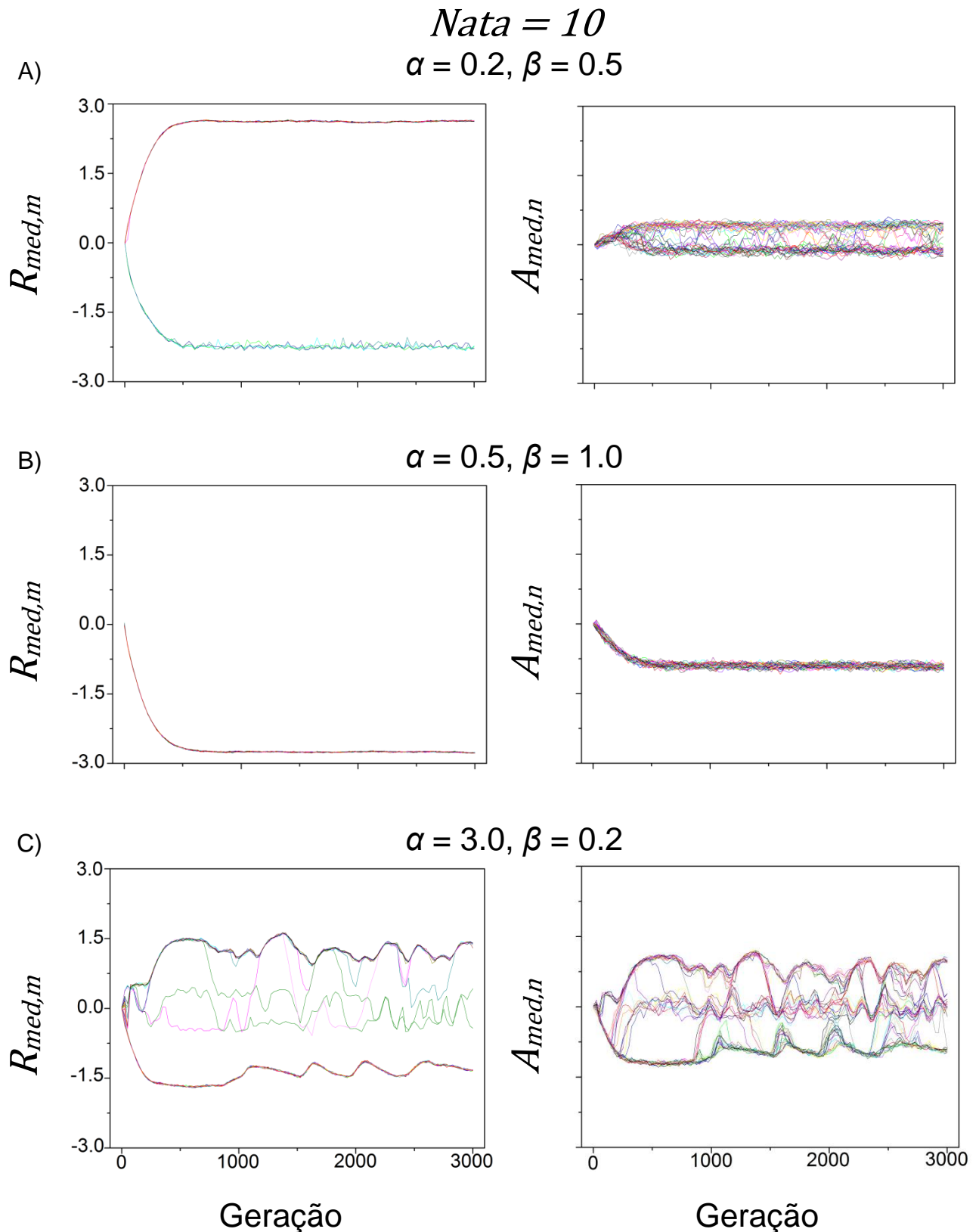


FIGURA 7 – Exemplos de distribuições dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário $N_{ata} = 10$, ao longo de 3.000 gerações. A) Disruptivo ($\alpha = 0.2, \beta = 0.5$). B) Assimétrico ($\alpha = 0.5, \beta = 1.0$). C) Indefinido ($\alpha = 3.0, \beta = 0.2$). Nas ordenadas, valores fenotípicos médios. Cada linha colorida representa uma espécie. α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros). A escala foi escolhida para facilitar a comparação com as FIGURAS 3, 5 e 9. Para todas as combinações de α e β , verificar o APÊNDICE 1.

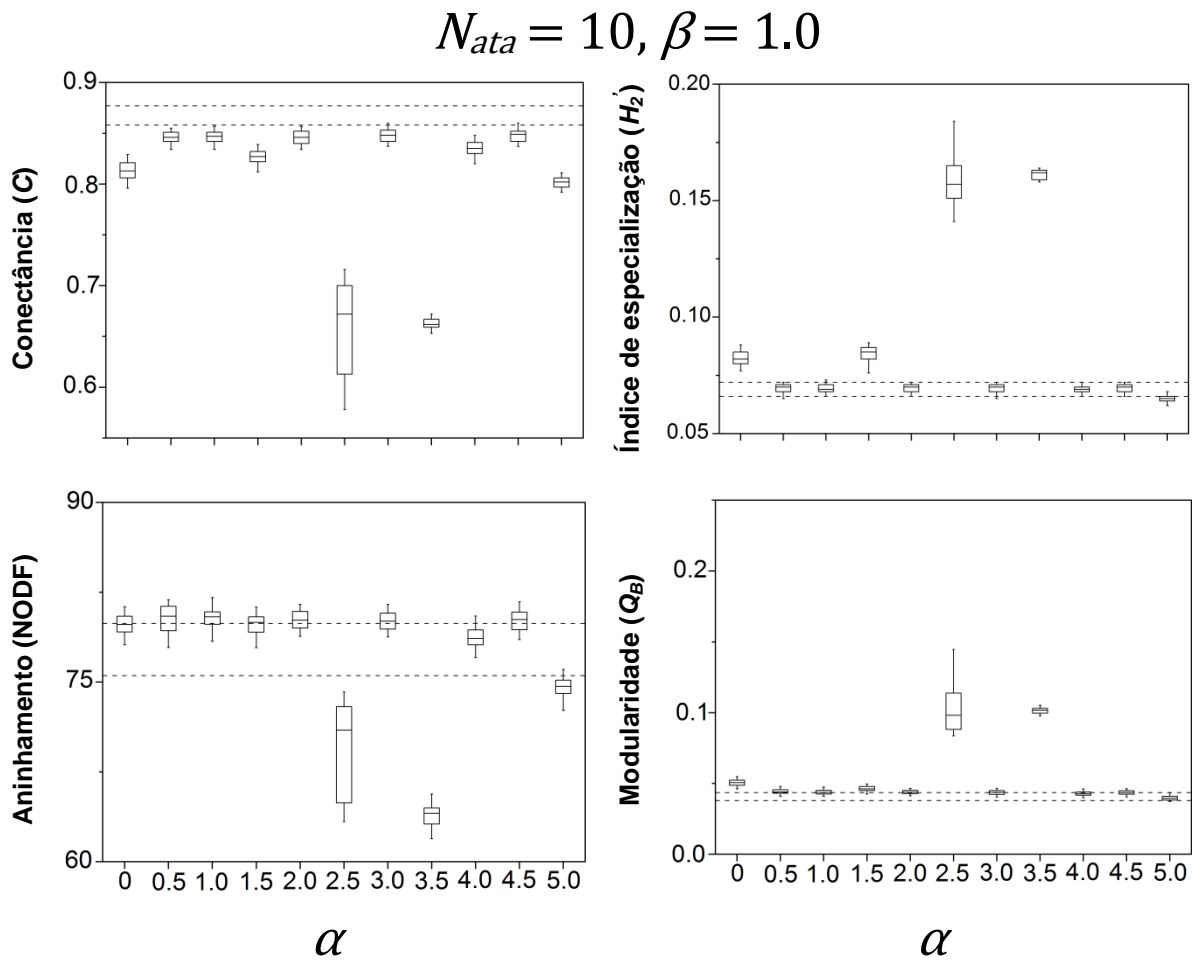


FIGURA 8 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 10$). Intensidade da força de seleção pela interação sobre os hospedeiros invariável ($\beta = 1.0$). Nos eixos das abscissas, os valores da intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (α). As caixas representam 50% dos resultados para as últimas 2.000 gerações; as extremidades, 90%; as linhas horizontais, a média. As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo com intervalo de confiança de 90%. As primeiras 1000 gerações foram desconsideradas para evitar estados transitórios. A escala foi escolhida para facilitar a comparação com as FIGURAS 6 e 10. Para os resultados de todas as combinações de α e β , verificar o APÊNDICE 3.

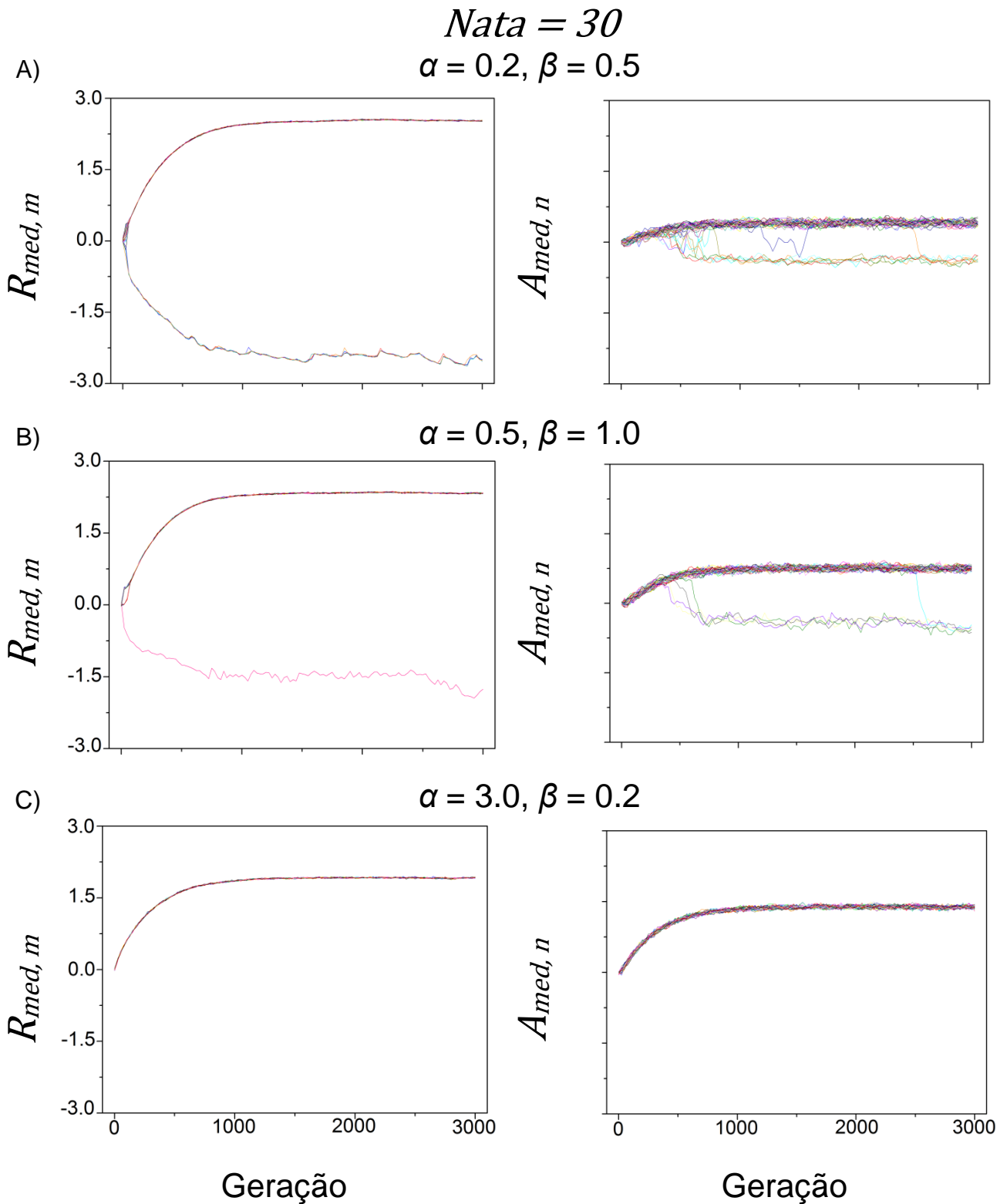


FIGURA 9 – Exemplos de distribuições dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário com escolha ($N_{ata} = 30$), ao longo de 3.000 gerações. Cada linha colorida representa uma espécie. A) Disruptivo ($\alpha = 0.2, \beta = 0.5$). B) Assimétrico ($\alpha = 0.5, \beta = 1.0$). C) Indefinido ($\alpha = 3.0, \beta = 0.2$). Nas ordenadas, valores fenotípicos médios. α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros). A escala foi escolhida para facilitar a comparação com as FIGURAS 3, 5 e 7. Para todas as combinações de α e β , verificar o APÊNDICE 1.

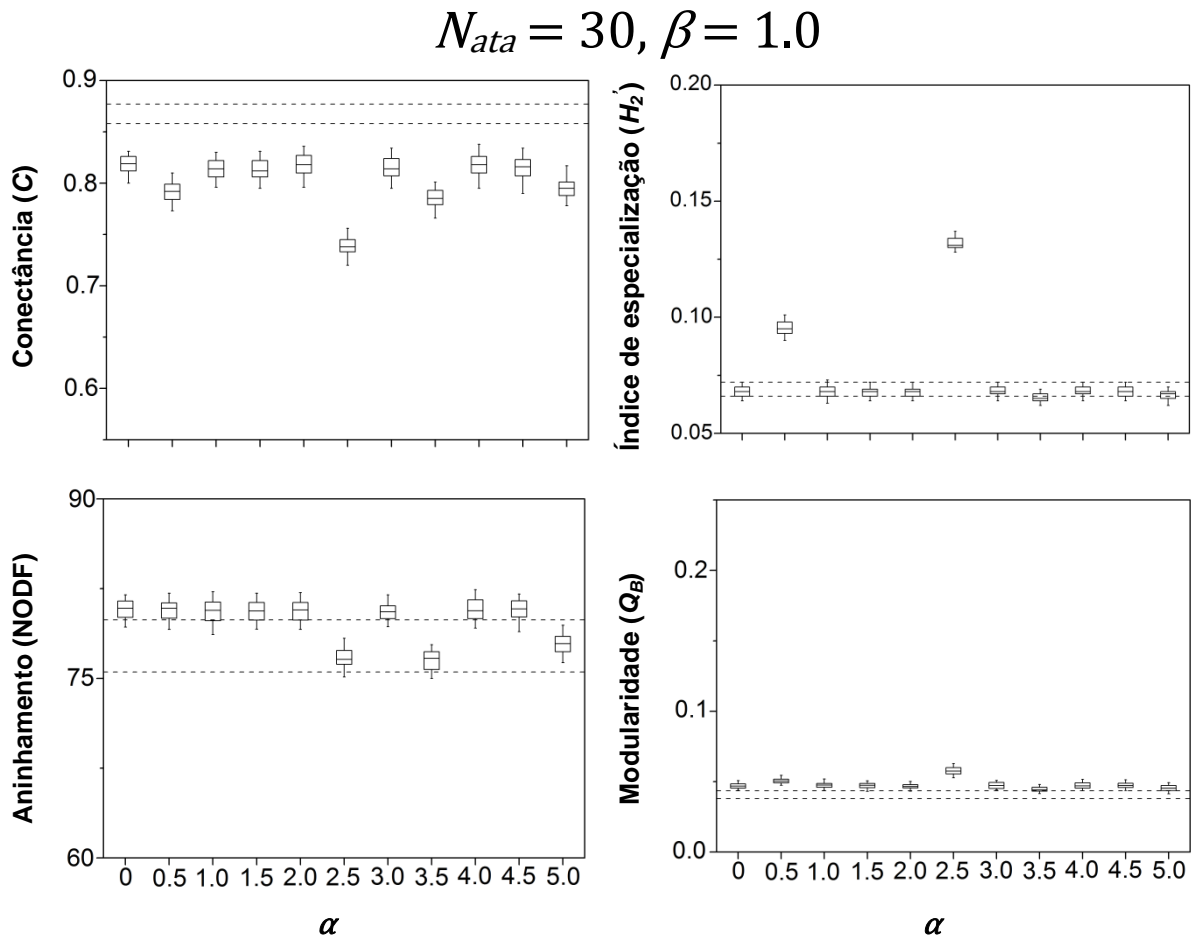


FIGURA 10 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 30$). Intensidade da força de seleção pela interação sobre os hospedeiros invariável ($\beta = 1.0$). Nos eixos das abscissas, os valores da intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (α). As caixas representam 50% dos resultados para as últimas 2.000 gerações; as extremidades, 90%; as linhas horizontais, a média. As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo com intervalo de confiança de 90%. As primeiras 1000 gerações foram desconsideradas para evitar estados transitórios. A escala foi escolhida para facilitar a comparação com as FIGURAS 6 e 8. Para os resultados de todas as combinações de α e β , verificar o APÊNDICE 3.

4 DISCUSSÃO

4.1 MODELAGEM MATEMÁTICA

A construção de um modelo matemático passa, necessariamente, pela simplificação de algumas características do sistema modelado. Em nosso modelo, isso ocorre ao ignorarmos os mecanismos genéticos por trás da coevolução e relacionarmos diretamente fenótipo e aptidão. Isso é justificado pela falta de conhecimento desses mecanismos e pela complexidade de incorporá-los, se conhecidos (ABRAMS, 2001). Em outra simplificação, a manutenção de populações constantes e iguais impede a emergência de dinâmicas dependentes de densidade, extinções e competição entre as espécies. Por outro lado, permite a interpretação dos resultados sem efeitos devidos às abundâncias. Herança assexuada e equivalência entre gerações de parasitos e hospedeiros também simplificam o modelo e facilitam a análise dos efeitos das variáveis focadas: sensibilidade à força de seleção pela interação e comportamento de escolha pelo parasito.

Os parâmetros de sensibilidade ao ajuste fenotípico da interação (α e β) e ao fenótipo ótimo externo ($\gamma_{A,n}$ e $\gamma_{R,m}$) podem ser compreendidos como análogos a medidas empíricas de força de seleção (LANDE; ARNOLD, 1983; ARNOLD; WADE, 1984), embora não seja escopo deste trabalho a aplicação do modelo em estudos empíricos. Implicitamente, nosso modelo incorpora a competição intraespecífica e considera o espaço homogêneo. A primeira se faz pela descendência proporcional ao valor adaptativo de cada indivíduo; o segundo, pela igual probabilidade que um indivíduo de um nível trófico tem de interagir com qualquer indivíduo do outro nível (desconsiderando a escolha pelo ajuste fenotípico). Sabe-se que a falta de heterogeneidade espacial altera os resultados possíveis tanto sob o ponto de vista matemático (DURRET; LEVIN, 1994) como biológico (THOMPSON, 2005). Porém, como todas as simplificações assinaladas, a homogeneidade espacial é justificada pela estratégia de se construir um modelo a partir de suas variações mais simples. É exatamente a eventual discrepância entre resultados de modelos e o conhecimento empírico que indica como a complexidade natural deve ser incorporada à modelagem (LEVINS, 1966).

4.2 DINÂMICAS COEVOLUTIVAS ENTRE PARES: SURGIMENTO DO PADRÃO ASSIMÉTRICO

As simulações entre pares demonstraram que o comportamento de escolha pode alterar os padrões fenotípicos e, portanto, modificar a dinâmica coevolutiva entre as espécies. Nos cenários com uma espécie de hospedeiros ($Ne_p = Ne_h = 1$; $Ne_p = 2$, $Ne_h = 1$), a possibilidade de escolha pelo parasito levou aos padrões Oscilatório e Assimétrico, não verificados no cenário sem escolha (TABELAS 4, 5, 8 e 9). O surgimento do padrão Oscilatório já foi descrito como dependente de um nível intermediário de eficiência de ataque pelos parasitos e da relação entre as intensidades de força de seleção pela interação sobre parasitos e hospedeiros (DIECKMANN; MARROW; LAW, 1995). Em nosso modelo, essas condições foram observadas no cenário com escolha ($N_{ata} = 3$), em diferentes combinações de α e β .

O padrão Assimétrico foi sempre visto na estratégia com escolha e nunca na estratégia sem escolha. Este resultado levou à pergunta: por que o padrão Assimétrico está presente apenas nos casos em que o parasito escolhe o hospedeiro? Para respondê-la, uma busca mais detalhada em que consideramos variações deste modelo e um tratamento analítico foram feitos, em um trabalho que está em fase de redação (ARAÚJO, 2015).

O padrão Assimétrico não era esperado e reflete um novo mecanismo gerador de evolução direcionada, cuja dinâmica requer a incorporação do comportamento de escolha atuando em conjunto com a coevolução (ARAÚJO *et al.*, 2015). Embora a dinâmica coevolutiva de antagonismo atenuado leve a um padrão semelhante, o seu mecanismo depende da existência de uma seleção unidirecional e condições complexas (THOMPSON, 2005). Aqui, a assimetria na distribuição dos fenótipos surge em um modelo simples com seleção não direcional.

É o efeito conjunto das intensidades de forças de seleção (α , β , $\gamma_{A,n}$ e $\gamma_{R,m}$) e do comportamento de escolha pelos parasitos (N_{ata}) que determina o surgimento dos padrões Oscilatório ou Assimétrico nos cenários com uma espécie de hospedeiros ($Ne_p = Ne_h = 1$; $Ne_p = 2$, $Ne_h = 1$). O mecanismo que leva a esses padrões é ilustrado na FIGURA 11. Se a população de hospedeiros assume um valor fenotípico estável que evita o ajuste máximo com os parasitos, mas é distante do fenótipo externo ótimo, hospedeiros que apresentem mutações que os

aproximem do fenótipo externo ótimo só deixarão descendentes se não forem atacados pelos parasitos, ou em certas combinações de α e β , caso atacados (FIGURA 11). Se os mutantes conseguirem deixar descendentes, surge o padrão Oscilatório, caso contrário, surge o padrão Assimétrico (FIGURA 11).

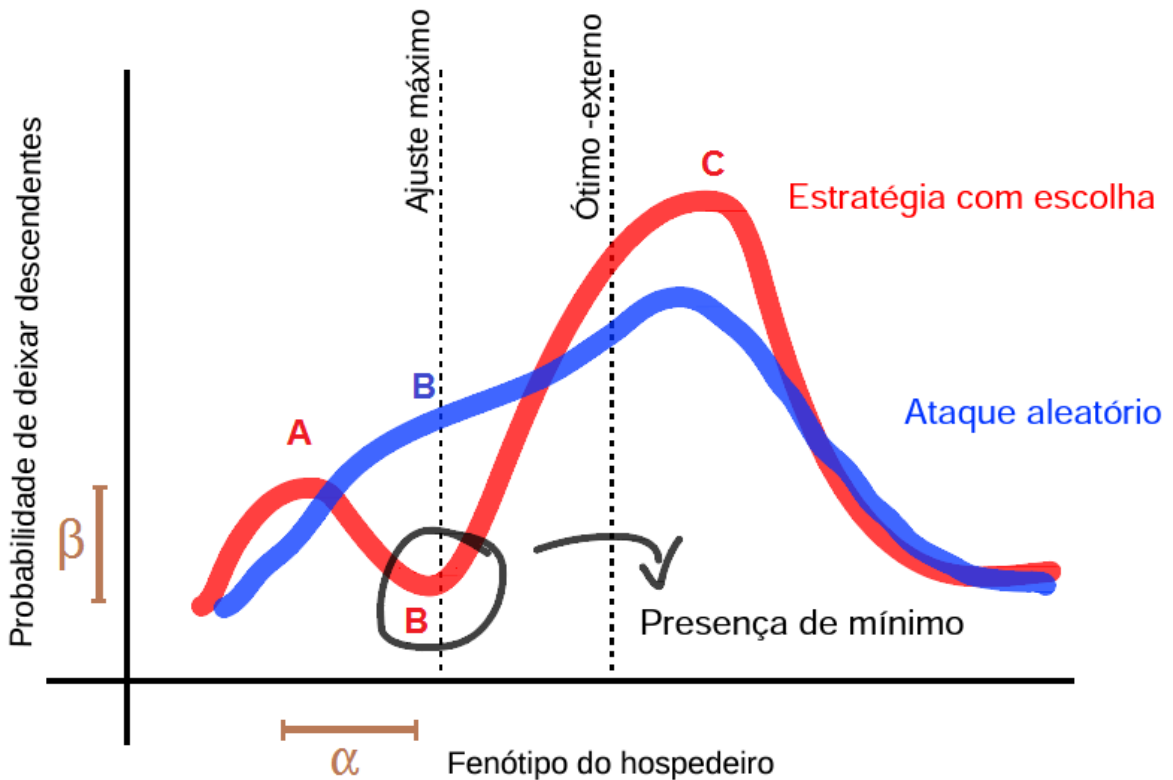


FIGURA 11 – Mecanismo de formação do padrão Assimétrico. Estando a população de hospedeiros estabilizada em determinado fenótipo (A), a possibilidade de evolução para um novo fenótipo estável (C) requer a passagem pelo fenótipo de ajuste máximo com os parasitos (B). Quando os parasitos possuem a estratégia de ataques com escolha (linha vermelha), a passagem por B implica em probabilidade mínima de deixar descendentes, uma vez que os hospedeiros com ajuste máximo invariavelmente serão atacados. Quando os ataques são aleatórios (linha azul), a passagem é possível, pois nem todos os hospedeiros com ajuste máximo são atacados. Havendo escolha, maiores valores de β diminuem a probabilidade de deixar descendentes em B (aumentam a distância entre A e B no eixo das ordenadas), dificultando a passagem dos hospedeiros; e maiores valores de α diminuem a diferença entre os valores fenotípicos em A e B (diminuem a distância entre A e B no eixo das abscissas), facilitando a passagem dos hospedeiros.

Também no cenário com duas espécies de hospedeiros ($N_{ep} = 1$, $N_{eh} = 2$), a escolha alterou os padrões fenotípicos. Nesse caso, o modelo tornou-se sensível a eventos aleatórios e os resultados demonstraram que o padrão Assimétrico pode surgir também em dinâmicas coevolutivas disruptivas. Entretanto, o que chamamos de padrão Disruptivo é o aparecimento de distintas linhagens fenotípicas em diferentes populações, embora este padrão seja comumente usado para descrever o surgimento de linhagens em uma mesma população (BROWN; VINCENT, 1992).

4.3 CARACTERÍSTICAS DAS REDES NA COEVOLUÇÃO EM COMUNIDADES

4.3.1 A COEVOLUÇÃO NÃO É CONDIÇÃO SUFICIENTE PARA ALTERAR A ARQUITETURA DAS REDES ANTAGONISTAS

A existência de processos coevolutivos não foi suficiente para influenciar a arquitetura das redes (FIGURA 4). No cenário onde há coevolução, mas não há possibilidade de escolha ($N_{ata} = 1$), as propriedades das redes foram suficientemente explicadas pelo modelo nulo (sem coevolução), não importando a intensidade das forças de seleção pela interação (α e β). Em nosso modelo de interações antagonistas, a alteração das propriedades das redes devida à coevolução depende da possibilidade de escolha por parte dos parasitos, mesmo em casos em que as forças de seleção geram linhagens distintas entre os hospedeiros (FIGURA 3B). Isso é diferente do observado em modelo de redes mutualistas, no qual a coevolução pode alterar os valores de aninhamento e conectância, bem como os padrões de distribuição dos caracteres interagentes (NUISMER; JORDANO; BASCOMPTE, 2013).

Mesmo quando a busca ativa pelos parasitos esteve presente ($N_{ata} = 10$ e $N_{ata} = 30$), surgiram redes cujas propriedades são explicadas pelo modelo nulo em diversas combinações de α e β (FIGURAS 8 e 10). Embora não fosse esperado, esse resultado deve ser interpretado à luz das simplificações assumidas no modelo. Particularmente, ao fato de as interações serem impostas a todos os parasitos, mesmo com baixo ajuste fenotípico e alta pressão de seleção. Como as métricas das redes são calculadas com dados das interações (presença ou ausência, para C , $NODF$ e Q_B ; e frequências, para H_2') e não dos valores adaptativos, todas as interações agregam o mesmo peso aos cálculos.

4.3.2 INTERAÇÕES SUJEITAS A ALTAS FORÇAS DE SELEÇÃO COEVOLUTIVA PODEM GERAR REDES APARENTEMENTE ALEATÓRIAS

Fortes pressões coevolutivas podem estar presentes em redes aparentemente aleatórias (FIGURAS 4, 8 e 10). Esse resultado é ainda mais marcante quando ao parasito não é permitido selecionar seu hospedeiro (FIGURA 4). A ausência da capacidade de busca ativa pelos parasitos impediu a emergência de características topológicas típicas de coevolução antagonista.

Nos casos em que a coevolução alterou a estrutura das redes, isso não se deu em acordo com o aumento da força de seleção. Quando o comportamento de escolha foi incorporado ($N_{ata} = 3, 10$ e 30), as redes apresentaram as tendências esperadas para redes antagonistas: maiores modularidade e especialização, e menores aninhamento e conectância (GUIMARÃES *et al.*, 2006; LEWINSOHN *et al.*, 2006), em relação ao modelo nulo. Porém, as variações não foram diretamente relacionadas às intensidades da força de seleção pela interação (FIGURAS 6, 8 e 10).

5 CONCLUSÃO

Apesar das simplificações assumidas na construção do modelo, ele revelou que o comportamento de busca ativa pelos parasitos pode alterar as propriedades das redes e os padrões de distribuição de fenótipos das espécies interagentes. Os resultados da coevolução mostraram-se dependentes desse comportamento.

Foram alcançados três resultados principais, que podem gerar novas investigações futuras: 1) a emergência do padrão assimétrico de distribuição de fenótipos, cujo mecanismo gerador ainda não havia sido apontado; 2) a verificação de que redes antagonistas com arquitetura explicável por interações aleatórias podem ser formadas por interações com alta pressão de seleção coevolutiva; e 3) a demonstração de que as características típicas de redes antagonistas (alta modularidade e especialização, baixo aninhamento e conectância) não são diretamente proporcionais ao aumento da força de seleção pela interação. Os resultados conduzem à sugestão de que futuros trabalhos aprofundem a investigação sobre o papel do comportamento de escolha em redes antagonistas. A incorporação da heterogeneidade ambiental e de dinâmicas populacionais também pode contribuir para o desenvolvimento do modelo e suas aplicações.

REFERÊNCIAS

- ABRAMS, P. A.. Modelling the adaptive dynamics of traits involved in inter and intraspecific interactions. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 4, n. 2, p.166-175, abr. 2001.
- ALMEIDA-NETO, Mário *et al.* A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. **Oikos**, [S. l.], v. 117, n. 8, p.1227-1239, 21 maio 2008. Disponível em: < <http://goo.gl/XPnLVx> >. Acesso em: 12 jan. 2015.
- ALTHOFF, David M.; SEGRAVES, Kari A.; JOHNSON, Marc T. J.. Testing for coevolutionary diversification: linking pattern with process. **Trends In Ecology & Evolution**, [S. l.], v. 29, n. 2, p.82-89, fev. 2014. Disponível em: < <http://goo.gl/oJ30SH> >. Acesso em: 9 jan. 2015.
- ALTIZER, Sonia; HARVELL, Drew; FRIEDLE, Elizabeth. Rapid evolutionary dynamics and disease threats to biodiversity. **Trends In Ecology & Evolution**, [S. l.], v. 18, n. 11, p.589-596, nov. 2003. Disponível em: <<http://goo.gl/qWVRRm>>. Acesso em: 12 fev. 2015.
- AMARAL, Luis A. Nunes *et al.* Classes of small-world networks. **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, [S. l.], v. 97, n. 21, p.11149-11152, 26 set. 2000. Disponível em: <www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.200327197>. Acesso em: 5 mar. 2015.
- ARAÚJO, Sabrina B. L. *et al.* Asymmetrical coevolutionary pattern can result from prey choice. [S. l.], 2015.
- ARNOLD, Stevan J.; WADE, Michael J.. On the Measurement of Natural and Sexual Selection: Theory. **Evolution**, [S. l.], v. 38, n. 4, p.709-719, jul. 1984. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/2408383>>. Acesso em: 12 fev. 2015.
- ATMAR, Wirt; PATTERSON, Bruce D.. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. **Oecologia**, [S. l.], v. 96, n. 3, p.373-382, mar. 1993.
- AVILÉS, Jesús M. *et al.* Rapid increase in cuckoo egg matching in a recently parasitized reed warbler population. **Journal Of Evolutionary Biology**, [S. l.], v. 19, n. 6, p.1901-1910, nov. 2006. Disponível em: <<http://goo.gl/qu6VfG>>. Acesso em: 12 mar. 2015.
- AVILÉS, Jesús M. *et al.* Egg phenotype matching by cuckoos in relation to discrimination by hosts and climatic conditions. **Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences**, [S. l.], v. 279, n. 1735, p.1967-1976, 5 abr. 2012. Disponível em: <<http://goo.gl/4h6ZEB>>. Acesso em: 3 fev. 2015.

BARBER, Michael J.. Modularity and community detection in bipartite networks. **Physical Review e (Statistical, Nonlinear, And Soft Matter Physics)**, [S. l.], v. 76, n. 6, p.1-11, 7 dez. 2007. Disponível em: <<http://goo.gl/mpRC3n>>. Acesso em: 12 jan. 2015.

BASCOMPTE, Jordi *et al.* The nested assembly of plant--animal mutualistic networks. **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, [S. l.], v. 100, n. 16, p.9383-9387, ago. 2003.

BENKMAN, C. W.; PARCHMAN, T. L.. When directional selection reduces geographic variation in traits mediating species interactions. **Ecology And Evolution**, [s. l.], v. 3, n. 4, p.961-970, abr. 2013. Disponível em: <<http://goo.gl/NMD0iD>>. Acesso em: 3 fev. 2015.

BERENBAUM, M.. Coumarins and caterpillars: a case for coevolution. **Evolution**, [S. l.], v. 37, n. 1, p.163-179, jan. 1983. Disponível em: <<http://goo.gl/kvokfK>>. Acesso em: 12 fev. 2015.

BLÜTHGEN, Nico. Why network analysis is often disconnected from community ecology: a critique and an ecologist's guide. **Basic And Applied Ecology**, [S. l.], v. 11, n. 3, p.185-195, maio 2010. Disponível em: <<http://goo.gl/PHhKGn>>. Acesso em: 3 fev. 2015.

BLÜTHGEN, Nico; MENZEL, Florian; BLÜTHGEN, Nils. Measuring specialization in species interaction networks. **BMC Ecology**, [S. l.], v. 6, n. 1, p.1-12, 14 ago. 2006.

BLÜTHGEN, Nico *et al.* What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits. **Ecology**, [S. l.], v. 89, n. 12, p.3387-3399, dez. 2008. Disponível em: <<http://goo.gl/d8TA0S>>. Acesso em: 12 jan. 2015.

BROWN, Joel S.; VINCENT, Thomas L.. Organization of predator-prey communities as an evolutionary game. **Evolution**, [S. l.], v. 46, n. 5, p.1269-1283, out. 1992. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/2409936>>. Acesso em: 3 jan. 2015.

BUCKLING, Angus; RAINEY, Paul B.. Antagonistic coevolution between a bacterium and a bacteriophage. **Proceedings Of The Royal Society Of London B: Biological Sciences**, [S. l.], v. 269, n. 1494, p.931-936, 7 maio 2002. Disponível em: <<http://goo.gl/YekmPt>>. Acesso em: 5 fev. 2015.

CARSTENSEN, Daniel W. *et al.* Biogeographical modules and island roles: a comparison of Wallacea and the West Indies. **Journal Of Biogeography**, [S. l.], v. 39, n. 4, p.739-749, abr. 2012. Disponível em: <<http://goo.gl/1hjj5K>>. Acesso em: 8 mar. 2015.

CLEAVELAND, S.; LAURENSEN, M. K.; TAYLOR, L. H.. Diseases of humans and their domestic mammals: pathogen characteristics, host range and the risk of emergence. **Philosophical Transactions Of The Royal Society B: Biological Sciences**, [S. l.], v. 356, n. 1411, p.991-999, jul. 2001. Disponível em: <<http://goo.gl/or6ISQ>>. Acesso em: 12 fev. 2015.

DANIELI-SILVA, Aline *et al.* Do pollination syndromes cause modularity and predict interactions in a pollination network in tropical high-altitude grasslands? **Oikos**, [S. l.], v. 121, n. 1, p.35-43, jan. 2012. Disponível em: <<http://goo.gl/MHRGwz>>. Acesso em: 8 abr. 2015.

DIECKMANN, Ulf; MARROW, Paul; LAW, Richard. Evolutionary cycling in predator-prey interactions: population dynamics and the Red Queen. **Journal Of Theoretical Biology**, [S. l.], v. 176, n. 1, p.91-102, set. 1995. Disponível em: <<http://goo.gl/Q4xwMy>>. Acesso em: 12 fev. 2015.

DORMANN, Carsten F.; GRUBER, Bernd; FRÜND, Jochen. Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. **R News**, [S. l.], v. 8, n. 2, p.8-11, nov. 2008.

DORMANN, Carsten F. *et al.* Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. **The Open Ecology Journal**, [S. l.], v. 2, n. 1, p.7-24, jun. 2009. Disponível em: <<http://goo.gl/eLAhsR>>. Acesso em: 13 jan. 2015.

DURRET, Richard; LEVIN, Simon. The importance of being discrete (and spatial). **Theoretical Population Biology**, [S. l.], v. 46, n. 3, p.363-394, dez. 1994. Disponível em: <<http://goo.gl/cEb9gG>>. Acesso em: 12 fev. 2015.

EHRlich, Paul R.; RAVEN, Peter H.. Butterflies and Plants: A Study in Coevolution. **Evolution**, [S. l.], v. 18, n. 4, p.586-608, dez. 1964.

EKLÖF, Anna *et al.* The dimensionality of ecological networks. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 16, n. 5, p.577-583, mai. 2013. Disponível em: <<http://goo.gl/GweMze>>. Acesso em: 21 jan. 2015.

ESBÉRARD, Carlos E.I. *et al.* A method for testing the host specificity of ectoparasites: give them the opportunity to choose. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, Rio de Janeiro, v. 100, n. 7, p.761-764, nov. 2005. Disponível em: <<http://goo.gl/YswOsc>>. Acesso em: 12 jan. 2015.

FOX, Laurel R.. Defense and dynamics in plant-herbivore systems. **American Zoologist**, [S. l.], v. 21, n. 4, p.853-864, dez. 1981.

FUSSMANN, G. F.; LOREAU, M.; ABRAMS, P. A.. Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems. **Functional Ecology**, [S. l.], v. 21, n. 3, p.465-477, 25 abr. 2007. Disponível em: <<http://goo.gl/CqZB7S>>. Acesso em: 3 jan. 2015.

GARDNER, Mark R.; ASHBY, W. Ross. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. **Nature**, [S. l.], v. 228, n. 5273, p.784-784, 21 nov. 1970.

GAVRILETS, Sergey. Coevolutionary chase in exploiter-victim systems with polygenic characters. **Journal Of Theoretical Biology**, [S. l.], v. 186, n. 4, p.527-534, jun. 1997. Disponível em: <<http://goo.gl/QN6nPi>>. Acesso em: 13 fev. 2015.

GODFREY-SMITH, Peter. The strategy of model-based science. **Biology And Philosophy**, [S. l.], v. 21, n. 5, p.725-740, dez. 2006. Disponível em: <<http://goo.gl/S91vQD>>. Acesso em: 3 fev. 2015.

GRAHAM, Sean P. *et al.* Nestedness of ectoparasite-vertebrate host networks. **Plos One**, [S. l.], v. 4, n. 11, 18 nov. 2009. Disponível em: <<http://goo.gl/sVUeLA>>. Acesso em: 5 fev. 2015.

GRIMM, Volker. Mathematical models and understanding in ecology. **Ecological Modelling**, [S. l.], p.641-651, set. 1994. Disponível em: <<http://goo.gl/dKdQIA>>. Acesso em: 12 fev. 2015.

GUIMARAES JR, Paulo R.; JORDANO, Pedro; THOMPSON, John N.. Evolution and coevolution in mutualistic networks. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 14, n. 9, p.877-885, set. 2011. Disponível em: <<http://goo.gl/8f5tLj>>. Acesso em: 5 mar. 2015.

GUIMARÃES JR, Paulo R. *et al.* Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. **Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences**, [S. l.], v. 273, n. 1597, p.2041-2047, maio 2006. Disponível em: <<http://goo.gl/qilVUX>>. Acesso em: 12 jan. 2015.

GUIMERA, Roger; SALES-PARDO, Marta; AMARAL, Luís A. Nunes. Modularity from fluctuations in random graphs and complex networks. **Physical Review E**, [S. l.], v. 70, n. 2, p.025101, ago. 2004. Disponível em: <<http://goo.gl/qgeYYa>>. Acesso em: 8 abr. 2015.

HAMILTON, William D.; AXELROD, Robert; TANESE, Reiko. Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites (a review). **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, [S. l.], v. 87, n. 9, p.3566-3573, maio 1990.

HELENO, Ruben *et al.* Ecological networks: delving into the architecture of biodiversity. **Biology Letters**, [S. l.], v. 11, n. 1, p.1-3, 8 jan. 2014. Disponível em: <<http://goo.gl/ZCSwyv>>. Acesso em: 13 jan. 2015.

HEMBRY, David H.; YODER, Jeremy B.; GOODMAN, Kari Roesch. Coevolution and the Diversification of Life. **The American Naturalist**, [S. l.], v. 184, n. 4, p.425-438, out. 2014.

HEYLEN, Dieter J.a.; MATTHYSEN, Erik. Experimental evidence for host preference in a tick parasitizing songbird nestlings. **Oikos**, [S. l.], v. 120, n. 8, p.1209-1216, ago. 2011. Disponível em: <<http://goo.gl/ZgkC99>>. Acesso em: 12 fev. 2015.

HOUGEN-EITZMAN, David; RAUSHER, Mark D.. Interactions between herbivorous insects and plant-insect coevolution. **The American Naturalist**, [chicago], v. 143, n. 4, p.677-697, abr. 1994.

INGS, Thomas C. *et al.* Ecological networks – beyond food webs. **Journal Of Animal Ecology**, [S. l.], v. 78, n. 1, p.253-269, jan. 2009.

IWAO, Keisuke; RAUSHER, Mark D.. Evolution of plant resistance to multiple herbivores: quantifying diffuse coevolution. **The American Naturalist**, [Chicago], v. 149, n. 2, p.316-335, fev. 1997.

JAENIKE, John. On optimal oviposition behavior in phytophagous insects. **Theoretical Population Biology**, [S. l.], v. 14, n. 3, p.350-356, jul. 1978.

JANZEN, Daniel H.. When is it coevolution? **Evolution**, [S. l.], v. 34, n. 3, p.611-612, maio 1980.

JORDANO, Pedro. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. **American Naturalist**, [S. l.], v. 129, n. 5, p.657-677, maio 1987.

JORDANO, Pedro; BASCOMPTE, Jordi; OLESEN, Jens M.. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 6, n. 1, p.69-81, jan. 2003.

KARBAN, Richard; AGRAWAL, Anurag A.. Herbivore offense. **Annual Review Of Ecology And Systematics**, [S. l.], v. 33, n. 1, p.641-664, ago. 2001.

KOPP, Michael; GAVRILETS, Sergey. Multilocus genetics and the coevolution of quantitative traits. **Evolution: International Journal of Organic Evolution**, [S. l.], v. 60, n. 7, p.1321-1336, jul. 2006.

KRISHNA, Abhay *et al.* A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks. **Oikos**, [S. l.], v. 117, n. 11, p.1609-1618, nov. 2008. Disponível em: <<http://goo.gl/oqLihl>>. Acesso em: 12 jan. 2015.

LAHTI, David C.; LAHTI, April R.. How precise is egg discrimination in weaverbirds? **Animal Behaviour**, [S. l.], v. 63, n. 6, p.1135-1142, jun. 2002. Disponível em: <<http://goo.gl/v2ubHF>>. Acesso em: 8 fev. 2015.

LANDE, Russell; ARNOLD, Stevan J.. The Measurement of Selection on Correlated Characters. **Evolution**, [S. l.], v. 37, n. 6, p.1210-1226, nov. 1983. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/2408842>>. Acesso em: 13 fev. 2015.

LEVINS, Richard. The strategy of model building in population biology. **American Scientist**, [S. l.], v. 54, n. 4, p.421-431, dez. 1966.

LEWINSOHN, Thomas M. *et al.* Structure in plant-animal interaction assemblages. **Oikos**, [S. l.], v. 113, n. 1, p.174-184, mar. 2006.

MARGULIS, Lynn. Symbiosis and evolution. **Scientific American**, [S. l.], v. 225, n. 2, p.48-57, 1 ago. 1971.

MARQUITTI, Flavia Maria Darcie *et al.* MODULAR: software for the autonomous computation of modularity in large network sets. **Ecography: Pattern and diversity in ecology**, [S. l.], v. 37, n. 3, p.221-224, mar. 2014. Disponível em: <<http://goo.gl/t0yyZi>>. Acesso em: 13 jan. 2015.

MARTIN, Stephen J.; HELANTERÄ, Heikki; DRIJFHOUT, Falko P.. Is parasite pressure a driver of chemical cue diversity in ants? **Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences**, [S. l.], v. 278, n. 1705, p.496-503, 7 jul. 2010. Disponível em: <<http://goo.gl/7IVH7G>>. Acesso em: 12 jan. 2015.

MAYHEW, Peter J.. Herbivore host choice and optimal bad motherhood. **Trends In Ecology & Evolution**, [S. l.], v. 16, n. 4, p.165-167, abr. 2001.

MELLO, Marco Aurelio Ribeiro *et al.* The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat– and bird–fruit networks. **Oecologia**, [S. l.], v. 167, n. 1, p.131-140, set. 2011. Disponível em: <<http://goo.gl/wXUUrV>>. Acesso em: 12 fev. 2015.

MOUGI, Akihiko; KONDOH, Michio. Stability of competition–antagonism–mutualism hybrid community and the role of community network structure. **Journal Of Theoretical Biology**, [S. l.], v. 360, n. 1, p.54-58, 7 nov. 2014. Disponível em: <<http://goo.gl/ERjSjW>>. Acesso em: 4 mar. 2015.

NEWMAN, Mark E.J.; GIRVAN, Michelle. Finding and evaluating community structure in networks. **Physical Review e**, [S. l.], v. 69, n. 2, p. 026113 (15p.), fev. 2004.

NUISMER, Scott L.; JORDANO, Pedro; BASCOMPTE, Jordi. Coevolution and the architecture of mutualistic networks. **Evolution: International Journal of Organic Evolution**, [S. l.], v. 67, n. 2, p.338-354, fev. 2013. Disponível em: <<http://goo.gl/z8ricj>>. Acesso em: 13 jan. 2015.

NUISMER, Scott L.; THOMPSON, John N.. Coevolutionary alternation in antagonistic interactions. **Evolution**, [S. l.], v. 60, n. 11, p.2207-2217, nov. 2006. Disponível em: <<http://goo.gl/VT0Jxj>>. Acesso em: 2 mar. 2015.

OLESEN, Jens M. *et al.* The modularity of pollination networks. **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, [S. l.], v. 104, n. 50, p.19891-19896, 11 dez. 2007. Disponível em: <<http://goo.gl/hRcTRE>>. Acesso em: 12 jan. 2015.

PETANIDOU, Theodora *et al.* Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 11, n. 6, p.564-575, jun. 2008. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01170.x>>. Acesso em: 12 jan. 2015.

PRADO, Paulo Inácio; LEWINSOHN, Thomas Michael. Compartments in insect–plant associations and their consequences for community structure. **Journal Of Animal Ecology**, [S. l.], v. 73, n. 6, p.1168-1178, jun. 2004.

RAIMUNDO, Rafael L. G. *et al.* Conflicting selection in the course of adaptive diversification: the interplay between mutualism and intraspecific competition. **Am. Nat.**, [S. l.], v. 183, n. 3, p.363-375, mar. 2014.

RAUSHER, Mark D.. Co-evolution and plant resistance to natural enemies. **Nature**, [S. l.], p.857-864, 14 jun. 2001. Disponível em: <<http://goo.gl/5CjFB0>>. Acesso em: 12 fev. 2015.

RCORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. 2013. Disponível em: <<http://www.R-project.org>>. Acesso em: 13 jan. 2015.

SCHEIRS, Jan; BRUYN, Luc de; VERHAGEN, Ronald. Optimization of adult performance determines host choice in a grass miner. **Proceedings Of The Royal Society Of London. Series B: Biological Sciences**, [s.l.], v. 267, n. 1457, p.2065-2069, 22 outubro 2000. Disponível em: <<http://goo.gl/93MN1L>>. Acesso em: 12 janeiro 2014.

SLATKIN, Montgomery; SMITH, John Maynard. Models of coevolution. **Quarterly Review Of Biology**, [S. l.], v. 54, n. 3, p.233-263, set. 1979. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/2825807>>. Acesso em: 5 mar. 2015.

SOLER, Juan J. *et al.* Eavesdropping cuckoos, further insights on great spotted cuckoo preference by magpie nests and egg colour. **Oecologia**, [S. l.], v. 175, n. 1, p.105-115, maio 2014. Disponível em: <<http://goo.gl/7Ou5W5>>. Acesso em: 12 fev. 2015.

SPOTTISWOODE, Claire N.; STEVENS, Martin. Host-parasite arms races and rapid changes in bird egg appearance. **The American Naturalist**, [S. l.], v. 179, n. 5, p.633-648, maio 2012. Disponível em: <<http://goo.gl/x0SeLH>>. Acesso em: 5 fev. 2015.

STANG, Martina; KLINKHAMER, Peter G. L.; MEIJDEN, Eddy van Der. Asymmetric specialization and extinction risk in plant–flower visitor webs: a matter of morphology or abundance? **Oecologia**, [S. l.], v. 151, n. 3, p.442-453, 2 nov. 2006. Disponível em: <<http://goo.gl/BRNN0K>>. Acesso em: 5 mar. 2015.

STROGATZ, Steven H.. Exploring complex networks. **Nature**, [S. l.], v. 410, n. 6825, p.268-276, mar. 2001.

THOMPSON, John N.. **The coevolutionary process**. [S.l.]: The University Of Chicago Press, 1994. 376 p.

THOMPSON, John N.. **The geographic mosaic of coevolution**. [S.l.]: The University Of Chicago Press, 2005. 443 p.

THOMPSON, John N.. The Coevolving Web of Life. **The American Naturalist**, [S. l.], v. 173, n. 2, p.125-140, fev. 2009. Disponível em: <<http://goo.gl/3kRcB1>>. Acesso em: 12 mar. 2015.

THOROGOOD, Rose; DAVIES, Nicholas B.. Reed warbler hosts fine-tune their defenses to track three decades of cuckoo decline. **Evolution**, [S. l.], v. 67, n. 12, p.3545-3555, dez. 2013. Disponível em: <<http://goo.gl/VhqAPk>>. Acesso em: 8 fev. 2015.

TOJU, Hirokazu *et al.* Assembly of complex plant–fungus networks. **Nature Communications**, [S. l.], v. 5, 20 out. 2014. Disponível em: <<http://goo.gl/qlrtzl>>. Acesso em: 5 mar. 2015.

VÁZQUEZ, Diego P.; AIZEN, Marcelo A.. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. **Ecology**, [S. l.], v. 85, n. 5, p.1251-1257, maio 2004. Disponível em: <<http://goo.gl/BFRnL1>>. Acesso em: 5 mar. 2015.

VÁZQUEZ, Diego P.; CHACOFF, Natacha P.; CAGNOLO, Luciano. Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. **Ecology**, [S. l.], v. 90, n. 8, p.2039-2046, ago. 2009. Disponível em: <<http://goo.gl/16LSHC>>. Acesso em: 3 fev. 2015.

VÁZQUEZ, Diego P. *et al.* Species abundance and the distribution of specialization in host–parasite interaction networks. **Journal Of Animal Ecology**, [S. l.], v. 74, n. 5, p.946-955, 1 set. 2005. Disponível em: <<http://goo.gl/YUbSEp>>. Acesso em: 12 jan. 2015.

VÁZQUEZ, Diego P. *et al.* Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. **Oikos**, [S. l.], v. 116, n. 7, p.1120-1127, jul. 2007. Disponível em: <<http://goo.gl/YuOdI3>>. Acesso em: 12 jan. 2015.

APÊNDICES

APÊNDICE 1 – DISTRIBUIÇÕES DOS FENÓTIPOS MÉDIOS NA COEVOLUÇÃO COM VÁRIAS ESPÉCIES

APÊNDICE 2 – VALORES DE CONECTÂNCIA (C), ÍNDICE DE ESPECIALIZAÇÃO (H_2'), ANINHAMENTO (NODF) E MODULARIDADE (Q_B) DAS REDES

APÊNDICE 3 – MÉDIAS DAS MÉTRICAS DAS REDES

APÊNDICE 1 – DISTRIBUIÇÕES DOS FENÓTIPOS MÉDIOS NA COEVOLUÇÃO COM VÁRIAS ESPÉCIES

$$N_{ata} = 1, \alpha = 0.2$$

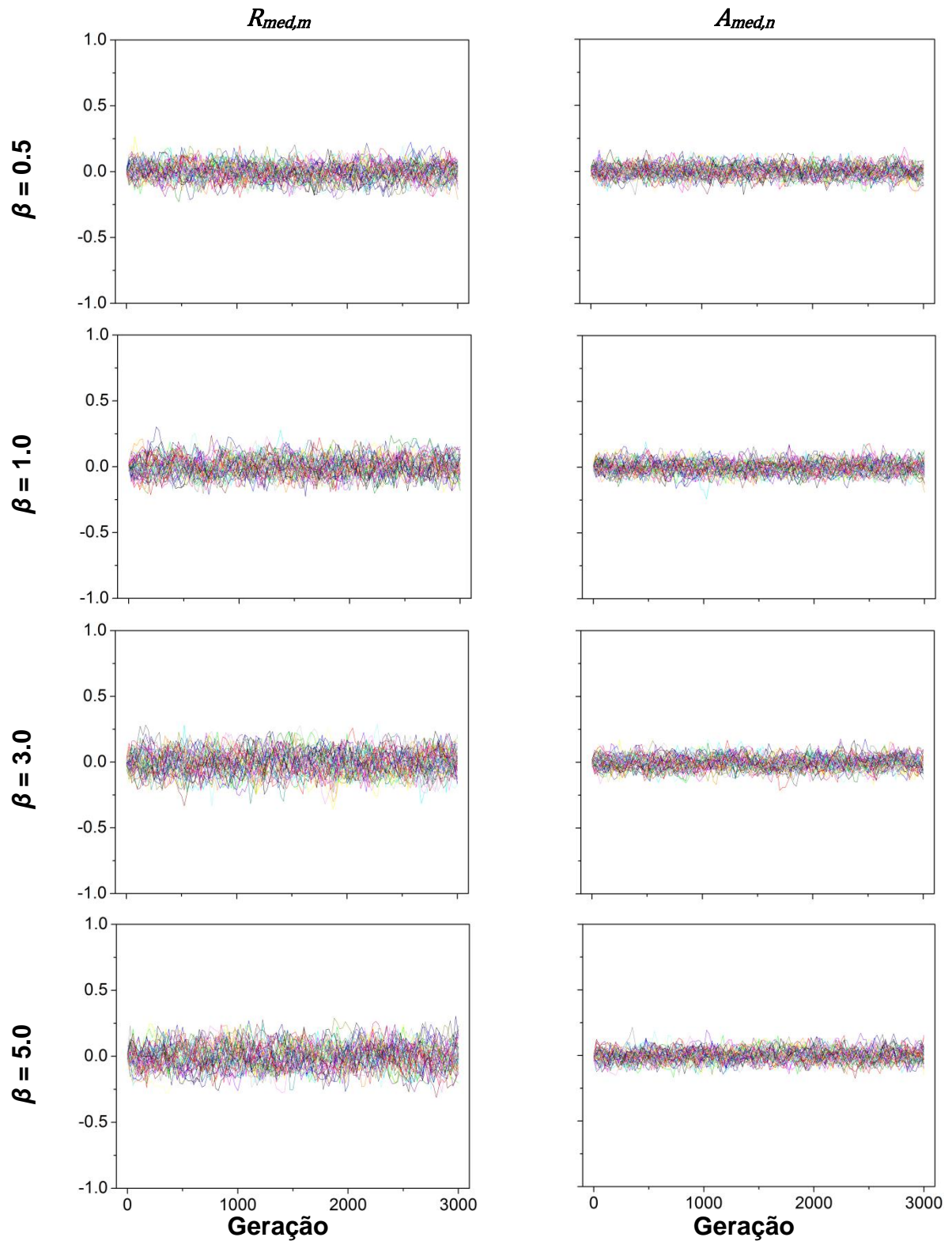


FIGURA 12 – Distribuição dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário sem escolha ($N_{ata} = 1, \alpha = 0.2$), ao longo de 3.000 gerações. Cada linha colorida representa uma espécie. α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros). A escala usada é diferente dos cenários com escolha.

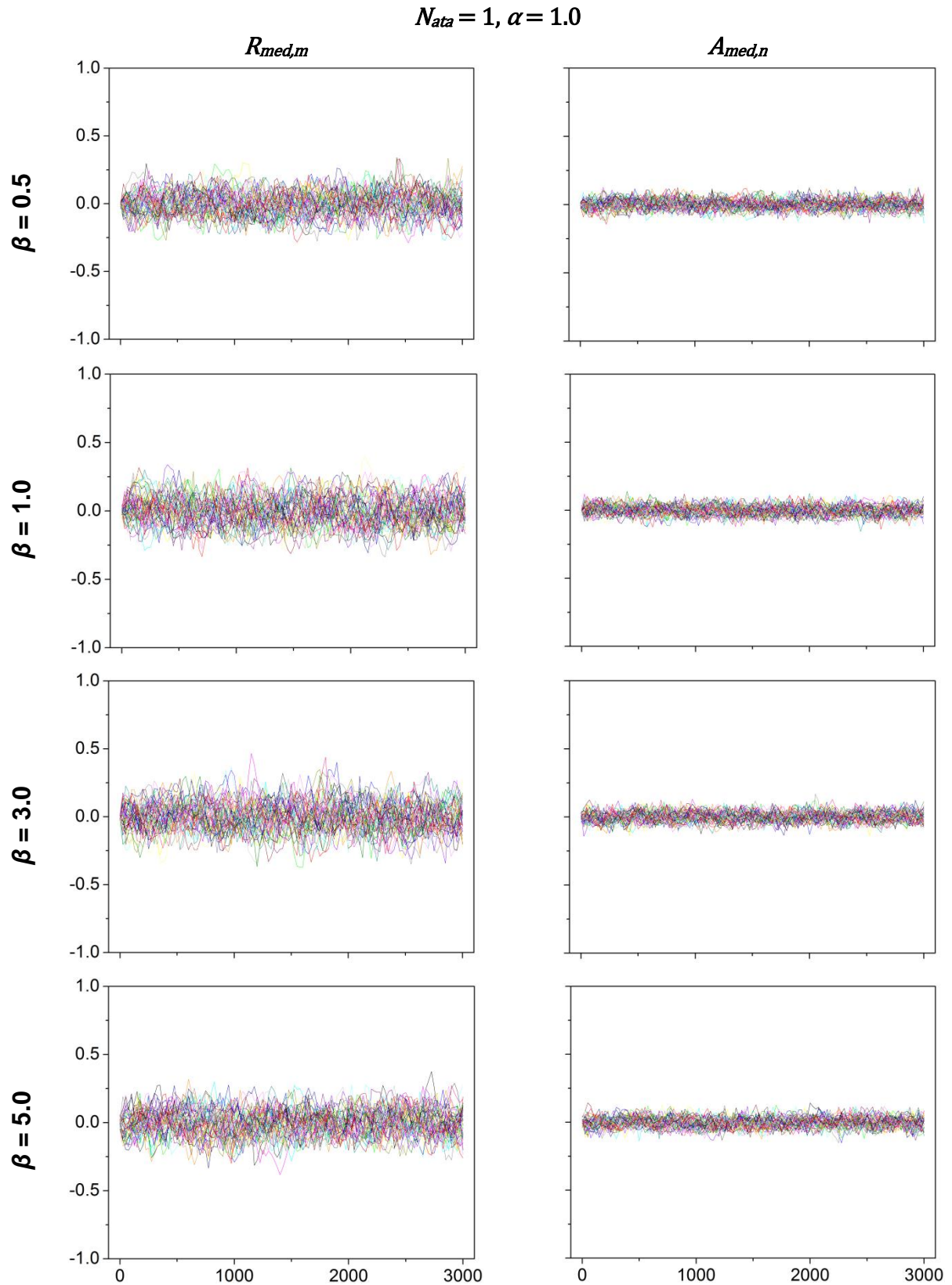


FIGURA 13 – Distribuição dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário sem escolha ($N_{ata} = 1, \alpha = 1.0$), ao longo de 3.000 gerações. Cada linha colorida representa uma espécie. α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros). A escala usada é diferente dos cenários com escolha.

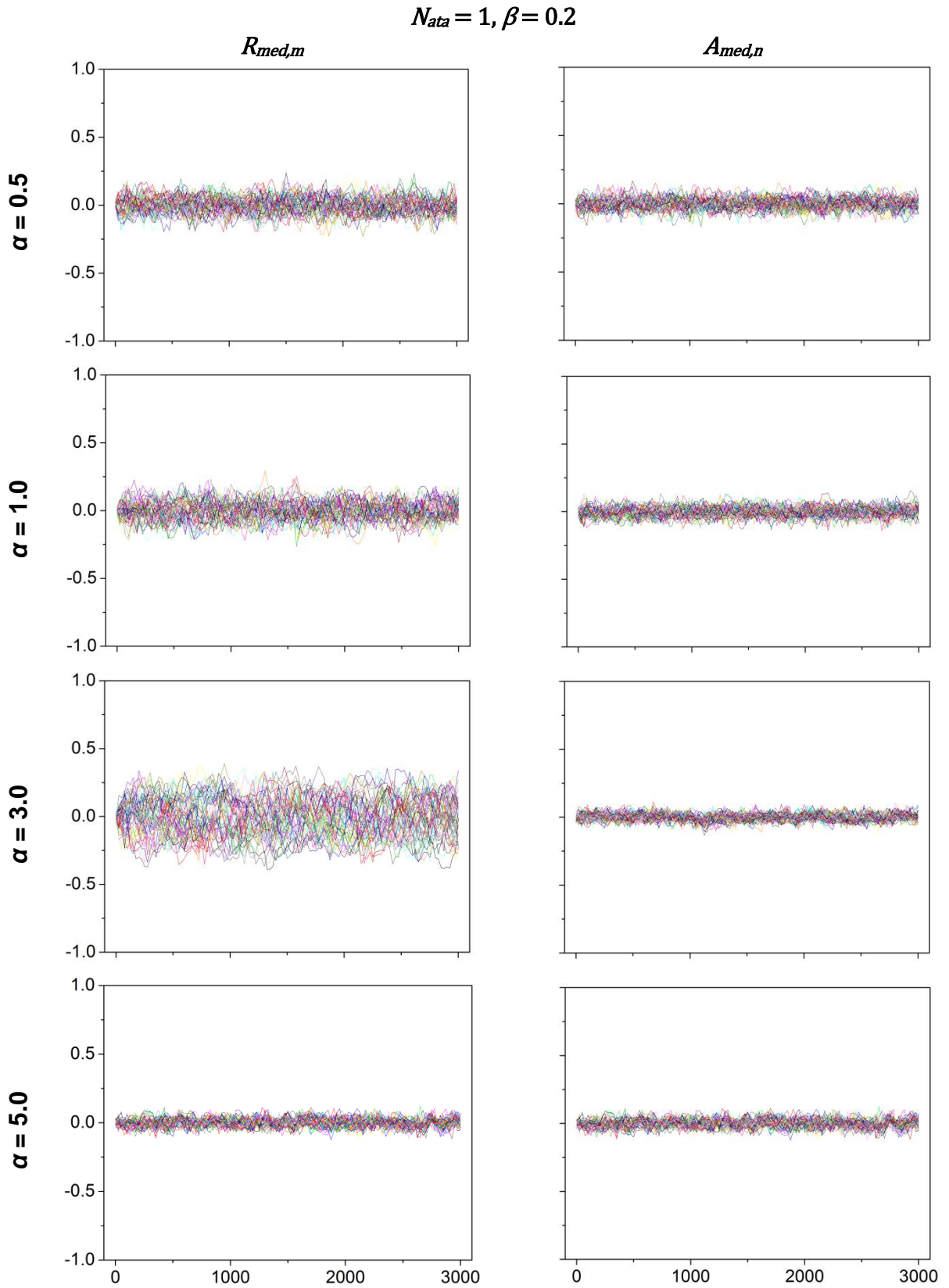


FIGURA 14 – Distribuição dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário sem escolha ($N_{ata} = 1, \beta = 0.2$), ao longo de 3.000 gerações. Cada linha colorida representa uma espécie. α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros). A escala usada é diferente dos cenários com escolha.

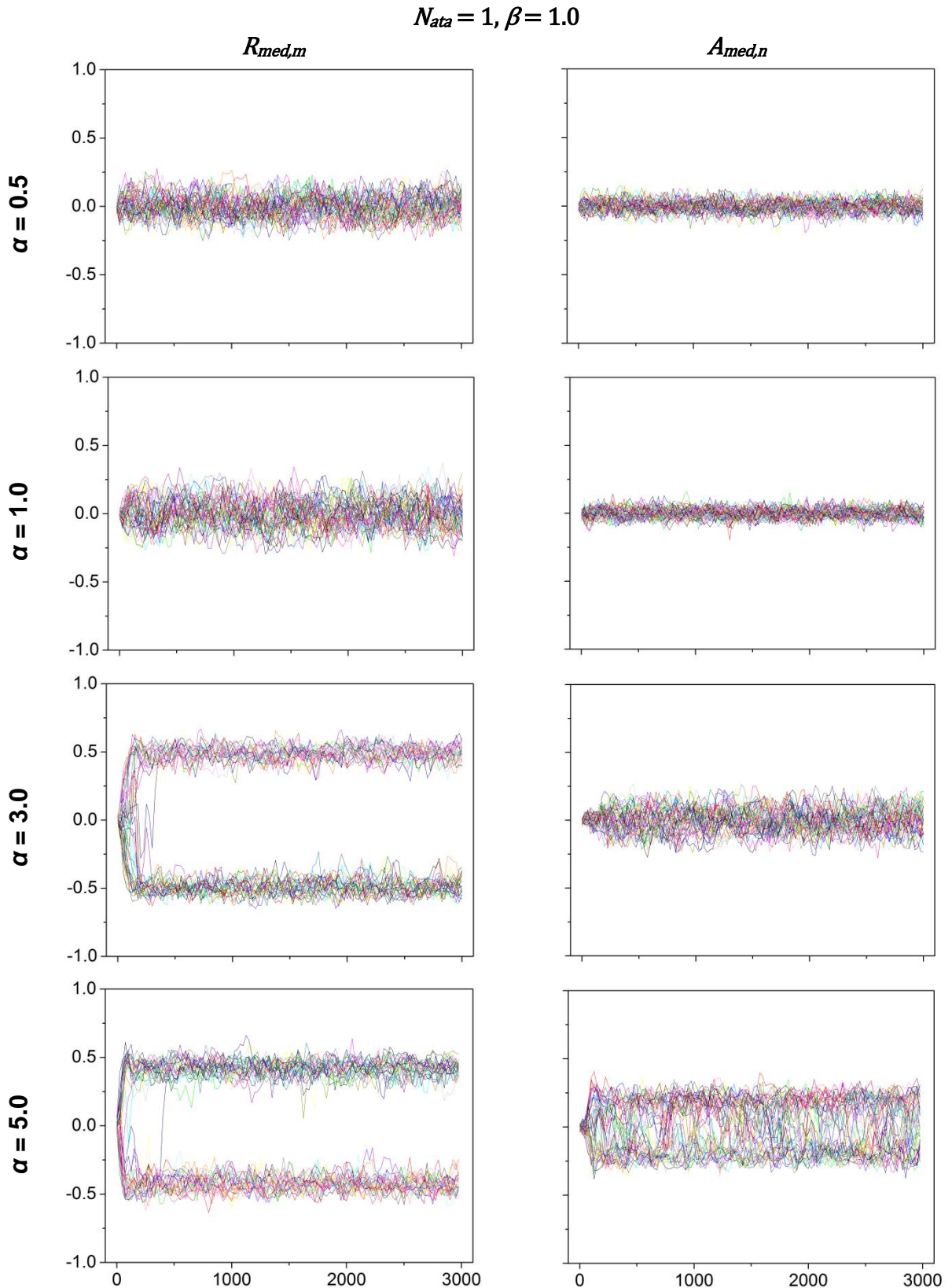


FIGURA 15 – Distribuição dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário sem escolha ($N_{ata} = 1, \beta = 1.0$), ao longo de 3.000 gerações. Cada linha colorida representa uma espécie. α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros). A escala usada é diferente dos cenários com escolha.

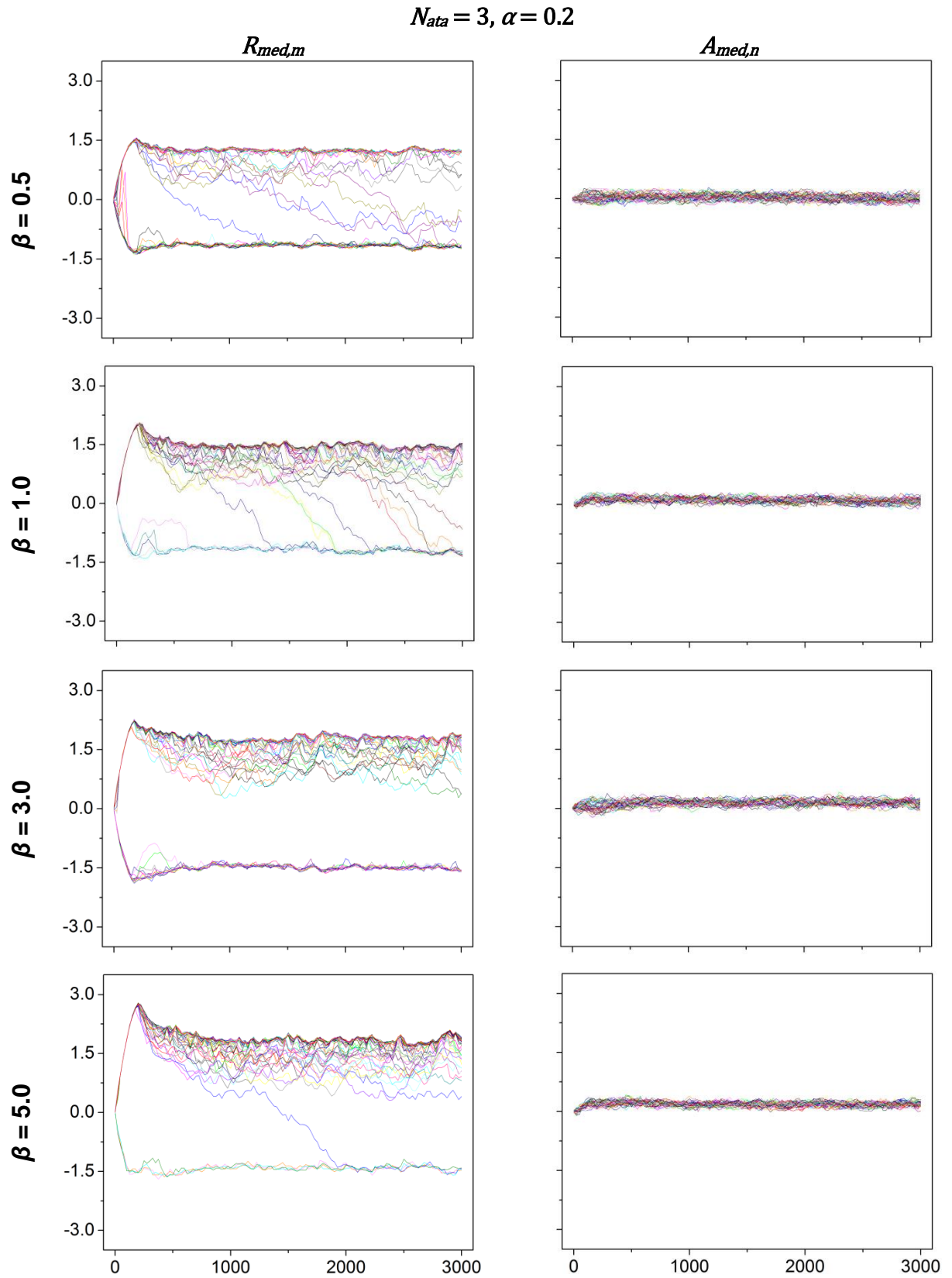


FIGURA 16 – Distribuição dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário sem escolha ($N_{ata} = 3, \alpha = 0.2$), ao longo de 3.000 gerações. Cada linha colorida representa uma espécie. α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros).

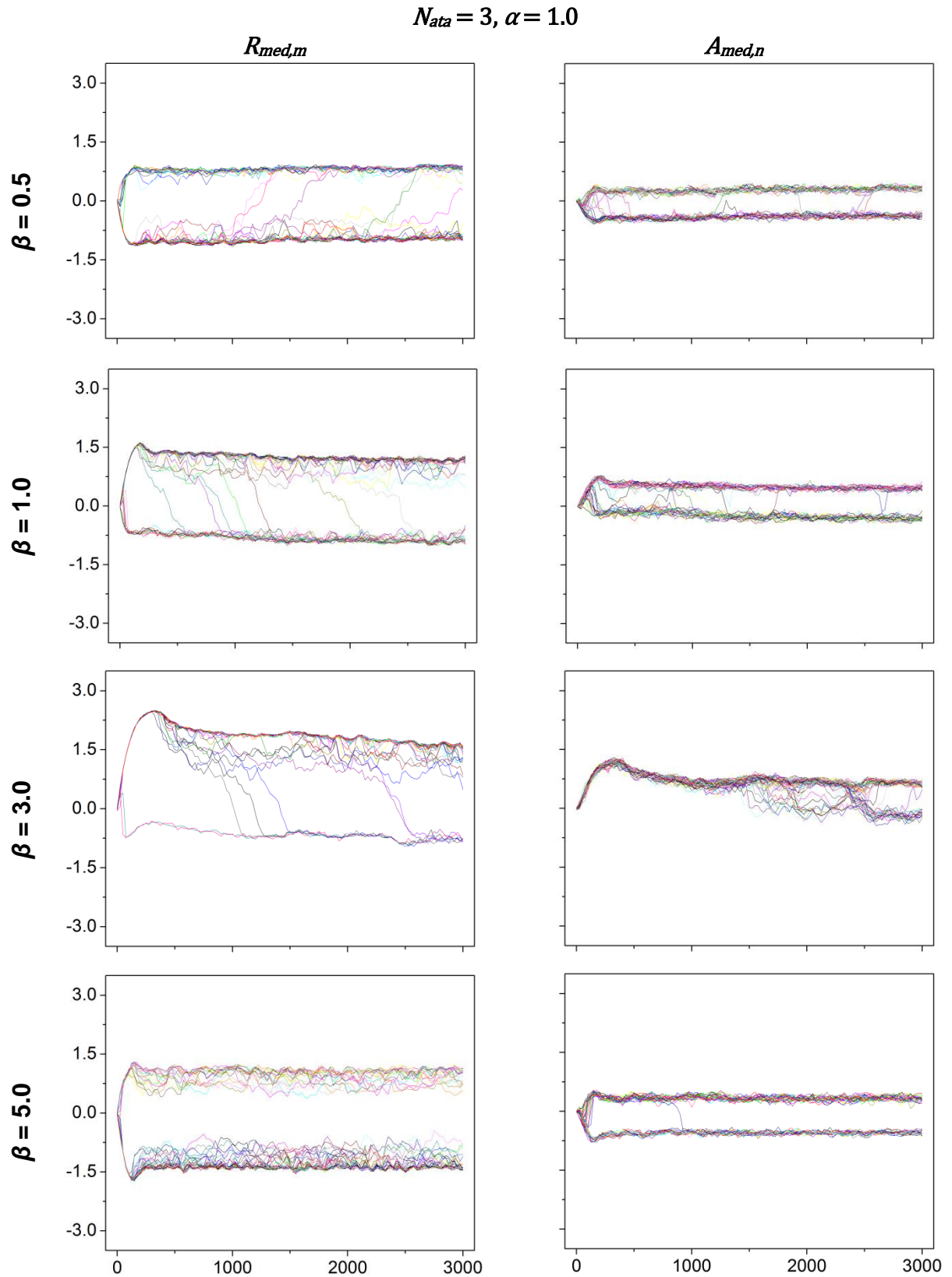


FIGURA 17 – Distribuição dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário sem escolha ($N_{ata} = 3, \alpha = 1.0$), ao longo de 3.000 gerações. Cada linha colorida representa uma espécie. α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros).

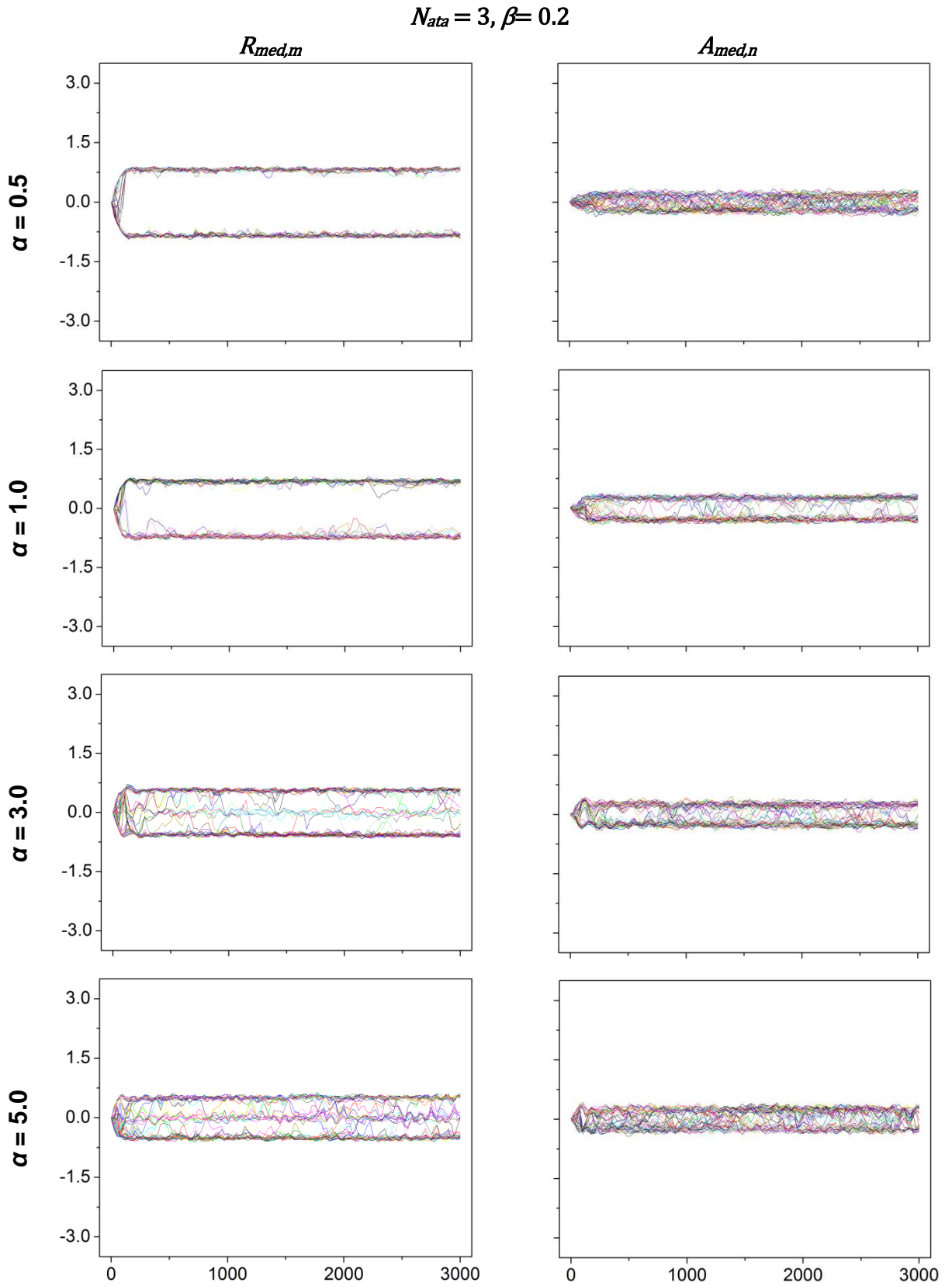


FIGURA 18 – Distribuição dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário sem escolha ($N_{ata} = 3, \beta = 0.2$), ao longo de 3.000 gerações. Cada linha colorida representa uma espécie. α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros).

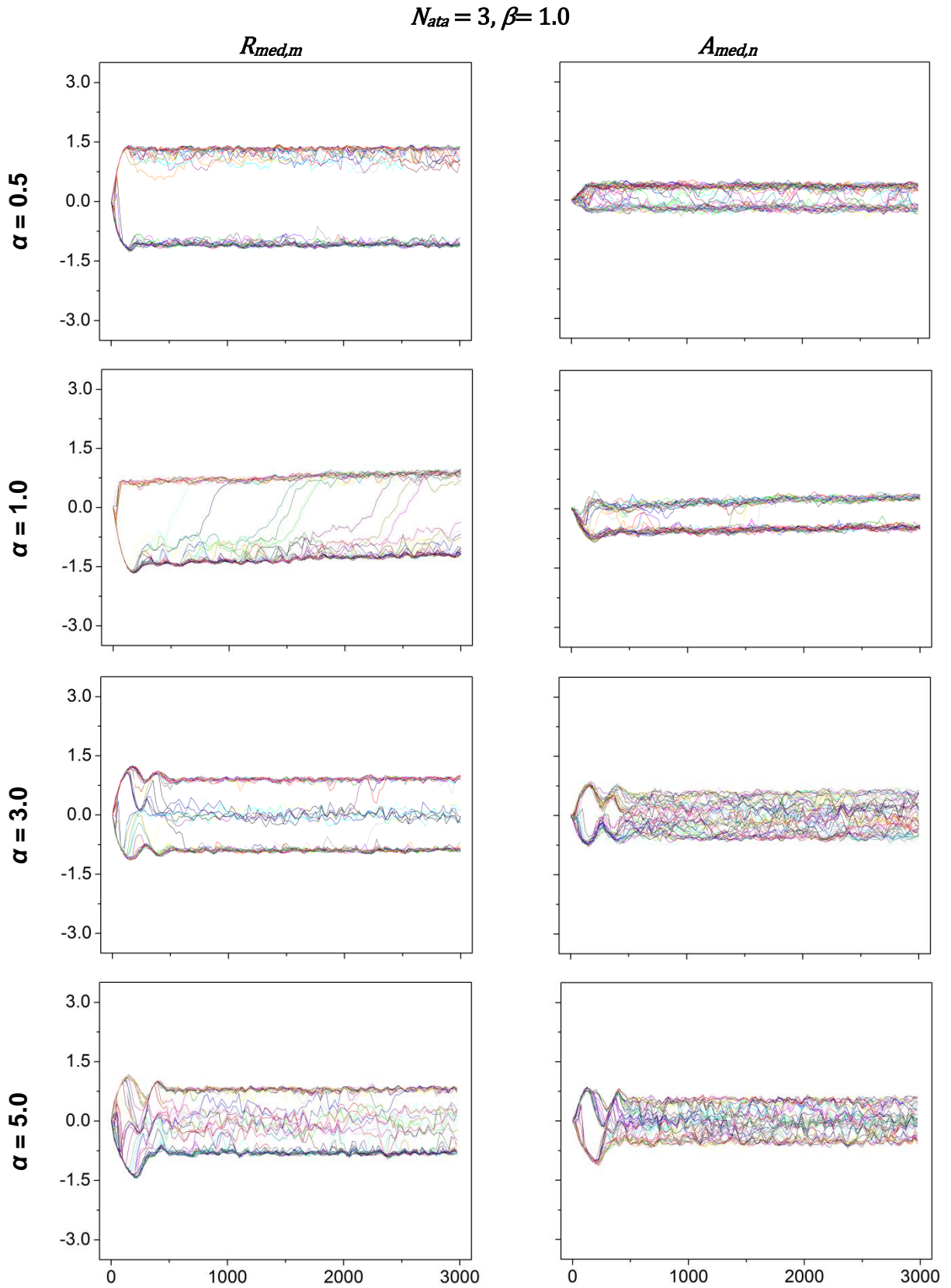


FIGURA 19 – Distribuição dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário sem escolha ($N_{ata} = 3, \beta = 1.0$), ao longo de 3.000 gerações. Cada linha colorida representa uma espécie. α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros).

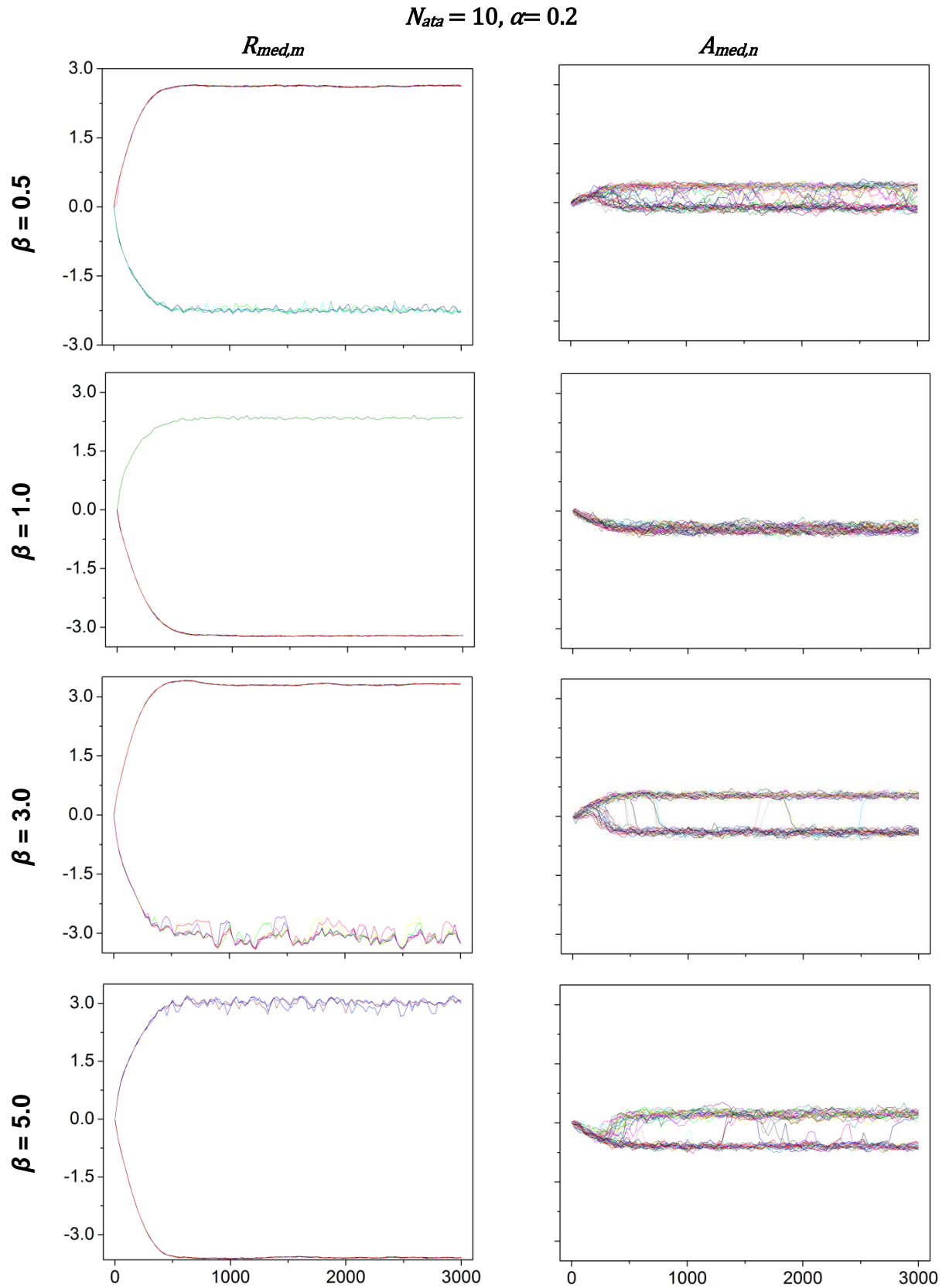


FIGURA 20 – Distribuição dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário sem escolha ($N_{ata} = 10, \alpha = 0.2$), ao longo de 3.000 gerações. Cada linha colorida representa uma espécie. α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros).

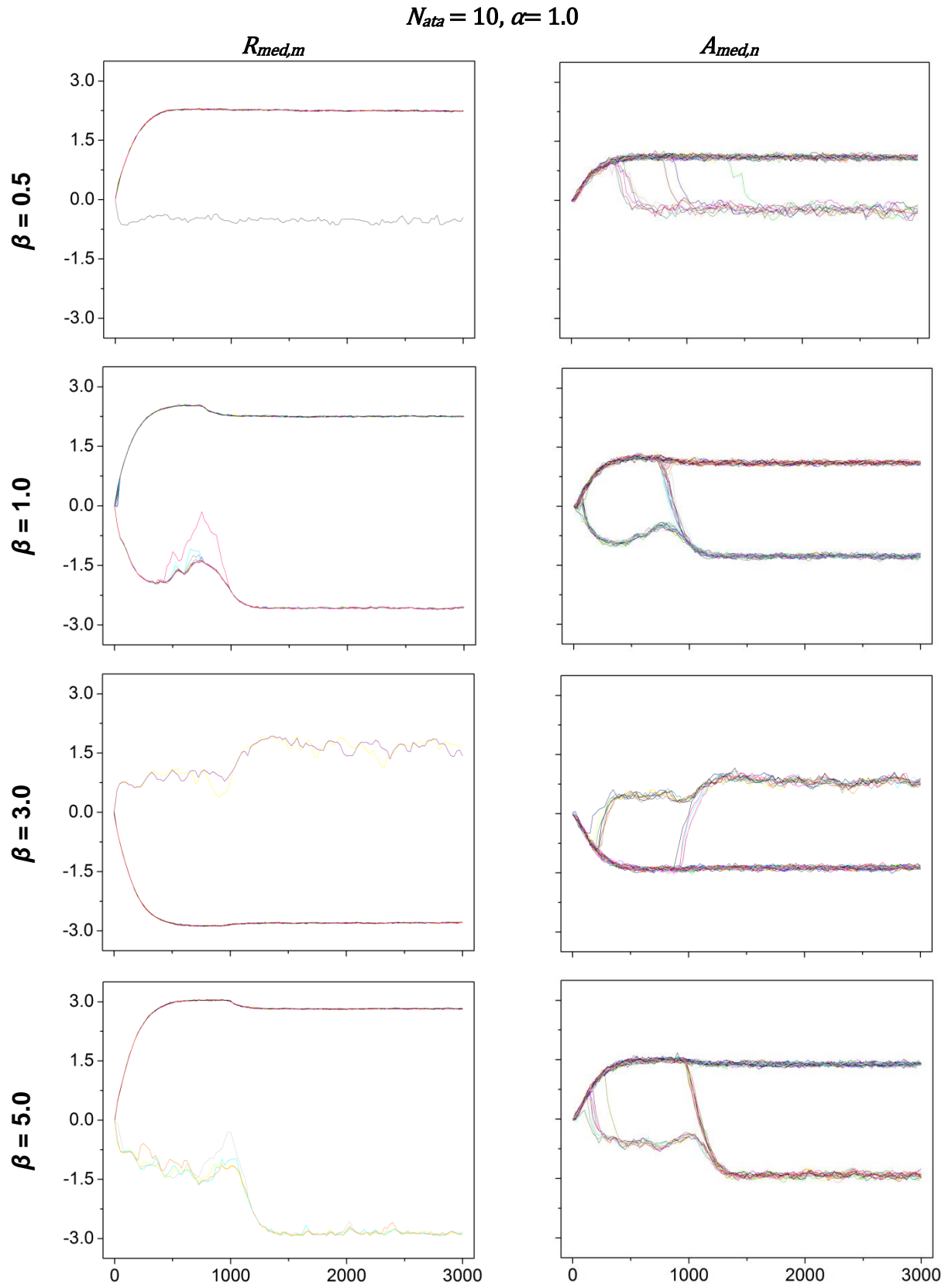


FIGURA 21 – Distribuição dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário sem escolha ($N_{ata} = 10, \alpha = 1.0$), ao longo de 3.000 gerações. Cada linha colorida representa uma espécie. α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros).

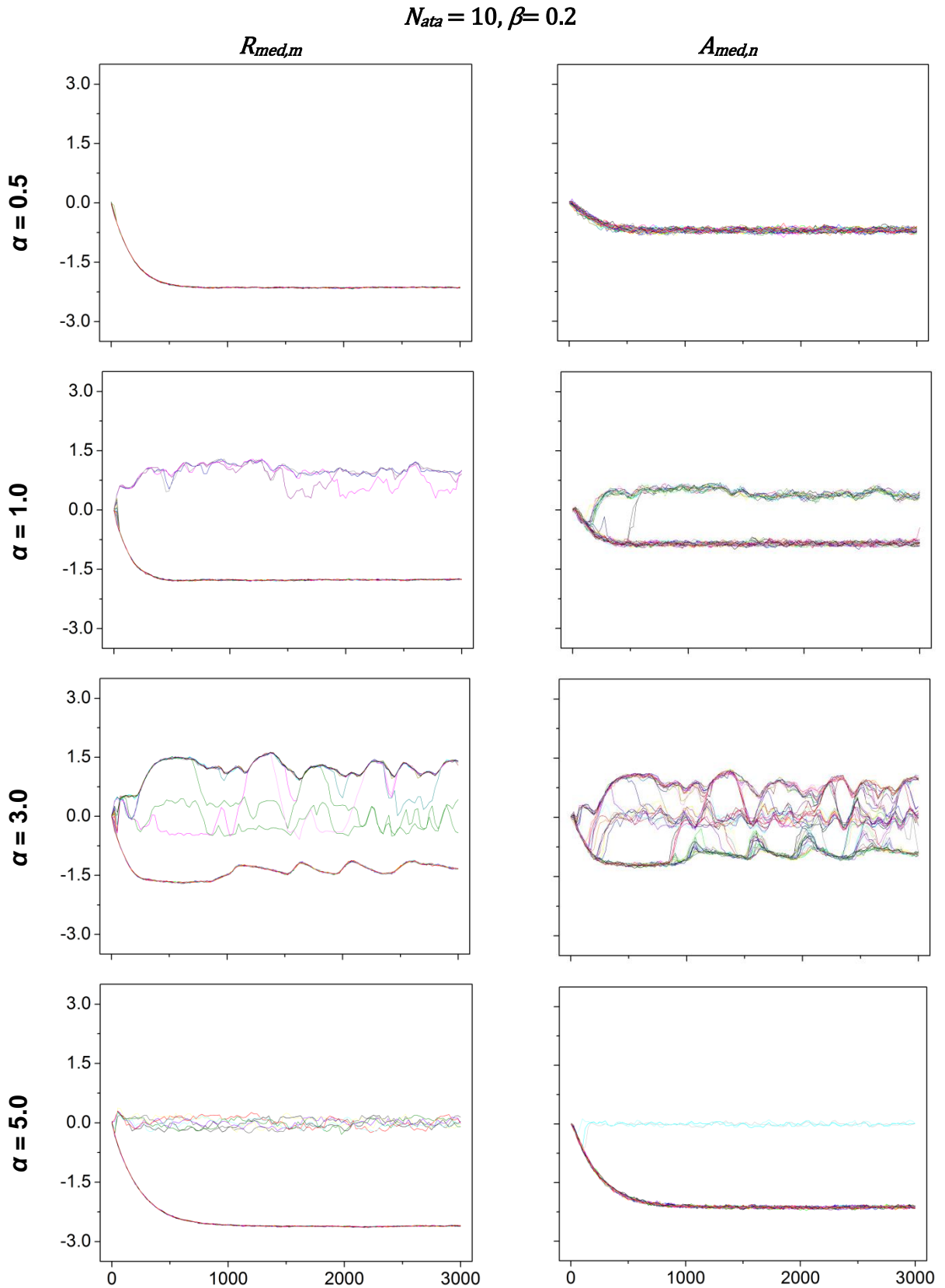


FIGURA 22 – Distribuição dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário sem escolha ($N_{ata} = 10, \beta = 0.2$), ao longo de 3.000 gerações. Cada linha colorida representa uma espécie. α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros).

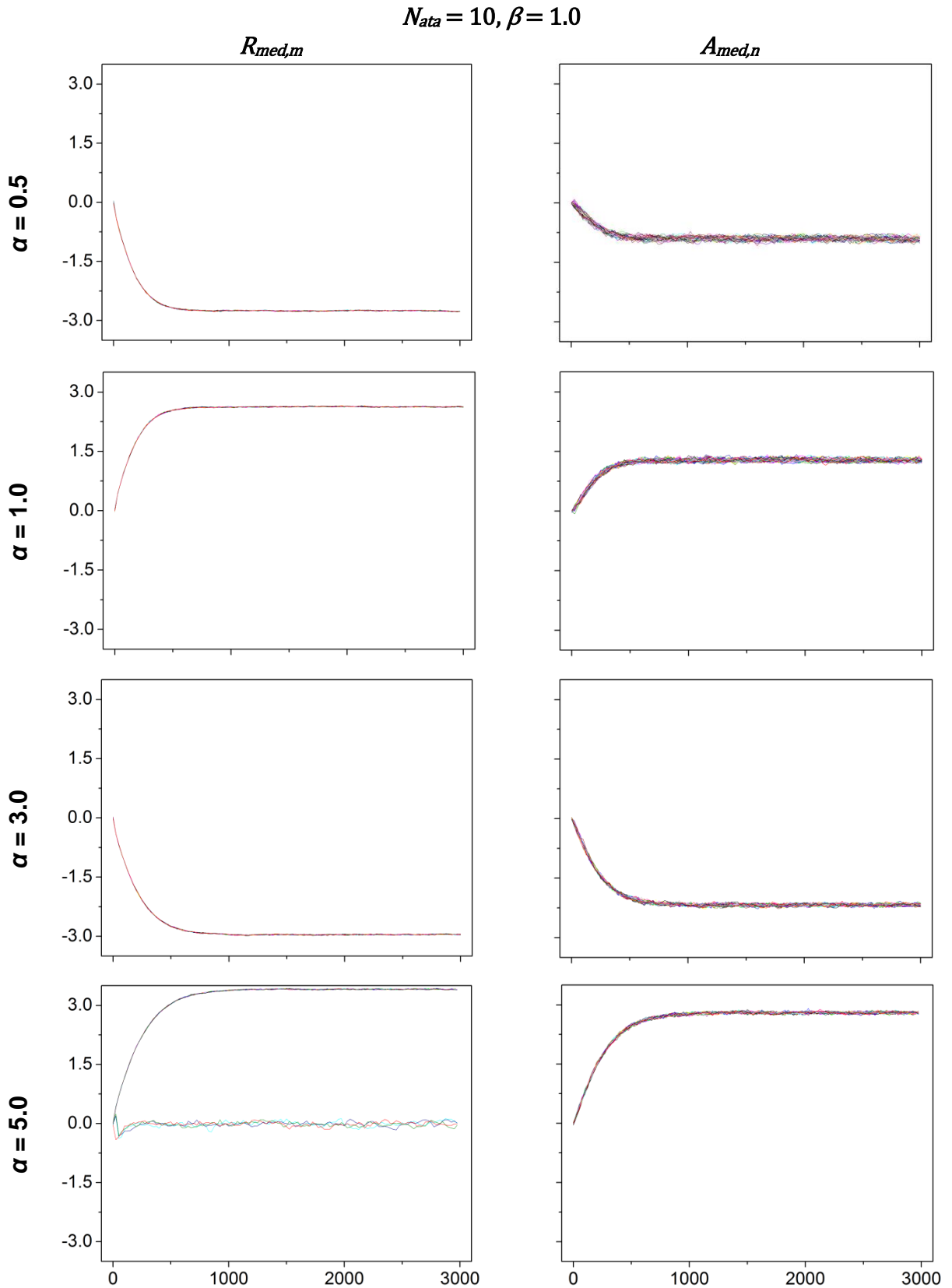


FIGURA 23 – Distribuição dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário sem escolha ($N_{ata} = 10, \beta = 1.0$), ao longo de 3.000 gerações. Cada linha colorida representa uma espécie. α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros).

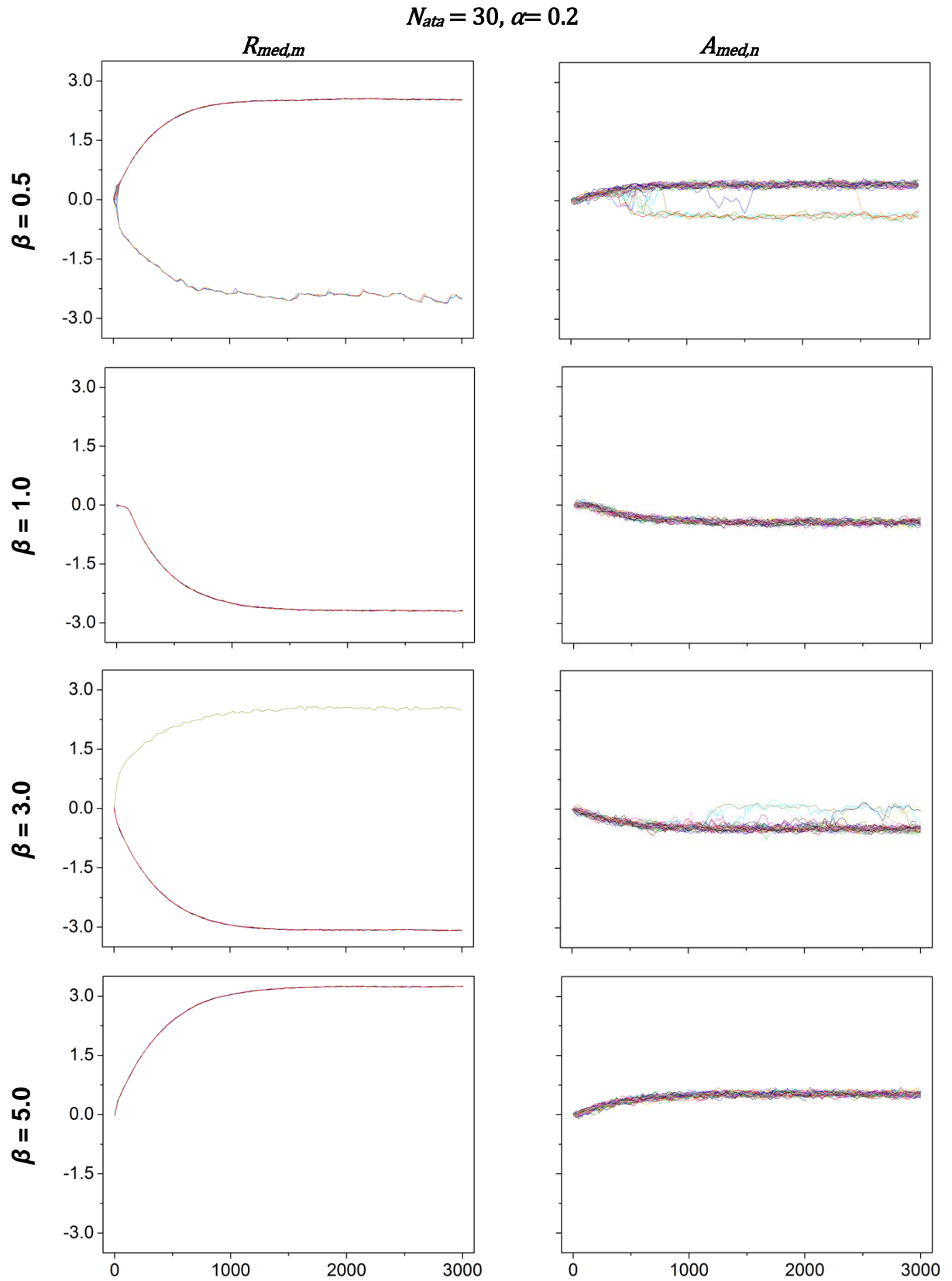


FIGURA 24 – Distribuição dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário sem escolha ($N_{ata} = 30, \alpha = 0.2$), ao longo de 3.000 gerações. Cada linha colorida representa uma espécie. α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros).

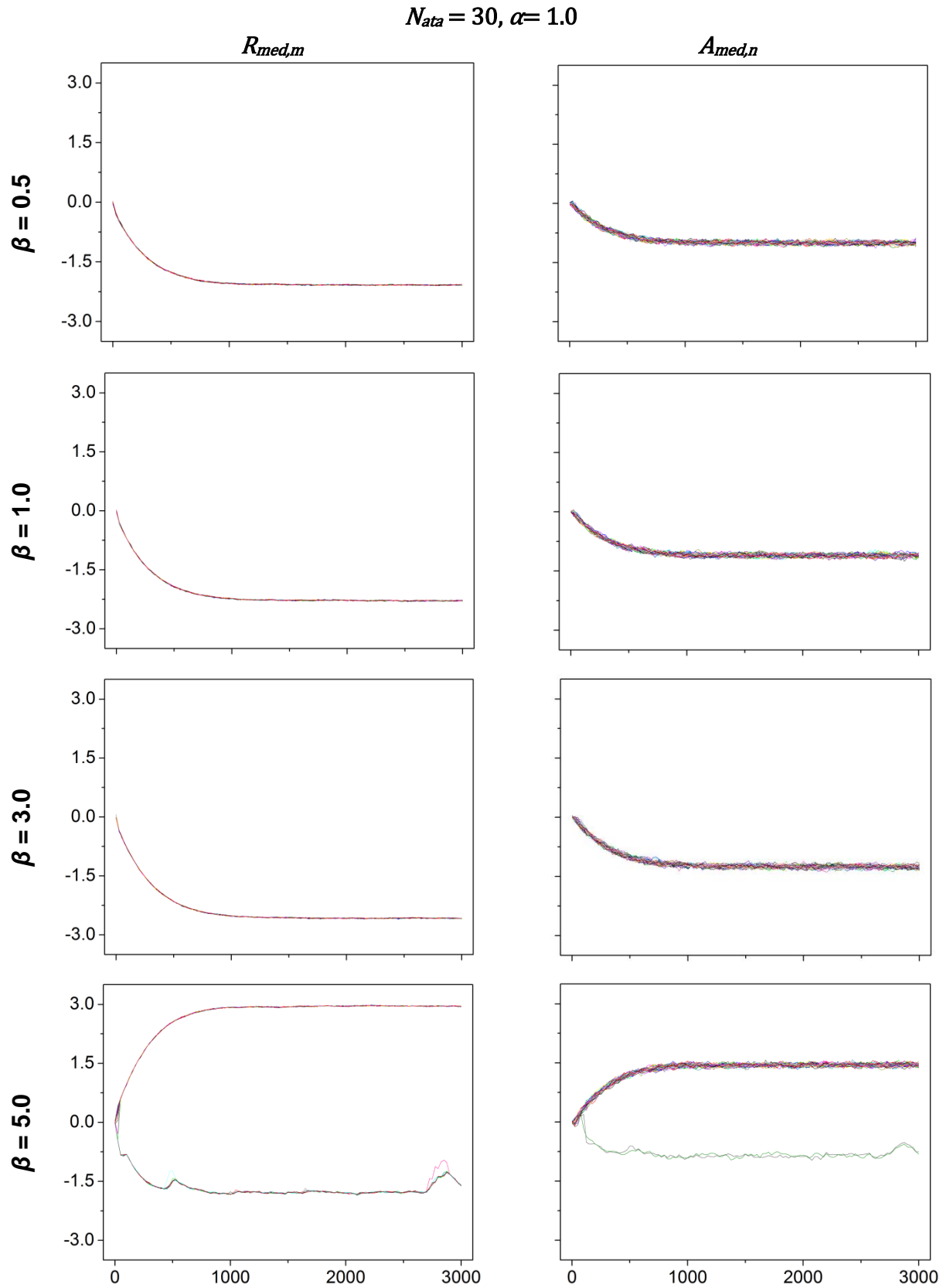


FIGURA 25 – Distribuição dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário sem escolha ($N_{ata} = 30, \alpha = 1.0$), ao longo de 3.000 gerações. Cada linha colorida representa uma espécie. α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros).

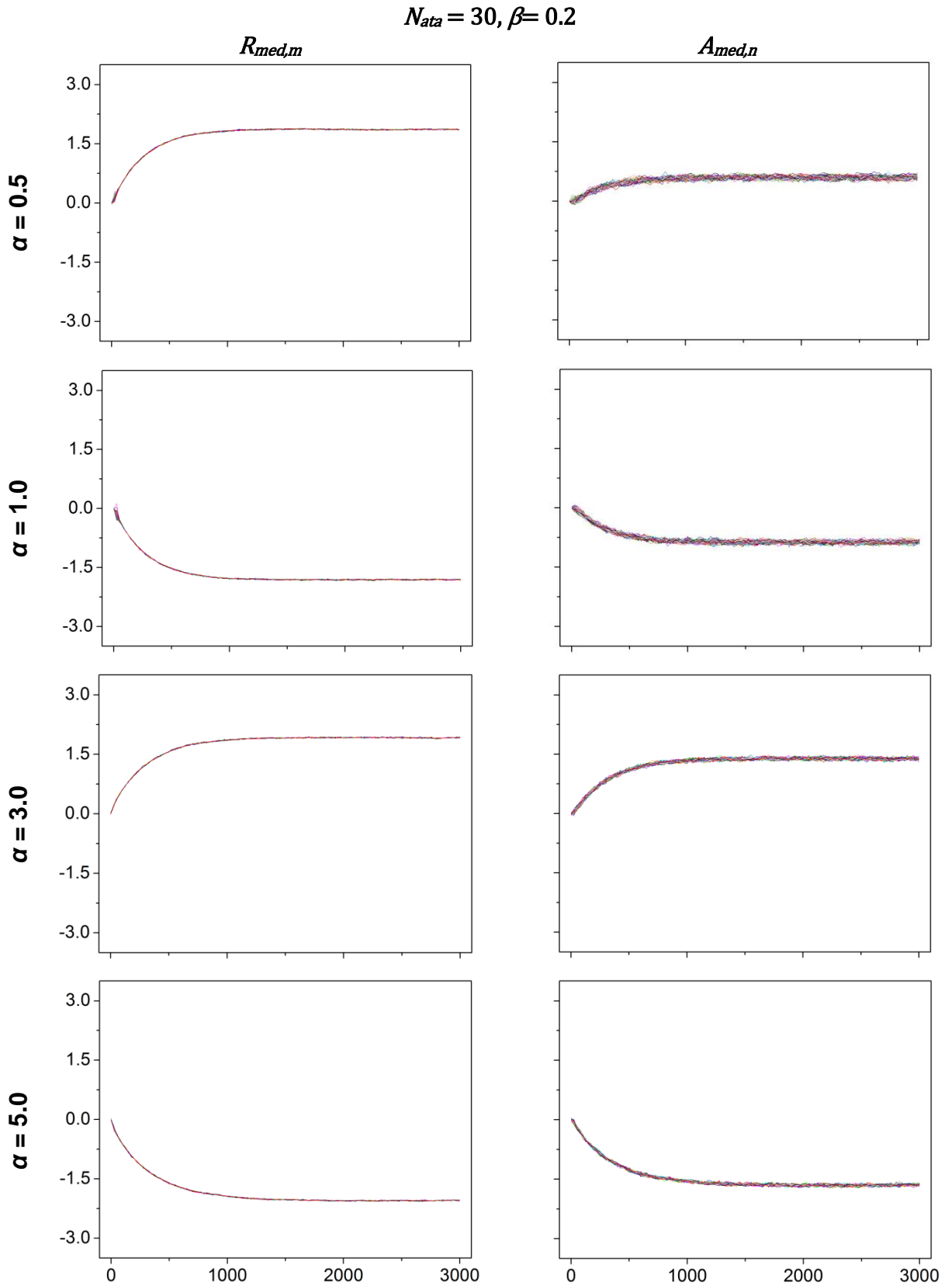


FIGURA 26 – Distribuição dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário sem escolha ($N_{ata} = 30, \beta = 0.2$), ao longo de 3.000 gerações. Cada linha colorida representa uma espécie. α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros).

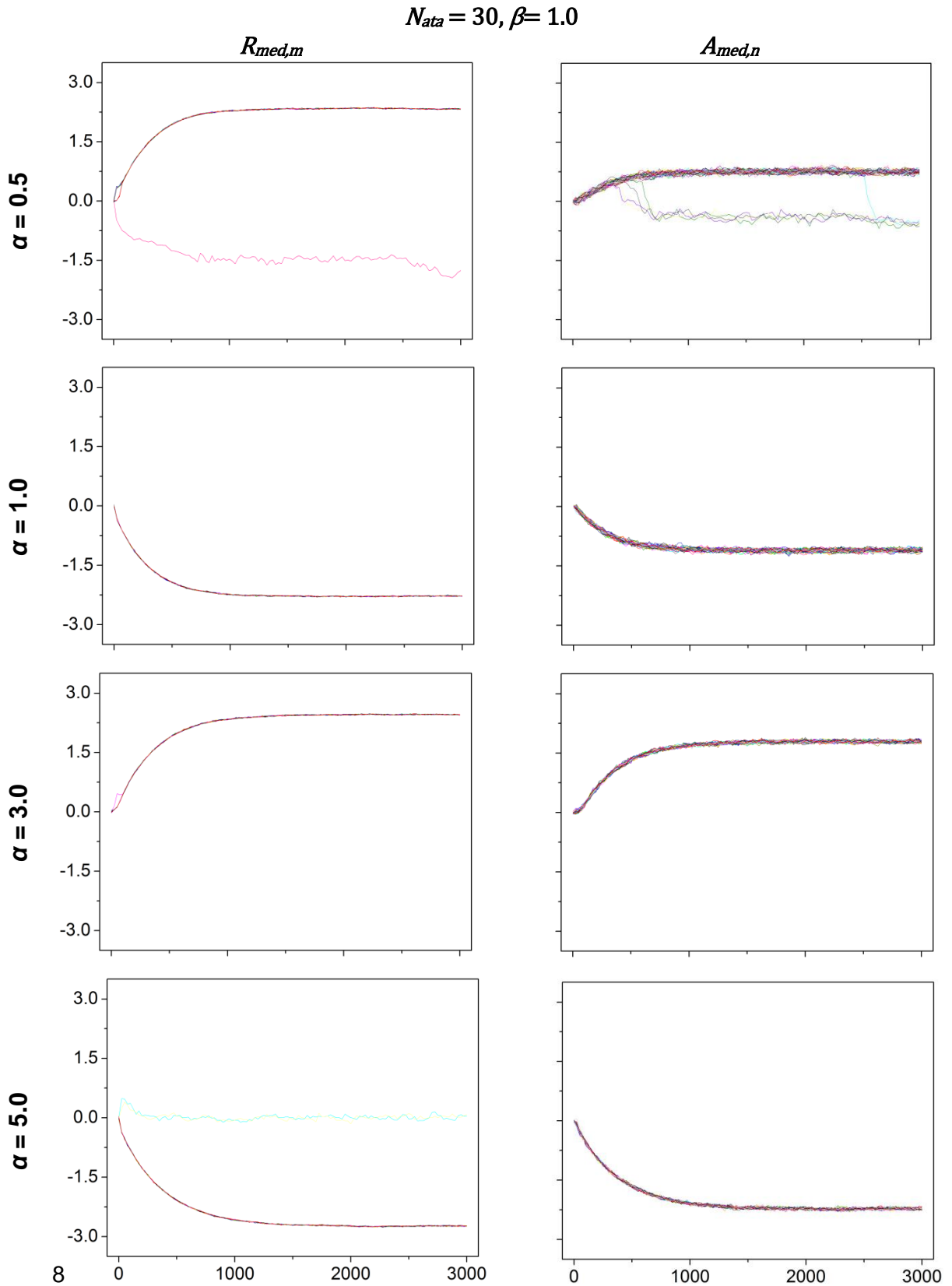


FIGURA 27 – Distribuição dos fenótipos médios de resistência ($R_{med,m}$) e ataque ($A_{med,n}$) das 100 espécies (50 de hospedeiros e 50 de parasitos) no cenário sem escolha ($N_{ata} = 30, \beta = 1.0$), ao longo de 3.000 gerações. Cada linha colorida representa uma espécie. α (β): intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (hospedeiros).

APÊNDICE 2 – VALORES DE CONECTÂNCIA (C), ÍNDICE DE ESPECIALIZAÇÃO (H_2'), ANINHAMENTO (NODF) E MODULARIDADE (Q_B) DAS REDES

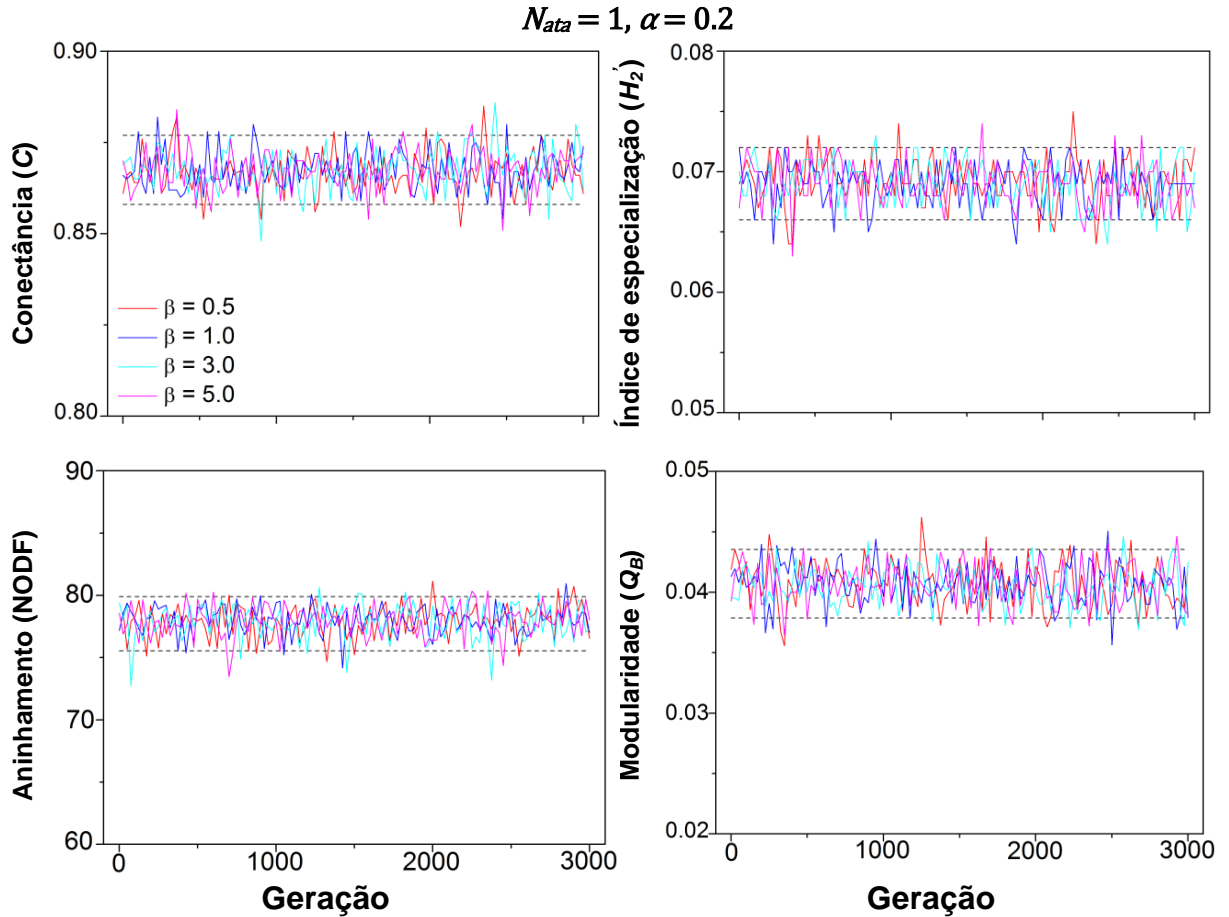


FIGURA 28 – Conectância (C), índice de especialização (H_2'), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes ao longo de 3.000 gerações no cenário sem escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 1$). $\alpha = 0.2$, $\beta = 0.5$ (vermelho), 1.0 (azul escuro), 3.0 (azul claro) e 5.0 (rosa). As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo num intervalo de confiança de 90%. A escala foi escolhida para facilitar a visualização do espaço nulo.

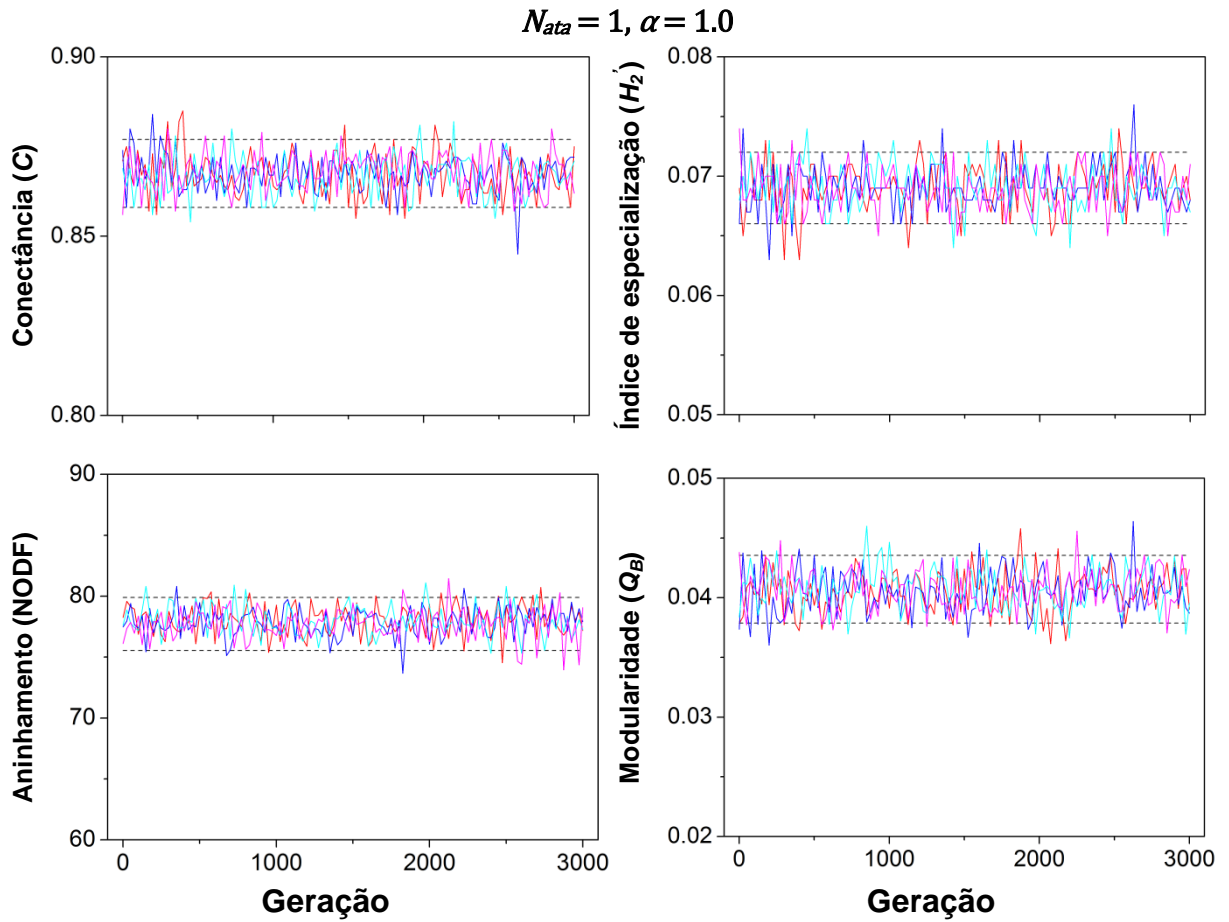


FIGURA 29 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes ao longo de 3.000 gerações no cenário sem escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 1$). $\alpha = 1.0$, $\beta = 0.5$ (vermelho), 1.0 (azul escuro), 3.0 (azul claro) e 5.0 (rosa). As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo num intervalo de confiança de 90%. A escala foi escolhida para facilitar a visualização do espaço nulo.

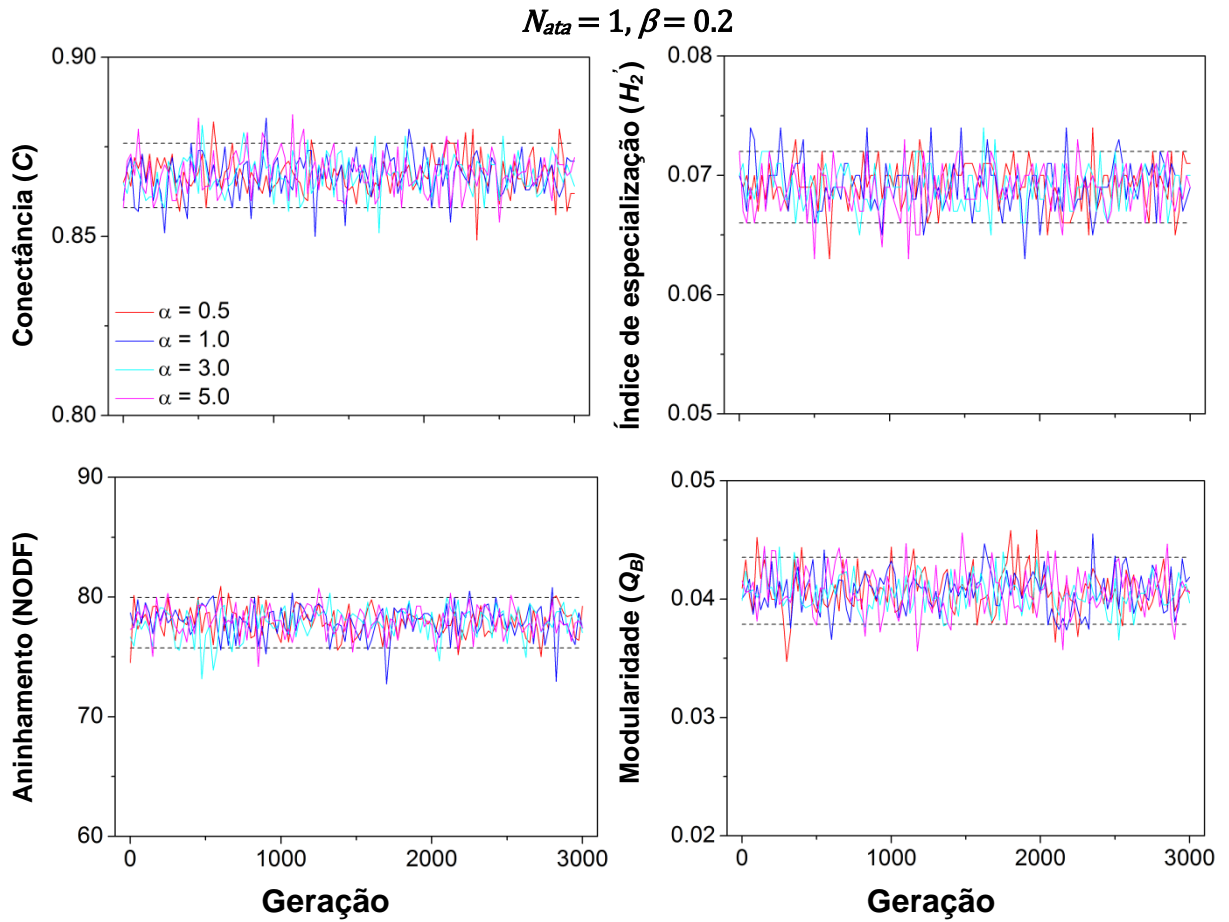


FIGURA 30 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes ao longo de 3.000 gerações no cenário sem escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 1$). $\beta = 0.2$, $\alpha = 0.5$ (vermelho), 1.0 (azul escuro), 3.0 (azul claro) e 5.0 (rosa). As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo num intervalo de confiança de 90%. A escala foi escolhida para facilitar a visualização do espaço nulo.

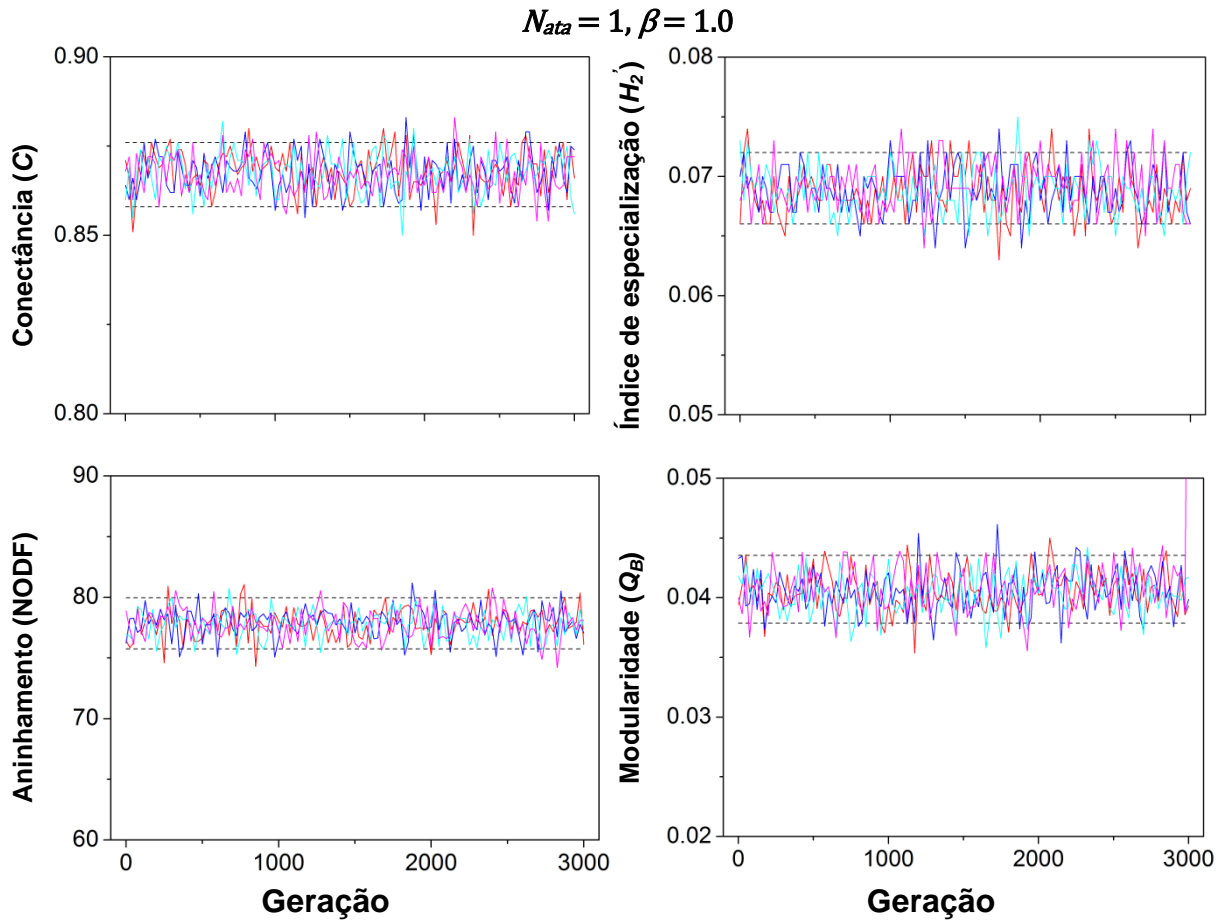


FIGURA 31 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes ao longo de 3.000 gerações no cenário sem escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 1$). $\beta = 1.0$, $\alpha = 0.5$ (vermelho), 1.0 (azul escuro), 3.0 (azul claro) e 5.0 (rosa). As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo num intervalo de confiança de 90%. A escala foi escolhida para facilitar a visualização do espaço nulo.

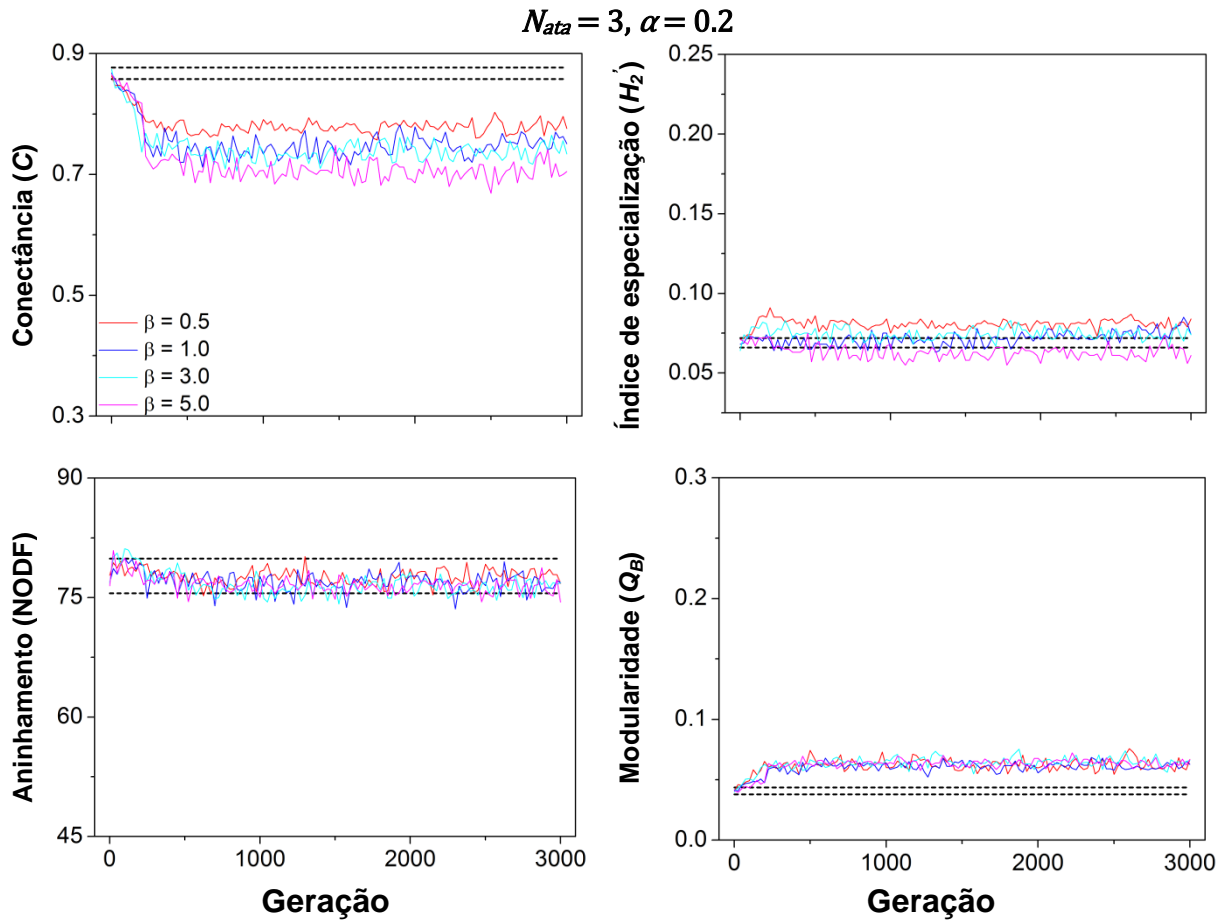


FIGURA 32 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes ao longo de 3.000 gerações no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 3$). $\alpha = 0.2$, $\beta = 0.5$ (vermelho), 1.0 (azul escuro), 3.0 (azul claro) e 5.0 (rosa). As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo num intervalo de confiança de 90%. A escala foi escolhida para facilitar a comparação com os outros cenários com escolha.

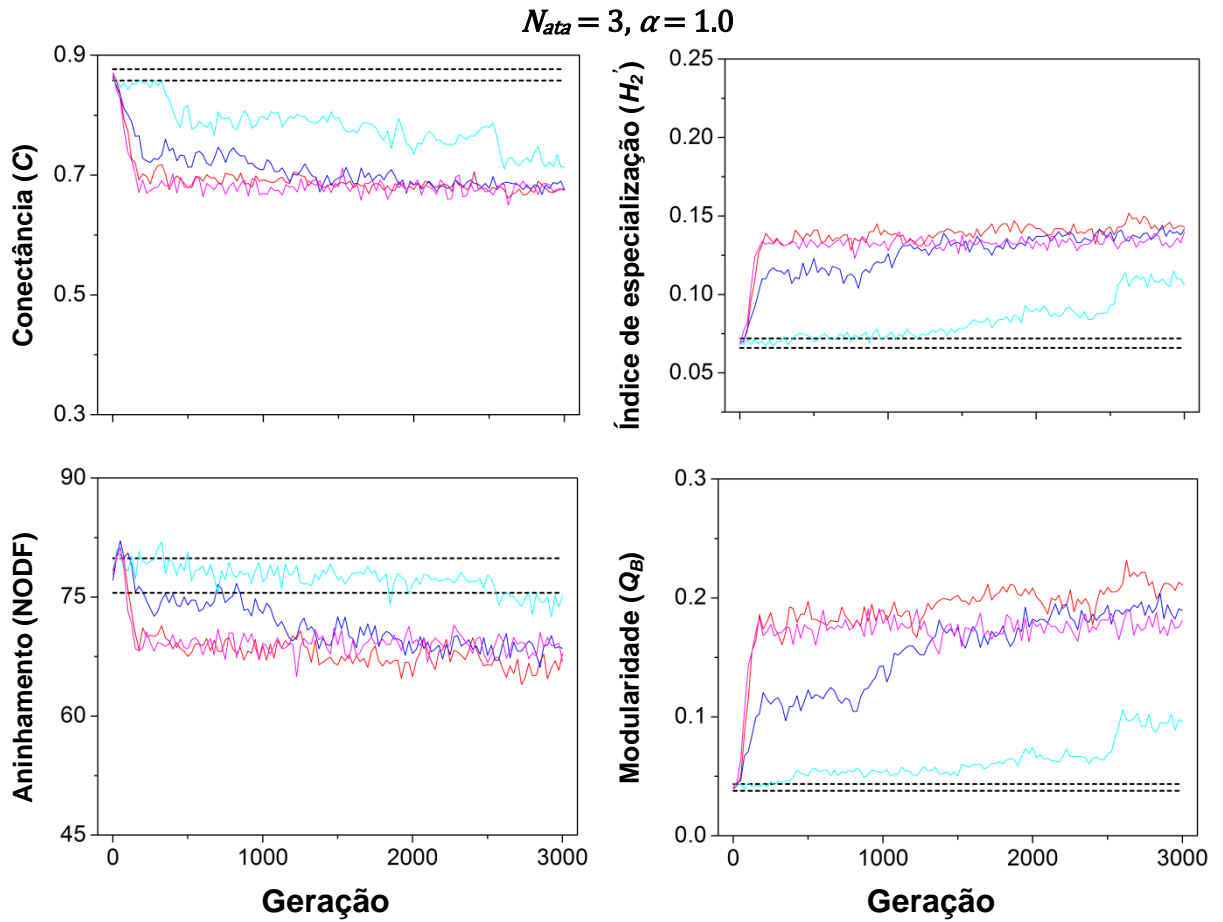


FIGURA 33 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes ao longo de 3.000 gerações no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 3$). $\alpha = 1.0$, $\beta = 0.5$ (vermelho), 1.0 (azul escuro), 3.0 (azul claro) e 5.0 (rosa). As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo num intervalo de confiança de 90%. A escala foi escolhida para facilitar a comparação com os outros cenários com escolha.

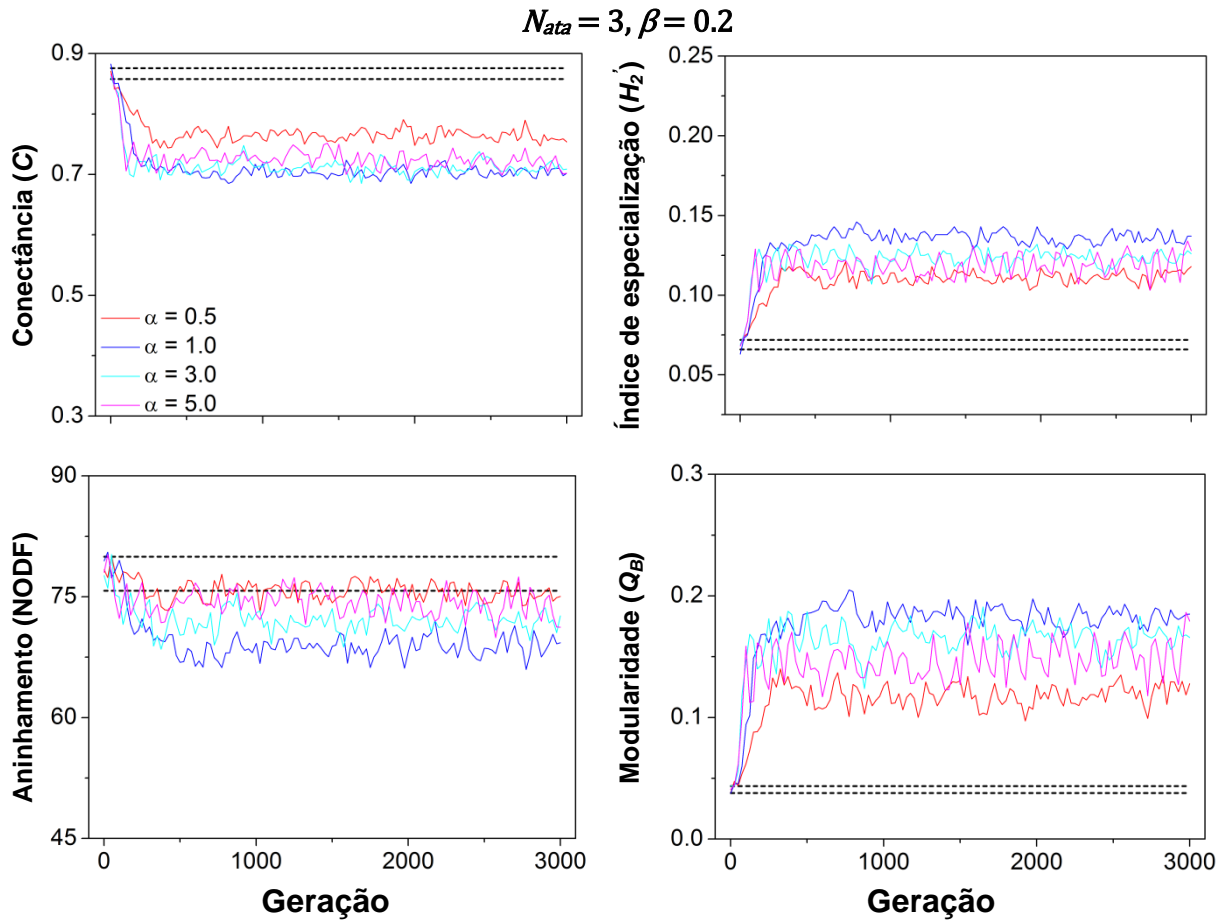


FIGURA 34 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes ao longo de 3.000 gerações no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 3$). $\beta = 0.2$, $\alpha = 0.5$ (vermelho), 1.0 (azul escuro), 3.0 (azul claro) e 5.0 (rosa). As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo num intervalo de confiança de 90%. A escala foi escolhida para facilitar a comparação com os outros cenários com escolha.

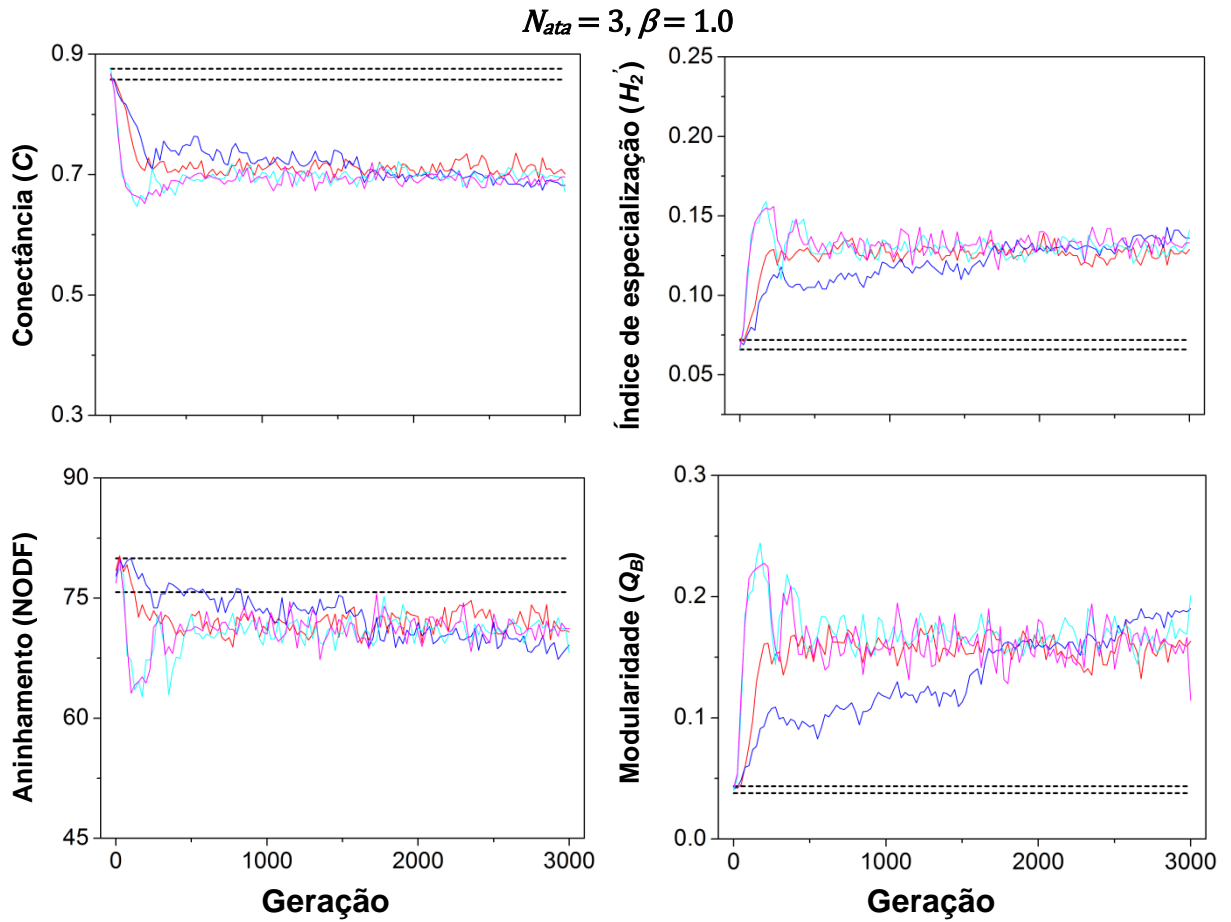


FIGURA 35 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes ao longo de 3.000 gerações no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 3$). $\beta = 1.0$, $\alpha = 0.5$ (vermelho), 1.0 (azul escuro), 3.0 (azul claro) e 5.0 (rosa). As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo num intervalo de confiança de 90%. A escala foi escolhida para facilitar a comparação com os outros cenários com escolha.

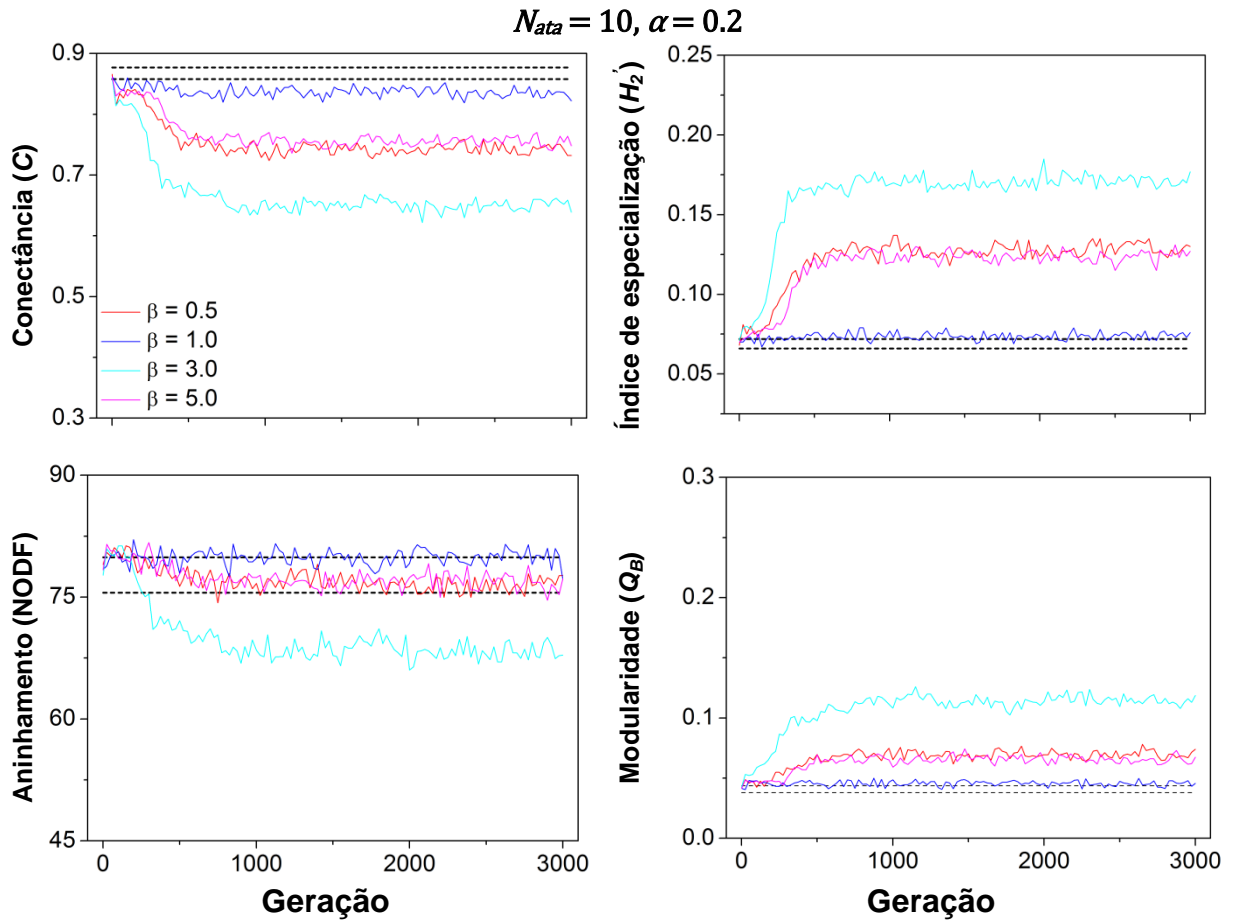


FIGURA 36 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes ao longo de 3.000 gerações no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 10$). $\alpha = 0.2$, $\beta = 0.5$ (vermelho), 1.0 (azul escuro), 3.0 (azul claro) e 5.0 (rosa). As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo num intervalo de confiança de 90%. A escala foi escolhida para facilitar a comparação com os outros cenários com escolha.

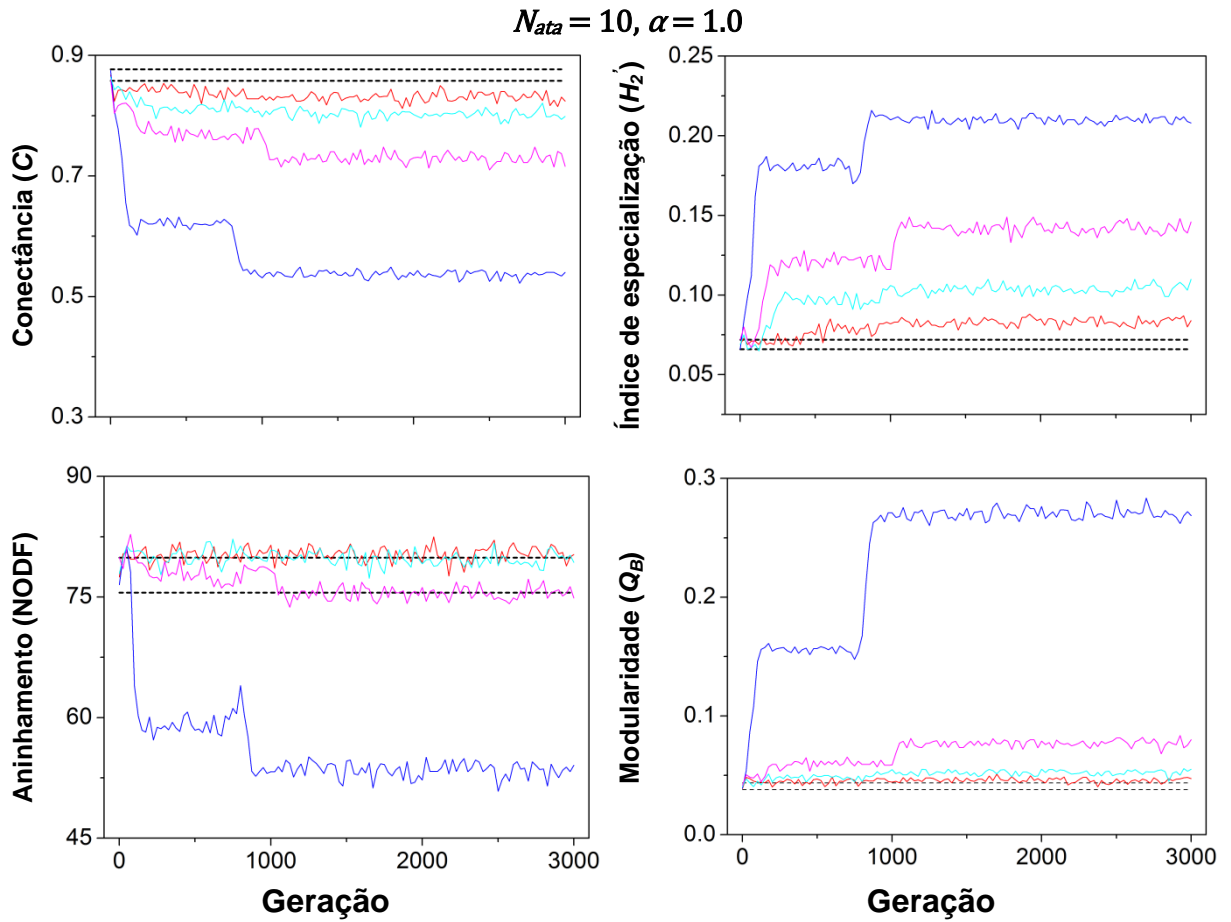


FIGURA 37 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes ao longo de 3.000 gerações no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 10$). $\alpha = 1.0$, $\beta = 0.5$ (vermelho), 1.0 (azul escuro), 3.0 (azul claro) e 5.0 (rosa). As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo num intervalo de confiança de 90%. A escala foi escolhida para facilitar a comparação com os outros cenários com escolha.

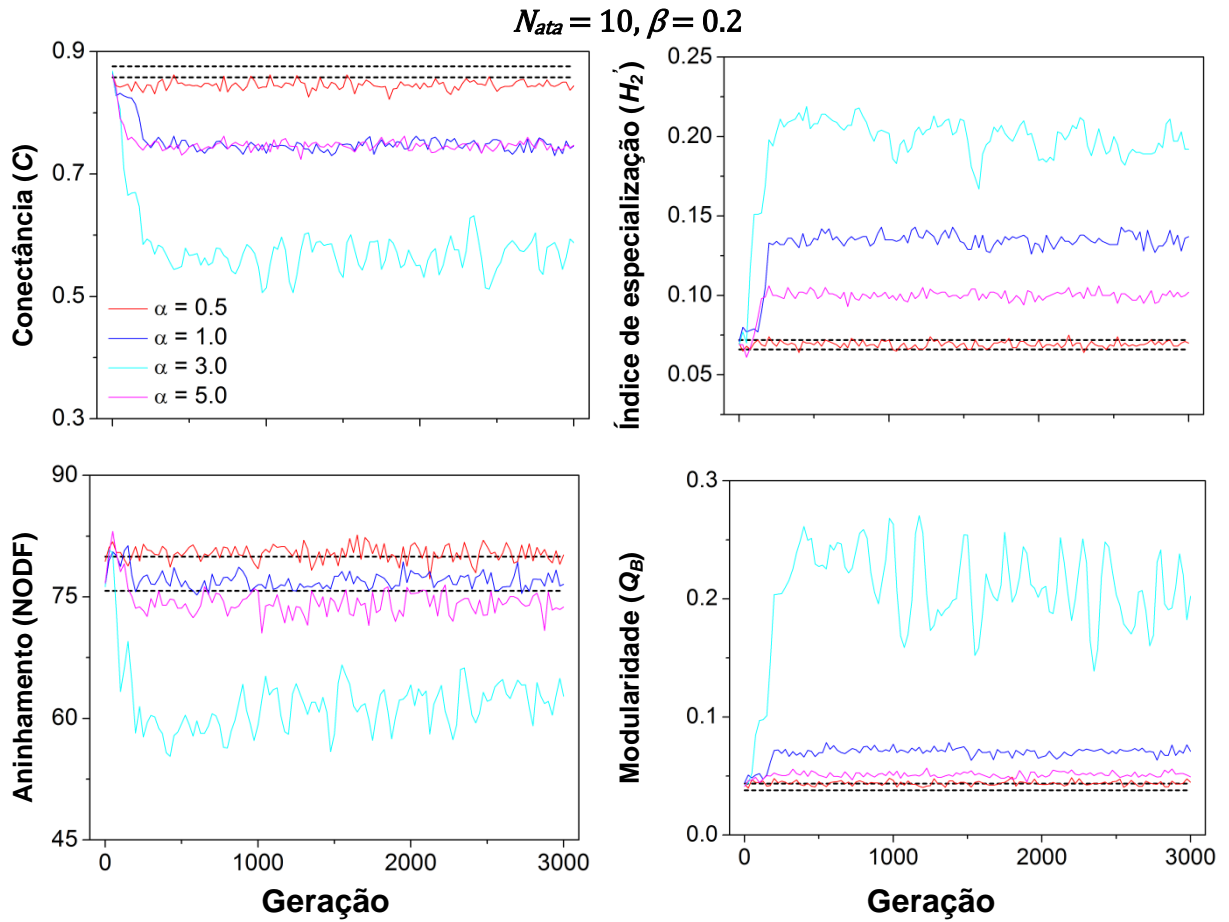


FIGURA 38 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes ao longo de 3.000 gerações no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 10$). $\beta = 0.2$, $\alpha = 0.5$ (vermelho), 1.0 (azul escuro), 3.0 (azul claro) e 5.0 (rosa). As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo num intervalo de confiança de 90%. A escala foi escolhida para facilitar a comparação com os outros cenários com escolha.

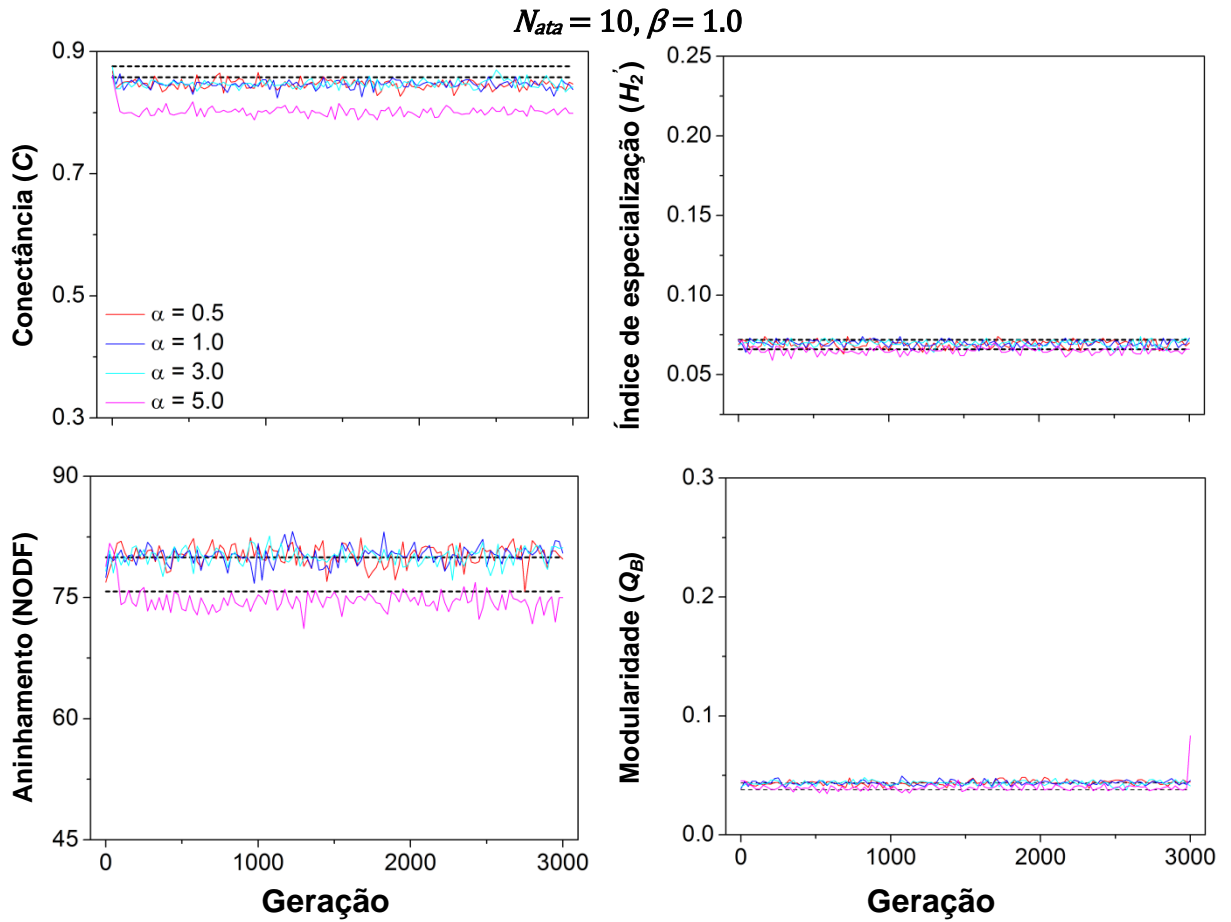


FIGURA 39 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes ao longo de 3.000 gerações no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 10$). $\beta = 1.0$, $\alpha = 0.5$ (vermelho), 1.0 (azul escuro), 3.0 (azul claro) e 5.0 (rosa). As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo num intervalo de confiança de 90%. A escala foi escolhida para facilitar a comparação com os outros cenários com escolha.

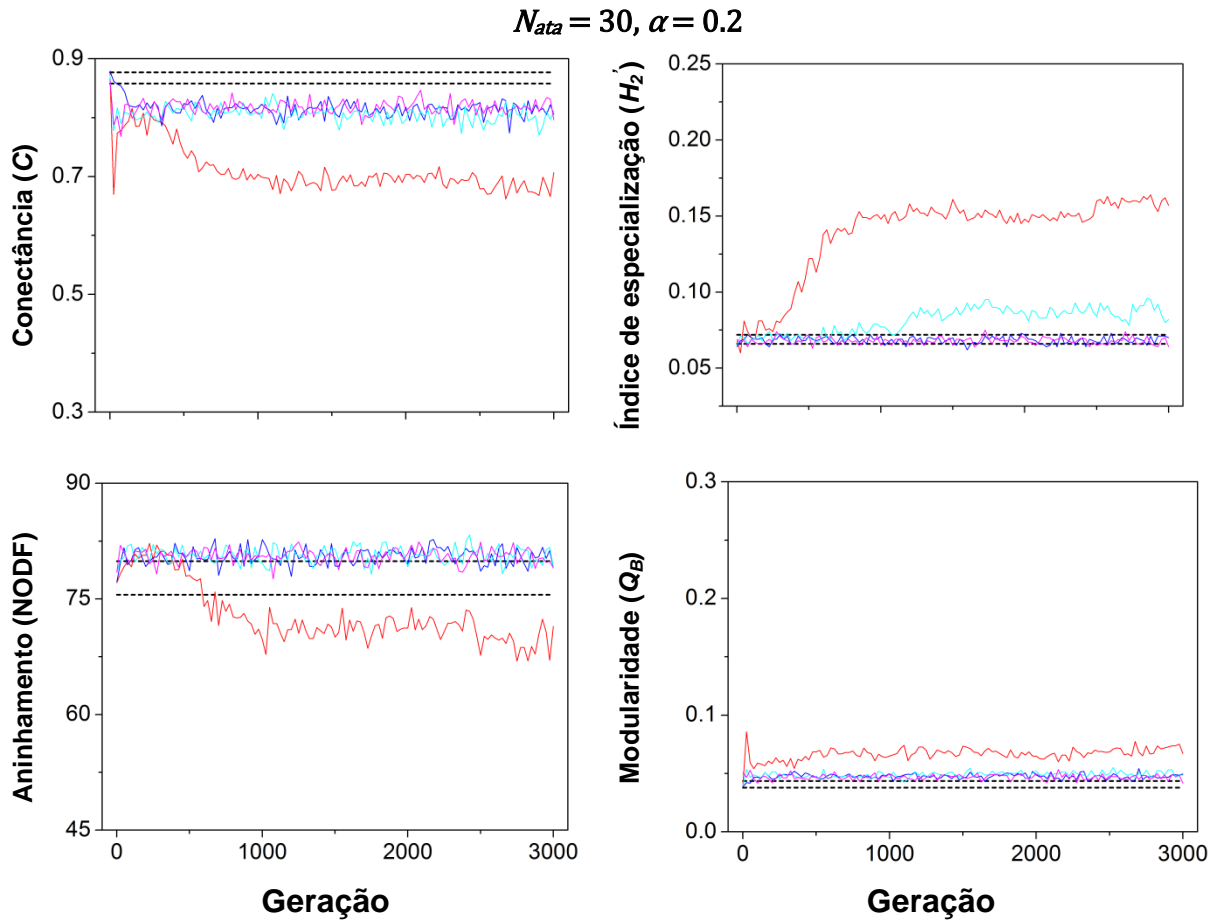


FIGURA 40 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes ao longo de 3.000 gerações no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 30$). $\alpha = 0.2$, $\beta = 0.5$ (vermelho), 1.0 (azul escuro), 3.0 (azul claro) e 5.0 (rosa). As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo num intervalo de confiança de 90%. A escala foi escolhida para facilitar a comparação com os outros cenários com escolha.

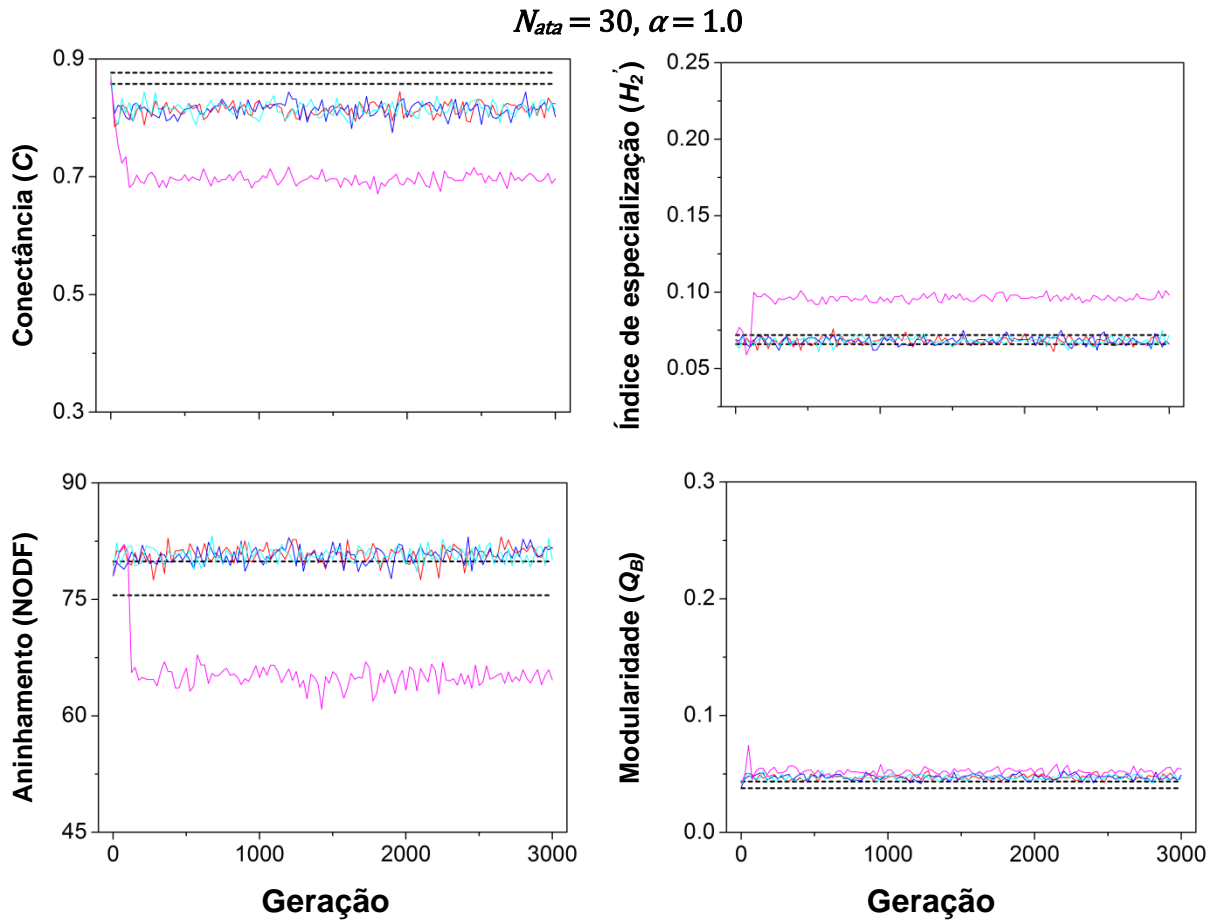


FIGURA 41 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes ao longo de 3.000 gerações no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 30$). $\alpha = 1.0$, $\beta = 0.5$ (vermelho), 1.0 (azul escuro), 3.0 (azul claro) e 5.0 (rosa). As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo num intervalo de confiança de 90%. A escala foi escolhida para facilitar a comparação com os outros cenários com escolha.

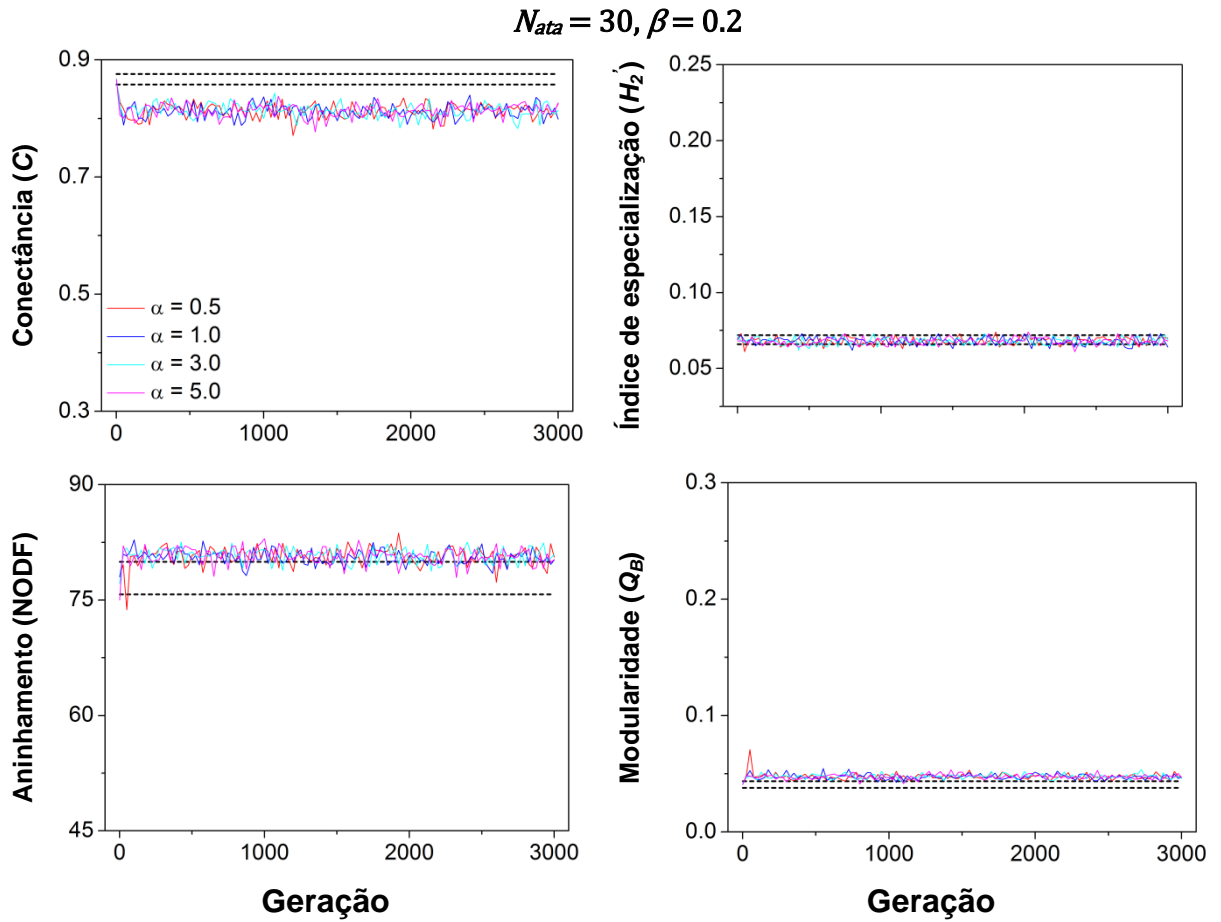


FIGURA 42 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes ao longo de 3.000 gerações no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 10$). $\beta = 0.2$, $\alpha = 0.5$ (vermelho), 1.0 (azul escuro), 3.0 (azul claro) e 5.0 (rosa). As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo num intervalo de confiança de 90%. A escala foi escolhida para facilitar a comparação com os outros cenários com escolha.

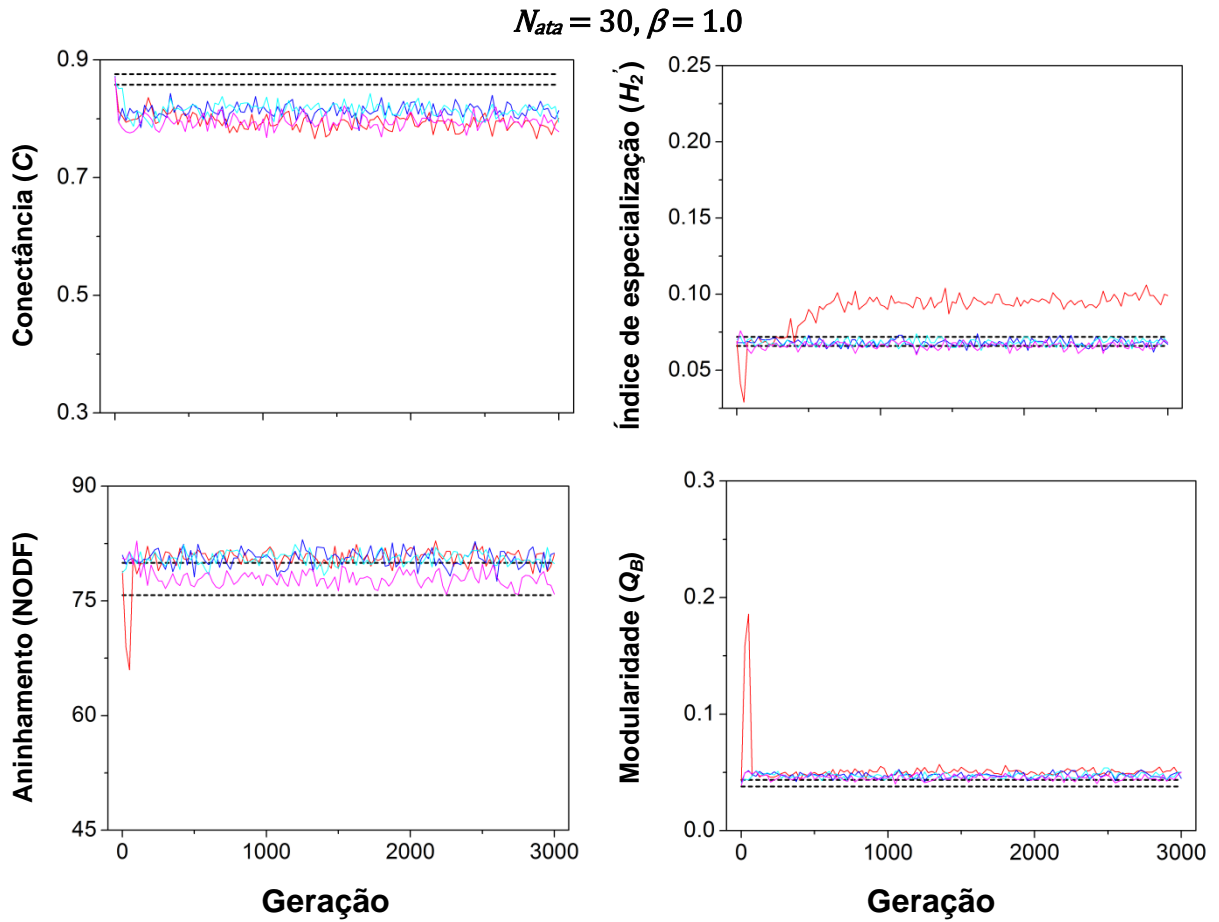


FIGURA 43 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes ao longo de 3.000 gerações no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 30$). $\beta = 1.0$, $\alpha = 0.5$ (vermelho), 1.0 (azul escuro), 3.0 (azul claro) e 5.0 (rosa). As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo num intervalo de confiança de 90%. A escala foi escolhida para facilitar a comparação com os outros cenários com escolha.

APÊNDICE 3 – MÉDIAS DAS MÉTRICAS DAS REDES

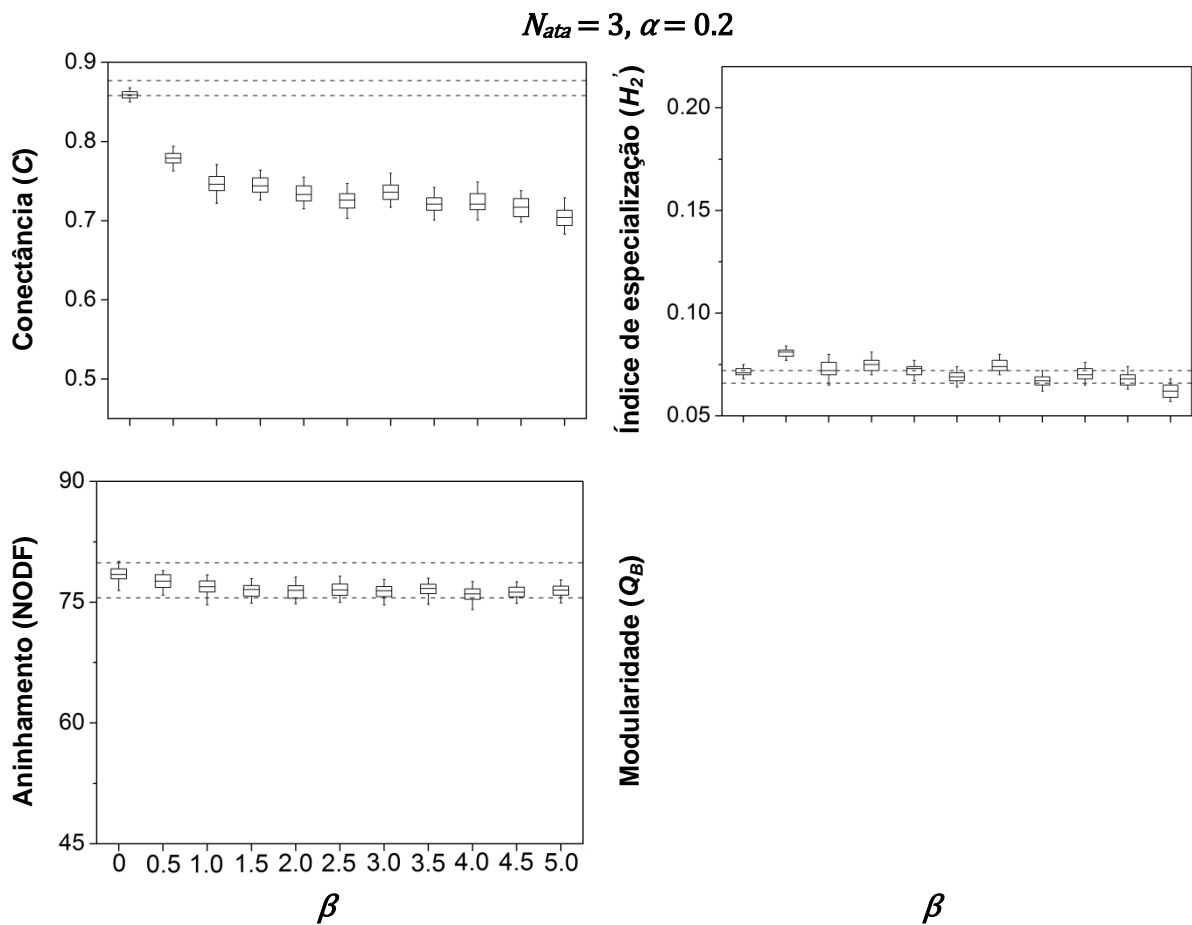


FIGURA 44 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 3$). Intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos invariável ($\alpha = 0.2$). Nos eixos das abscissas, os valores da intensidade da força de seleção pela interação sobre os hospedeiros (β). As caixas representam 50% dos resultados para as últimas 2.000 gerações; as extremidades, 90%; as linhas horizontais, a média. As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo com intervalo de confiança de 90%. As primeiras 1000 gerações foram desconsideradas para evitar estados transitórios.

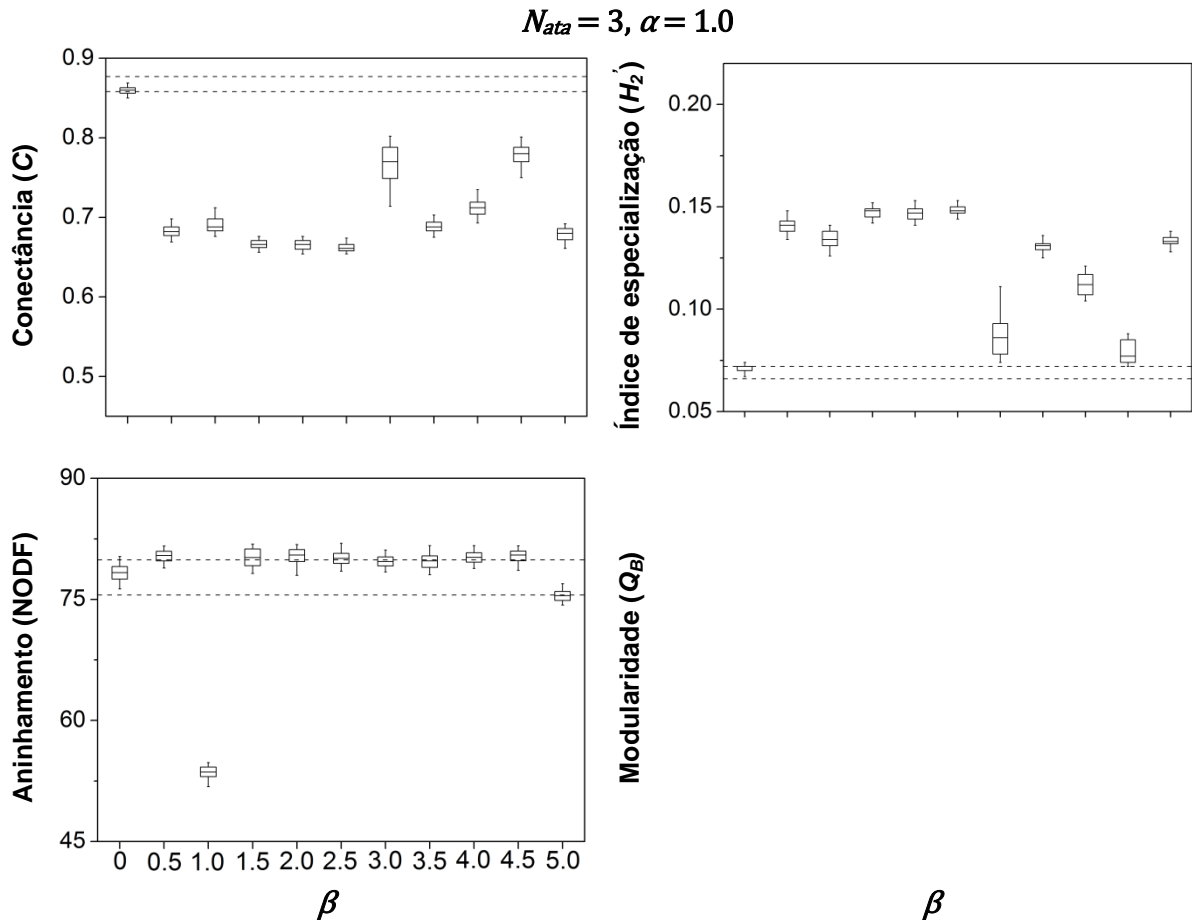


FIGURA 45 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 3$). Intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos invariável ($\alpha = 1.0$). Nos eixos das abscissas, os valores da intensidade da força de seleção pela interação sobre os hospedeiros (β). As caixas representam 50% dos resultados para as últimas 2.000 gerações; as extremidades, 90%; as linhas horizontais, a média. As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo com intervalo de confiança de 90%. As primeiras 1000 gerações foram desconsideradas para evitar estados transitórios.

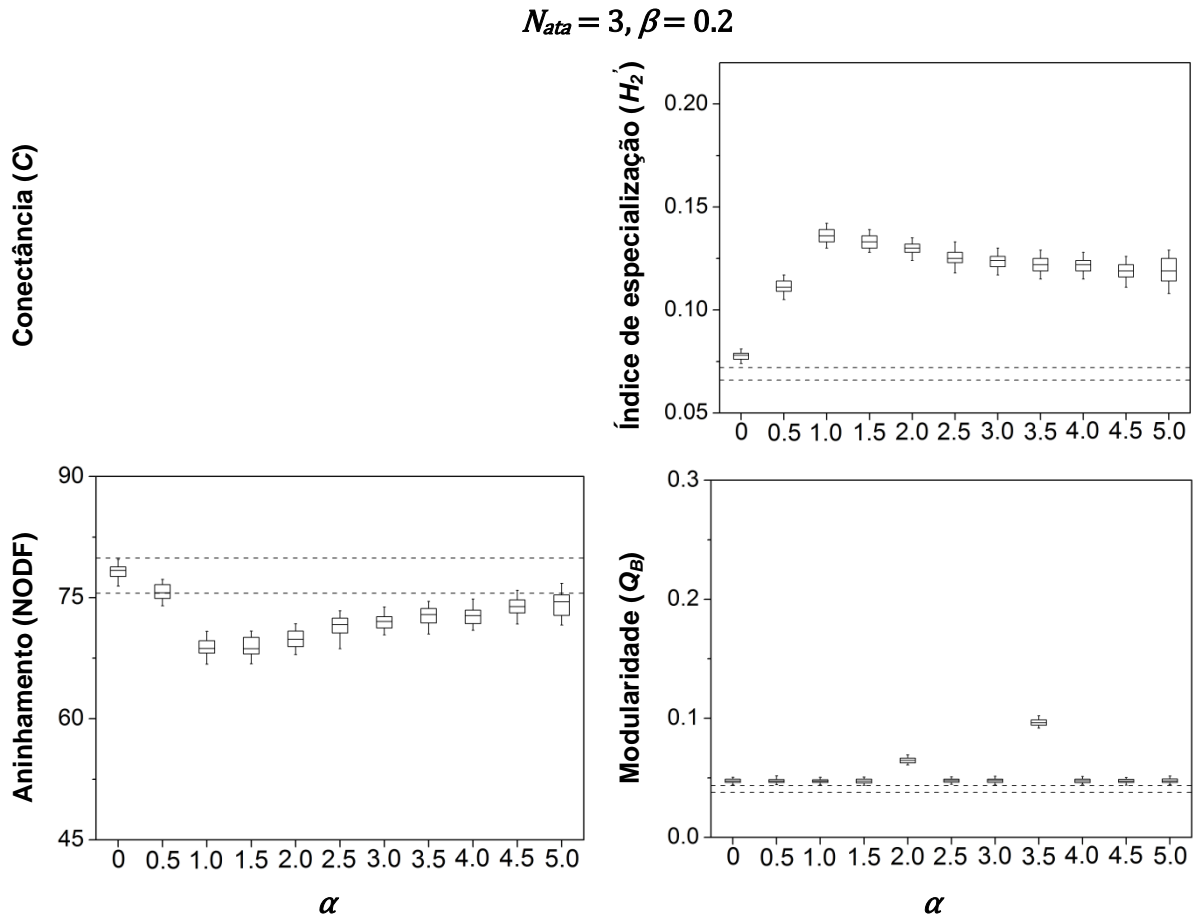


FIGURA 46 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 3$). Intensidade da força de seleção pela interação sobre os hospedeiros invariável ($\beta = 0.2$). Nos eixos das abscissas, os valores da intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (α). As caixas representam 50% dos resultados para as últimas 2.000 gerações; as extremidades, 90%; as linhas horizontais, a média. As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo com intervalo de confiança de 90%. As primeiras 1000 gerações foram desconsideradas para evitar estados transitórios.

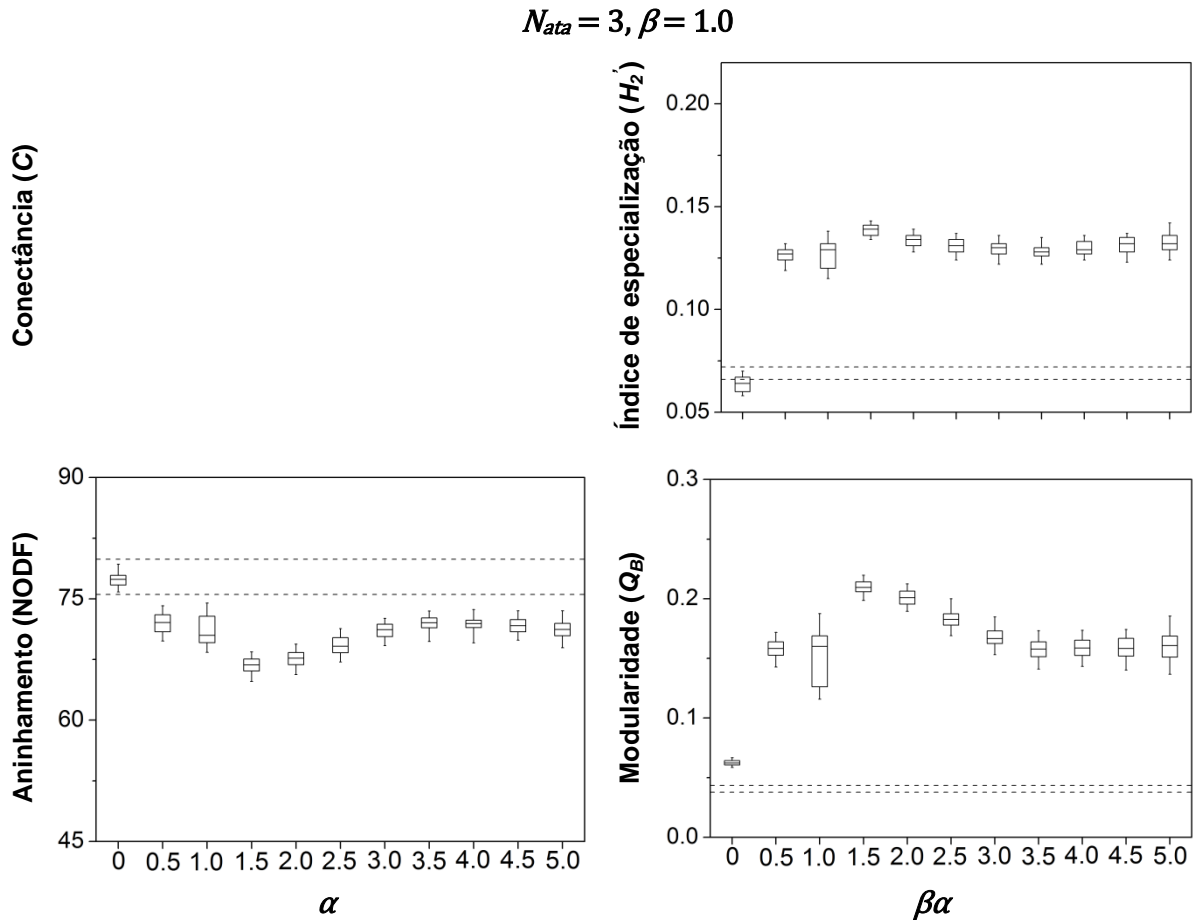


FIGURA 47 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 3$). Intensidade da força de seleção pela interação sobre os hospedeiros invariável ($\beta = 1.0$). Nos eixos das abscissas, os valores da intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (α). As caixas representam 50% dos resultados para as últimas 2.000 gerações; as extremidades, 90%; as linhas horizontais, a média. As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo com intervalo de confiança de 90%. As primeiras 1000 gerações foram desconsideradas para evitar estados transitórios.

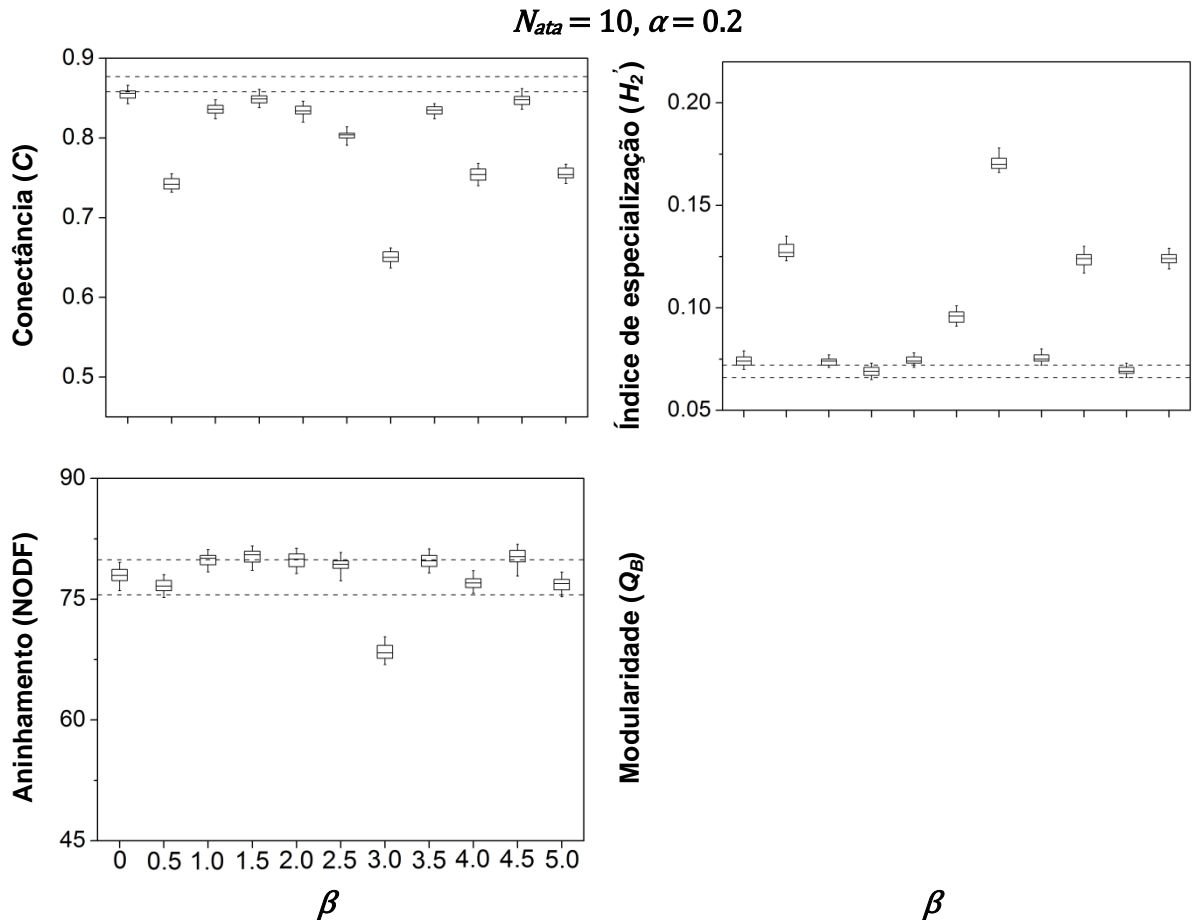


FIGURA 48 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 10$). Intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos invariável ($\alpha = 0.2$). Nos eixos das abscissas, os valores da intensidade da força de seleção pela interação sobre os hospedeiros (β). As caixas representam 50% dos resultados para as últimas 2.000 gerações; as extremidades, 90%; as linhas horizontais, a média. As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo com intervalo de confiança de 90%. As primeiras 1000 gerações foram desconsideradas para evitar estados transitórios.

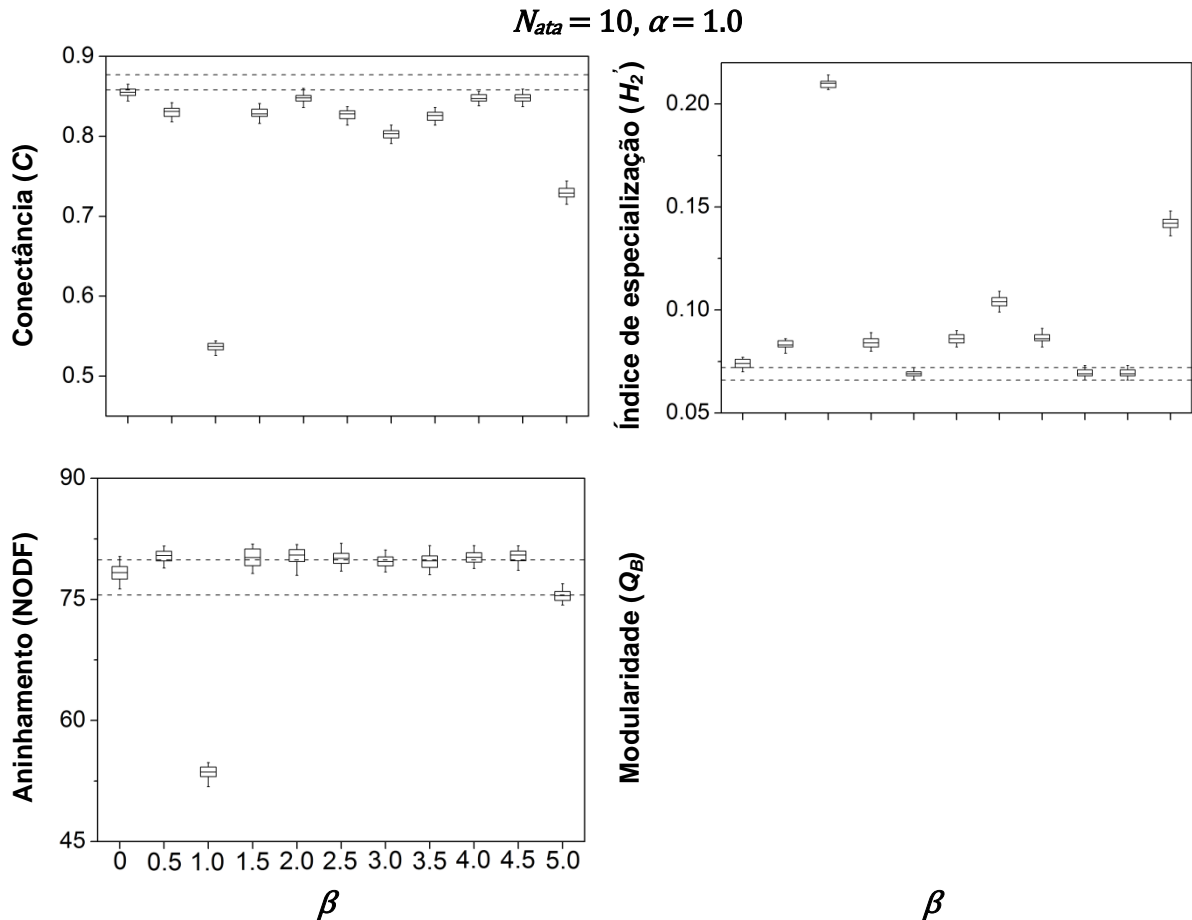


FIGURA 49 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 10$). Intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos invariável ($\alpha = 1.0$). Nos eixos das abscissas, os valores da intensidade da força de seleção pela interação sobre os hospedeiros (β). As caixas representam 50% dos resultados para as últimas 2.000 gerações; as extremidades, 90%; as linhas horizontais, a média. As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo com intervalo de confiança de 90%. As primeiras 1000 gerações foram desconsideradas para evitar estados transitórios.

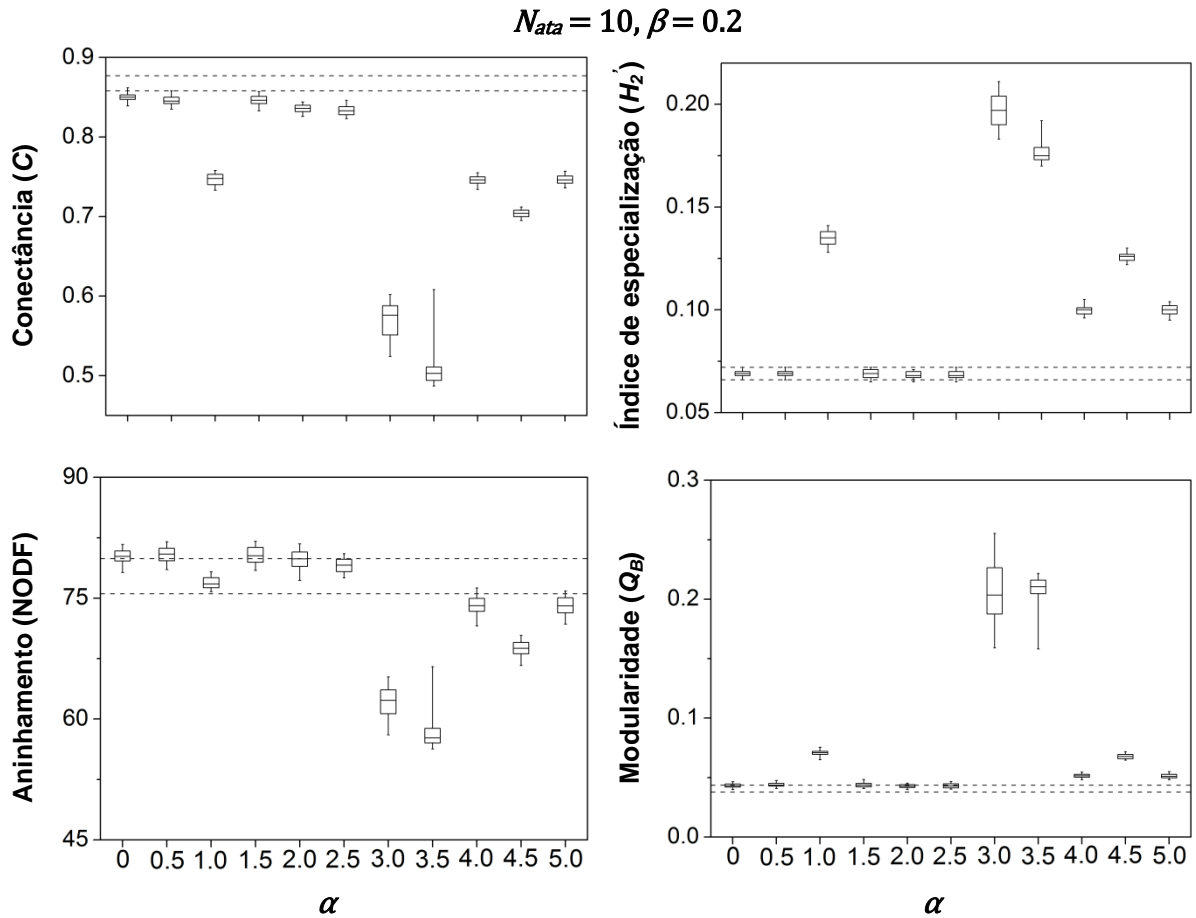


FIGURA 50 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 10$). Intensidade da força de seleção pela interação sobre os hospedeiros invariável ($\beta = 0.2$). Nos eixos das abscissas, os valores da intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (α). As caixas representam 50% dos resultados para as últimas 2.000 gerações; as extremidades, 90%; as linhas horizontais, a média. As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo com intervalo de confiança de 90%. As primeiras 1000 gerações foram desconsideradas para evitar estados transitórios.

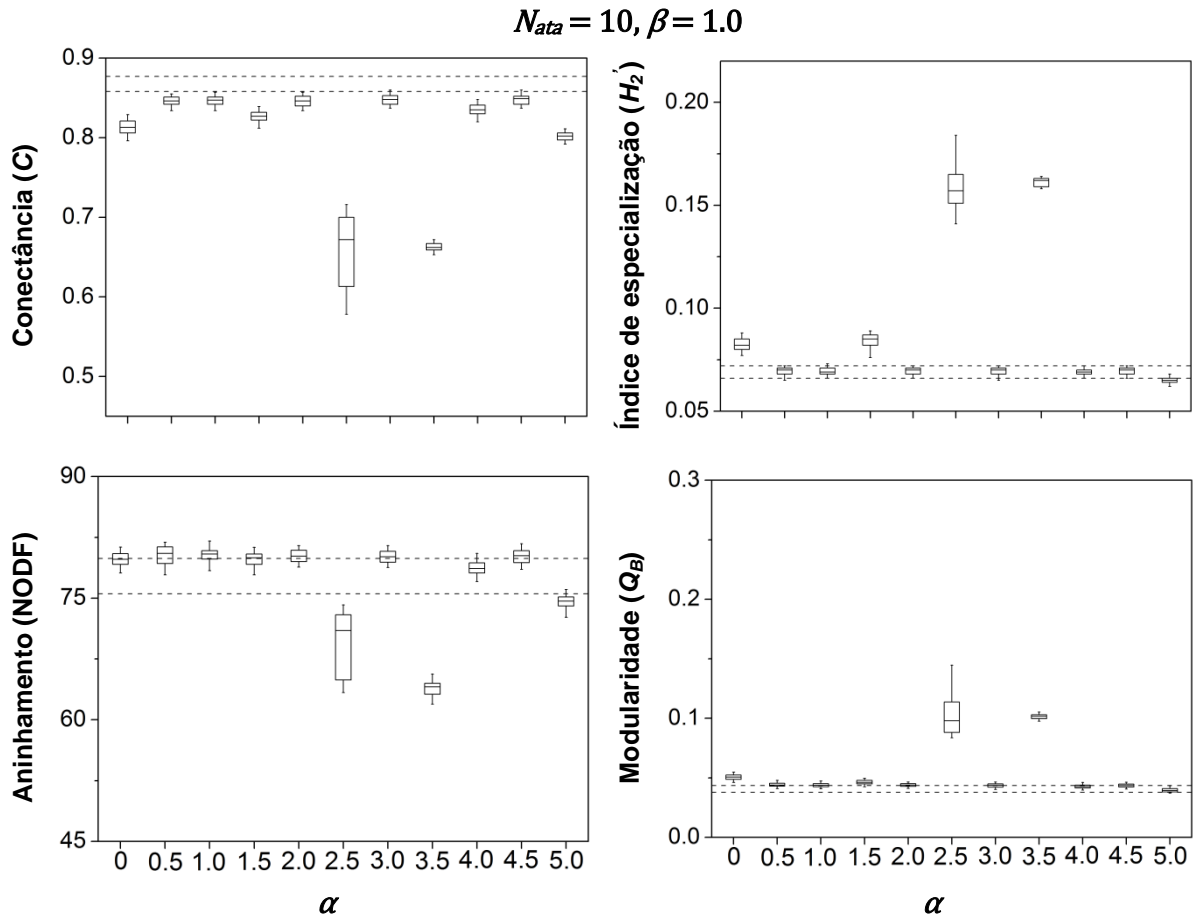


FIGURA 51 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 10$). Intensidade da força de seleção pela interação sobre os hospedeiros invariável ($\beta = 0.2$). Nos eixos das abscissas, os valores da intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (α). As caixas representam 50% dos resultados para as últimas 2.000 gerações; as extremidades, 90%; as linhas horizontais, a média. As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo com intervalo de confiança de 90%. As primeiras 1000 gerações foram desconsideradas para evitar estados transitórios.

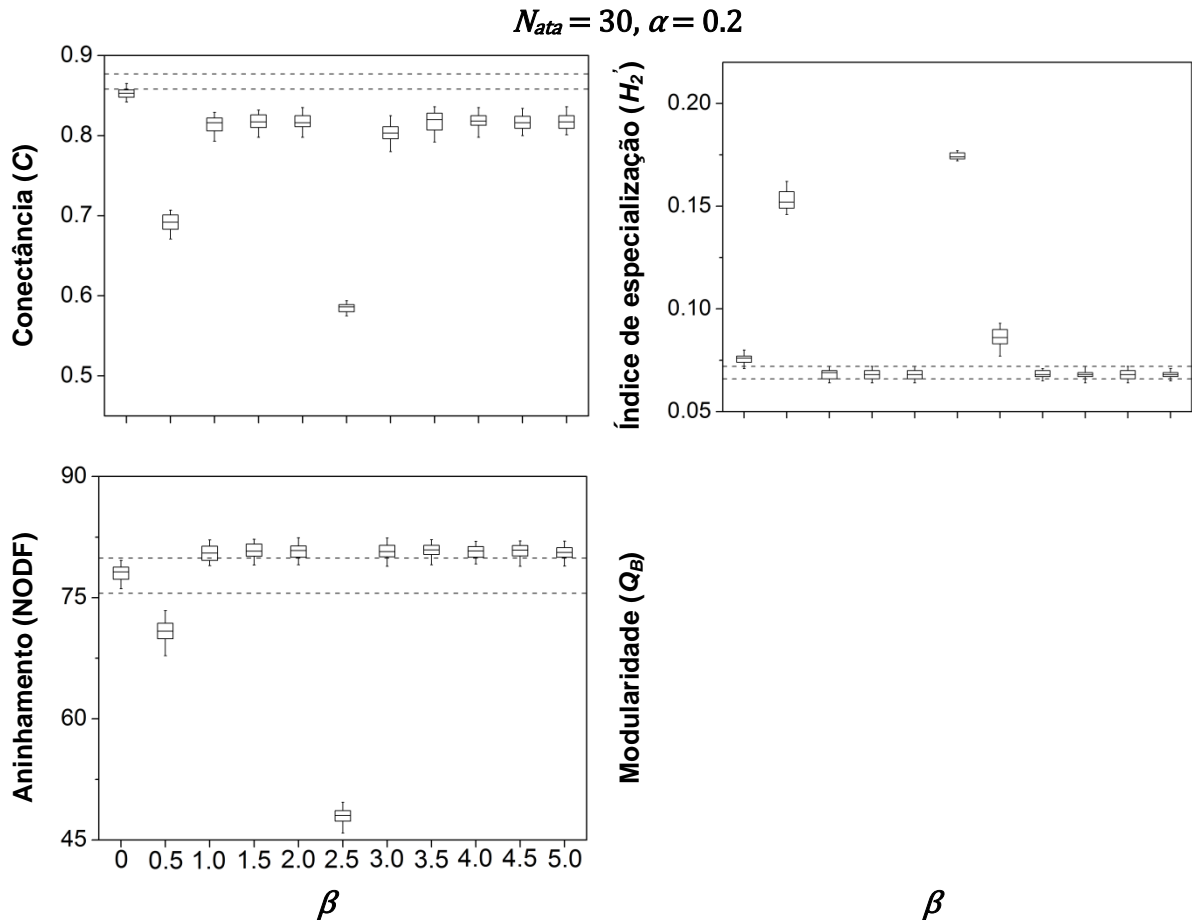


FIGURA 52 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 30$). Intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos invariável ($\alpha = 0.2$). Nos eixos das abscissas, os valores da intensidade da força de seleção pela interação sobre os hospedeiros (β). As caixas representam 50% dos resultados para as últimas 2.000 gerações; as extremidades, 90%; as linhas horizontais, a média. As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo com intervalo de confiança de 90%. As primeiras 1000 gerações foram desconsideradas para evitar estados transitórios.

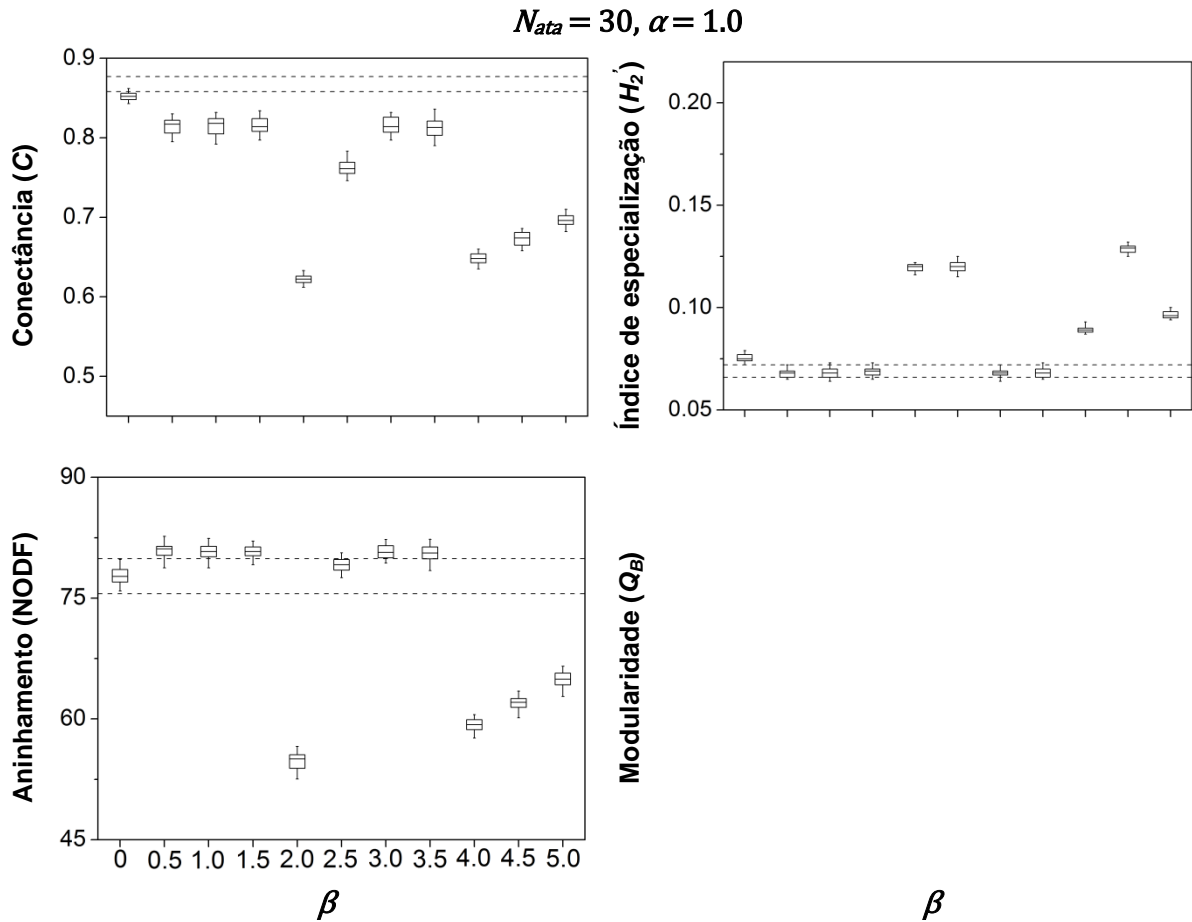


FIGURA 53 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 30$). Intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos invariável ($\alpha = 1.0$). Nos eixos das abscissas, os valores da intensidade da força de seleção pela interação sobre os hospedeiros (β). As caixas representam 50% dos resultados para as últimas 2.000 gerações; as extremidades, 90%; as linhas horizontais, a média. As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo com intervalo de confiança de 90%. As primeiras 1000 gerações foram desconsideradas para evitar estados transitórios.

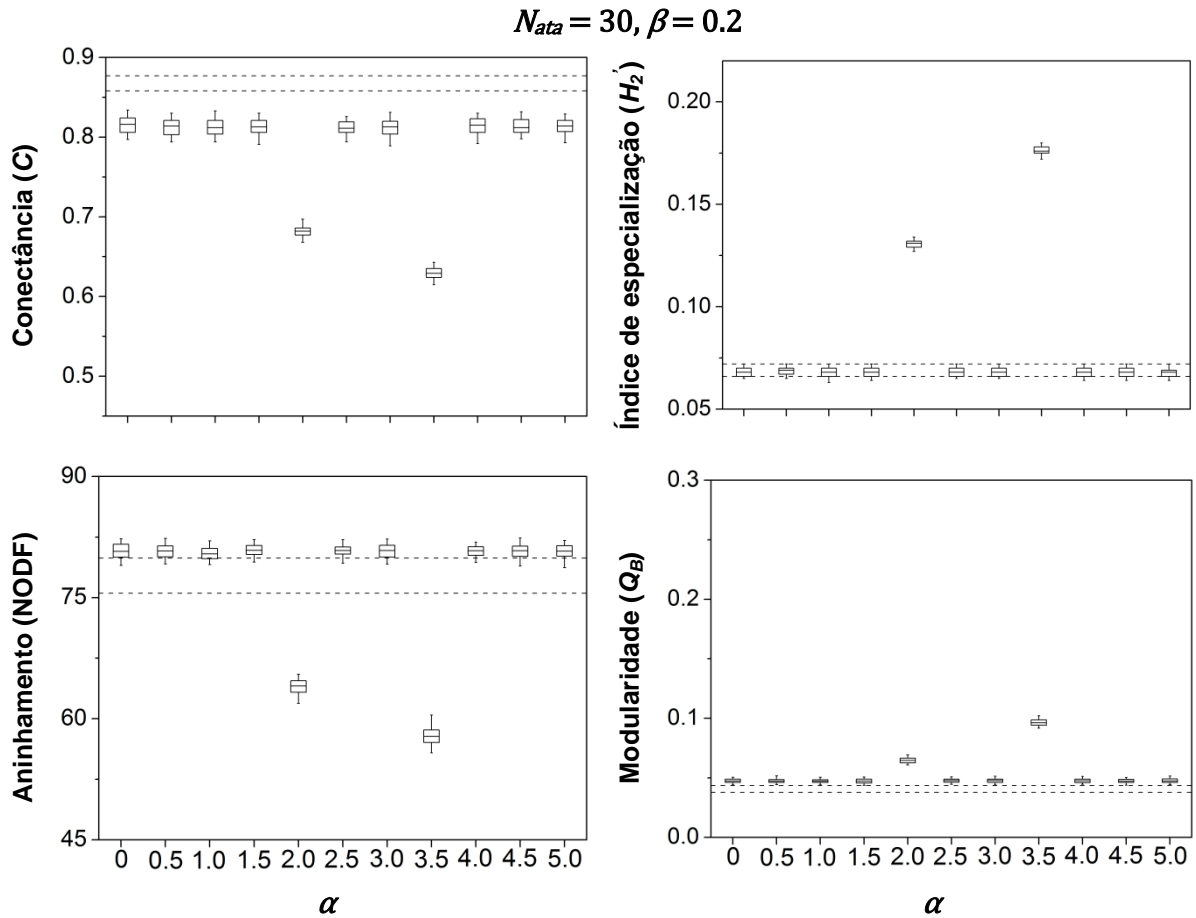


FIGURA 54 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 30$). Intensidade da força de seleção pela interação sobre os hospedeiros invariável ($\beta = 0.2$). Nos eixos das abscissas, os valores da intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (α). As caixas representam 50% dos resultados para as últimas 2.000 gerações; as extremidades, 90%; as linhas horizontais, a média. As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo com intervalo de confiança de 90%. As primeiras 1000 gerações foram desconsideradas para evitar estados transitórios.

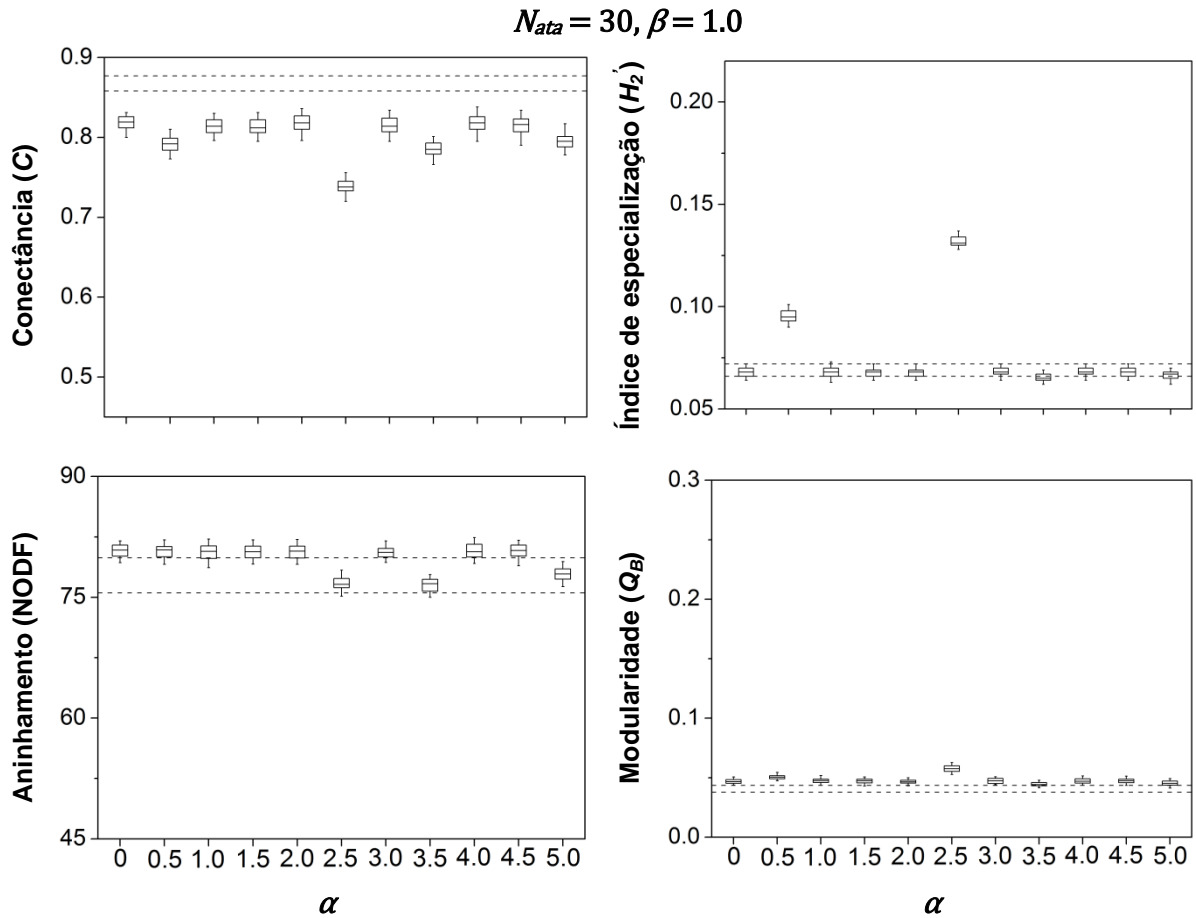


FIGURA 55 – Conectância (C), índice de especialização (H_2), aninhamento (NODF) e modularidade (Q_B) das redes no cenário com escolha pelos parasitos ($N_{ata} = 30$). Intensidade da força de seleção pela interação sobre os hospedeiros invariável ($\beta = 1.0$). Nos eixos das abscissas, os valores da intensidade da força de seleção pela interação sobre os parasitos (α). As caixas representam 50% dos resultados para as últimas 2.000 gerações; as extremidades, 90%; as linhas horizontais, a média. As linhas tracejadas delimitam os valores do modelo nulo com intervalo de confiança de 90%. As primeiras 1000 gerações foram desconsideradas para evitar estados transitórios.