

MARCELO EDUARDO BORGES

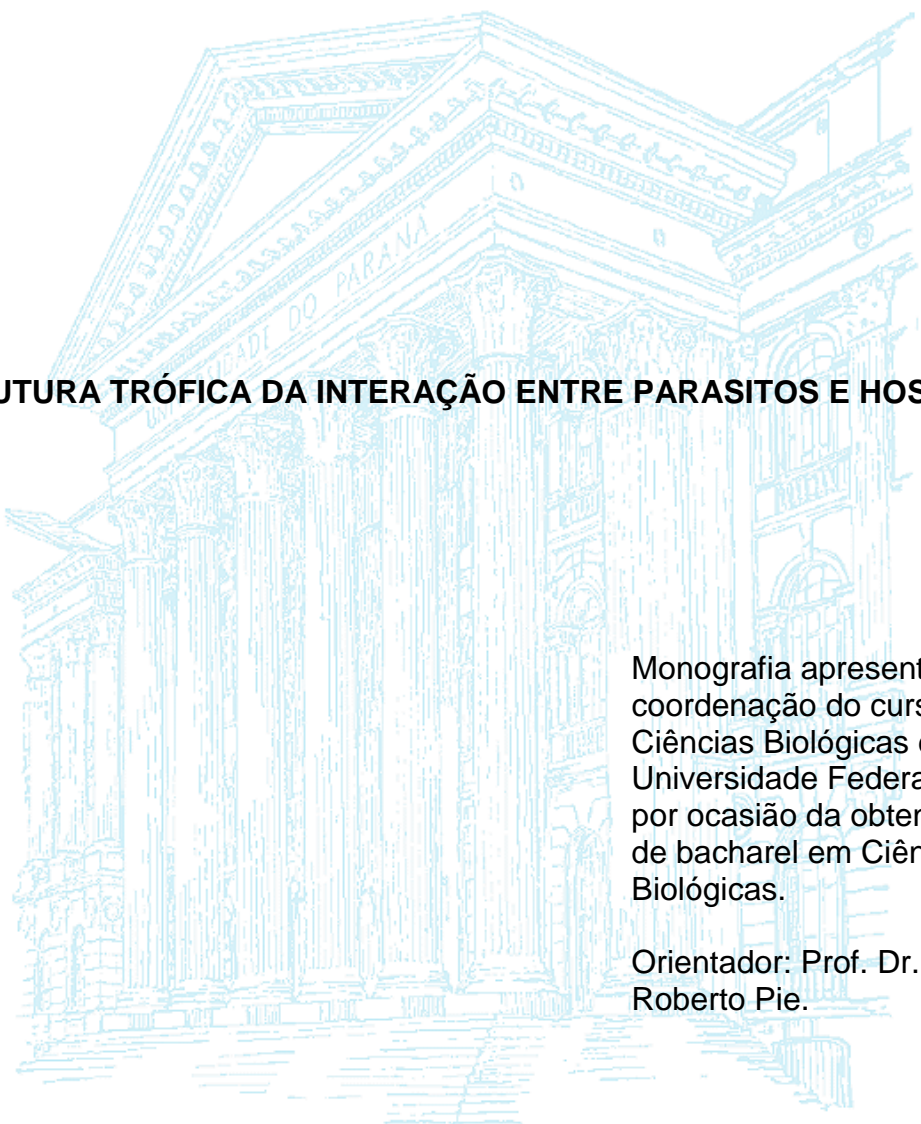
ESTRUTURA TRÓFICA DA RELAÇÃO ENTRE PARASITOS E HOSPEDEIROS

CURITIBA

2009

MARCELO EDUARDO BORGES

ESTRUTURA TRÓFICA DA INTERAÇÃO ENTRE PARASITOS E HOSPEDEIROS



Monografia apresentado à
coordenação do curso de
Ciências Biológicas da
Universidade Federal do Paraná
por ocasião da obtenção do grau
de bacharel em Ciências
Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Marcio
Roberto Pie.

CURITIBA
2009

Aos meus pais,
João Fernando e
Maria do Socorro

AGRADECIMENTOS

Gostaria de exprimir meu agradecimento ao professor Marcio, pela oportunidade de trabalhar com um tema que descobri ser extremamente apaixonante, por toda a confiança depositada, colaboração e ajuda no desenvolvimento do projeto e por todos os ensinamentos e treinamento em relação à vida acadêmica.

Agradeço os colegas do laboratório pelo encorajamento, sugestões, apoio ou até mesmo companhia nos momentos de estágio. Obrigado também aos orientadores (e orientadoras) de outros estágios e atividades, os quais contribuíram imensamente para a minha formação.

Agradeço as pessoas incríveis que tive a oportunidade de conhecer e compartilhar momentos nestes último cinco anos, por parte da minha jornada pela biologia. Incluo nisto as pessoas com quem entrei na primeira turma de 2005, amigos que conheci em congressos, encontros ou viagens Brasil afora (principalmente os de Londrina, Floripa, Brasília e Rio de Janeiro), e outras amizades criadas ao longo de todo este período. Obrigado também para as queridas amigas que fiz neste último ano. Eu não me sentiria tão feliz hoje sem o seu carinho. Não caberia aqui uma listagem de cada nome, de cada momento especial e único que passei junto a vocês, mas que com certeza estarão guardados como um tesouro por toda a minha vida. A todas essas pessoas, quando eu pensar nos melhores anos de minha vida, com certeza me lembrarei de vocês.

Reservo uma dedicação especial aos amigos de longa data: Lucas, Vitor, Joana, Bárbara, Mel, Tâmara e prof. Ricardo. Aos amigos que conheci ainda no ensino médio, ou inclusive antes, e que transformaram minha vida. Por fim, a todos aqueles que me são mais próximos.

Obrigado também ao Cristiano e à Ellen, por me mostrarem uma nova maneira de viver e ver o mundo. Agradeço por última e de maneira especial as minhas amigas Lih e Risa, por terem estado ao meu lado quando mais precisei, e por me mostrarem que é possível sorrir novamente.

Dedico por fim este trabalho à minha família, aos meus pais e meus irmãos. impossível traduzir em palavras o quanto vocês significam para mim.

“Em algum lugar, alguma coisa incrível aguarda por ser descoberta.”

Carl Sagan

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	8
1.1 Abordagem de Redes Complexas.....	8
1.2 Teoria de Redes.....	9
1.3 Redes Tróficas.....	17
1.4 Redes Mutualísticas.....	21
1.5 Parasitos e Hospedeiros.....	25
2. OBJETIVOS	28
2.1 Objetivos Gerais.....	28
2.2 Objetivos Específicos.....	28
3. MATERIAIS E MÉTODOS	29
3.1 Propriedades Gerais.....	29
3.2 Distribuição de Grau.....	30
3.3 Aninhamento.....	31
3.4 Compartimentalização.....	33
4. RESULTADOS	35
4.1 Propriedades Gerais.....	35
4.2 Distribuição de Grau.....	39
4.3 Aninhamento.....	45
4.3.1 Aninhamento Relativo por Temperatura.....	45
4.3.2 Aninhamento por NODF.....	47
4.4 Compartimentalização.....	49
5. DISCUSSÃO	50
5.1 Propriedades Gerais.....	50
5.2 Distribuição de Grau.....	53
5.3 Aninhamento e Compartimentalização.....	57
5.4 Considerações Finais.....	62
6. CONCLUSÕES	64
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	65
APÊNDICE I	77
APÊNDICE II	79

RESUMO

A utilização da teoria de redes complexas para o estudo de padrões de interações entre espécies vem permitindo um grande avanço no entendimento de diversos sistemas ecológicos. A estrutura de relações nestas comunidades são fundamentais para explicar a biodiversidade, estabilidade dos ecossistemas e padrões coevolutivos. Até o momento as redes tróficas mais estudadas são acerca de predadore-presa e redes mutualísticas. Entretanto, redes de parasito-hospedeiros são pouco estudadas dentro deste contexto, apesar da grande relevância ecológica desta interação na estrutura e dinâmica de comunidades. O objetivo do presente trabalho é descrever a estrutura de 15 redes tróficas formadas por assembléias de parasito-hospedeiros através de suas principais características topológicas de rede. Caracterizamos a distribuição de graus pelo ajuste de três modelos comparados pelo método AIC. O aninhamento foi medido utilizando métricas de Temperatura e NODF. Quantificou-se ainda a presença de compartimentos isolados nestas redes. Resultados demonstraram haver uma relação decrescente entre conectância e riqueza. A maior parte das redes descreveu uma distribuição de grau em lei de potência com ou sem truncamento. Considerou-se que as redes não apresentaram aninhamento significativo de acordo com ambas as métricas. As comunidades de parasito-hospedeiro em sua maioria apresentaram diversas sub-redes isoladas. Resultados para conectância e distribuição de grau são bastante semelhantes a redes mutualísticas, indicando que processos relevantes para a determinação da topologia podem ser semelhantes. Entretanto, a ausência de aninhamento e presença de compartimentalização indicam maior nível de especialização nas comunidades de parasitos. É possível que esta especialização esteja relacionada a restrições filogenéticas no estabelecimento de novas interações. Finalmente, a presença destes padrões comuns para as redes investigadas podem indicar existência de padrões gerais para a ecologia de comunidade de parasitos.

1. INTRODUÇÃO

1.1 Abordagens de Redes Complexas

Na última década a aplicação da abordagem de redes complexas propiciou uma grande revolução no entendimento de uma grande variedade de fenômenos (BOCALLETI et al, 2006). Cientistas de diversas disciplinas vêm chegando ao consenso de que nenhum fenômeno ocorre de maneira isolada. Assim, uma maneira mais apropriada de visualizá-los é considerar que fazem parte de um conjunto maior de elementos que interagem entre si (BARABÁSI, 2003). Embora a abordagem de redes fosse inicialmente utilizada na resolução de problemas de matemática e física, esta teoria foi gradualmente ganhando espaço em outras ciências como sociais, computacionais e finalmente, biológicas. Este último caso em particular obteve um grande progresso com o aumento da disponibilidade de dados acerca de sistemas biológicos e o desenvolvimento de novas ferramentas de análise computacional (PROULX, 2005). Este avanço é facilitado por haver características comuns a todos estes sistemas, de modo que seja possível aprender com estudos de diferentes áreas (VERA-LICONA & LAUBENBACHER, 2008). De fato, espera-se que muito do que venha a ser compreendido em relação a sistemas biológicos aconteça por um enfoque multidisciplinar na interface da ecologia, matemática, estatística e ciência da computação (GREEN et al, 2005).

Atualmente a abordagem de redes complexas é aplicada em estudos de biologia que incluem sistemas que vão de escalas moleculares até escalas de padrões macroecológicos. Apenas alguns exemplos são a rede humana de contatos sexuais (LIJEROS et al, 2001), interações protéicas (JEONG et al, 2001), redes metabólicas (JEONG et al, 2000; RAVASZ et al, 2002), redes de regulação gênica (DAVIDSON, 2002; LUSCOMBE, 2004), rede neuronal do nematóide *Caenorhabditis elegans* (WATTS & STROGATZ, 1998), teias tróficas (DUNNE, 2009) e redes mutualísticas de animais e plantas (BASCOMPTE et al, 2003).

A ecologia moderna rapidamente beneficiou-se dos avanços permitidos pela teoria de redes. Muito se pode dizer sobre esses sistemas mesmo através de caracterizações simples como o da estrutura e função destas redes (PROULX, 2005), o que torna esta abordagem particularmente interessante para o seu

entendimento. Algumas de suas aplicações principais são a interação entre espécies, ecologia espacial, epidemiologia e evolução dentro de grupos sociais (BASCOMPTE, 2007). As se focar em padrões mais amplos de interações, é possível descrever as comunidades de maneira mais precisa ao invés de simples parâmetros como riqueza e abundância. Uma descrição mais refinada destas redes podem nos permitir predições mais acuradas acerca de conseqüências de distúrbios ambientais, perda de habitat, mudanças climáticas e invasão de espécies (INGS et al, 2009). Essas predições podem ser feitas através de modelagens computacionais e testadas empiricamente (BERLOW et al, 2009), nos revelando indícios de quais parâmetros são de fato importantes para uma melhor descrição do sistema. Desafios atuais incluem a compreensão da estrutura destas redes e sua dinâmica, de modo que seja possível fazer a escolha mais apropriada de modelos necessários para compreender padrões ao longo do tempo e espaço. Estes modelos por sua vez são de ampla aplicabilidade no encontro de soluções para a biologia da conservação e manejo de recursos. (GREEN et al, 2005). Para que seja possível compreender como utilizar a abordagem de redes na caracterização da estrutura e dinâmica destes sistemas, faz-se necessário uma retomada histórica do desenvolvimento da teoria de redes complexas.

1.2 Teoria de Redes

A primeira aplicação da abordagem de redes da qual se tem registro foi proposta pelo matemático suíço Leonhard Euler em 1736. A metodologia introduzida por ele veio mais tarde dar origem a uma nova ramificação da Matemática, conhecida atualmente como Teoria dos Grafos (GERALD, 2006). Um grafo é uma representação gráfica composta por dois tipos de elementos: um conjunto de pontos denominados “nós” ou “vértices” ligados entre si por diferentes “arestas” (Figura 1.1). Estas arestas podem apresentar direcionamento ou não, ou ainda ser associada a algum peso numérico. Um grafo simples apresenta nós conectados por arestas não-direcionadas e sem qualquer valor numérico atribuído. Neste contexto, a característica mais simples atribuída a um nó é o seu grau ou conectividade, a qual é definida como o número de ligações ou arestas que este ponto possui. Grafos ou redes no qual todos os vértices possuem aproximadamente o mesmo grau são

denominados grafos regulares, independente do seu tamanho (número de nós). Por outro lado, redes que possuem uma grande variação na conectividade de seus nós podem ser classificadas como grafos complexos (ALBERT & BARABÁSI, 1999).

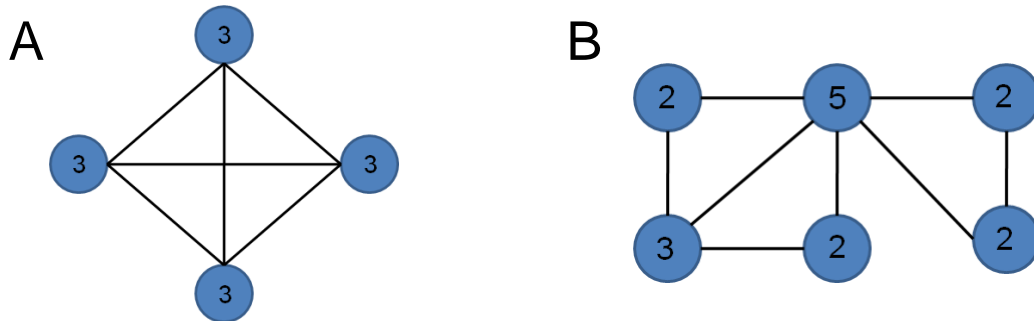


FIGURA 1.1 – EXEMPLO DE UM GRAFO REGULAR (A) E DE UM GRAFO IRREGULAR (B). AS ESFERAS AZUIS REPRESENTAM OS NÓS, E AS ARESTAS SÃO REPRESENTADAS PELAS LINHAS ESCURAS CONECTANDO ESTES. O NÚMERO DENTRO DE CADA ESFERA REPRESENTA O GRAU OU NÚMERO DE LIGAÇÕES DE CADA NÓ.

Grafos podem ser discriminados em diferentes categorias. Os modelos mais simples se referem a grafos unipartidos, no qual não há diferenciação quanto ao tipo de vértice. Grafos bipartidos, por sua vez, podem ser definidos como possuindo dois tipos diferentes de vértices, no qual as interações ocorrem somente entre os conjuntos diferentes (ALBERT & BARABÁSI, 2002; STROGATZ, 2001). Conseqüentemente, um grafo pode ser dividido em k -partições, de acordo com o interesse do estudo (WASSERMAN & FAUST, 1994).

No princípio, a teoria de grafos se concentrava em estudar apenas grafos regulares e de pequeno tamanho. No entanto, a partir da década de 50, iniciaram-se os estudos de padrões mais complexos em redes (BARABÁSI, 2003).

Inicialmente, as redes complexas eram consideradas como grafos aleatórios, a partir dos estudos publicados por Paul Erdős e Alfréd Rényi em 1959 (ERDŐS & RÉNYI, 1959). O modelo de Erdős-Rényi é o mais simples modelo de formação de redes existente. Considerando-se uma rede inicial composta por N nós, a cada par possível é atribuída uma probabilidade p de haver uma ligação entre ambos (Figura 2). Um histograma das diferentes conectividades apontaria uma distribuição normal com o pico em torno da conectividade média de toda a rede. Este tipo de rede é atualmente denominado como um grafo de “escala-única”, pois pode ser caracterizado simplesmente pelo grau médio de toda a rede (AMARAL et al, 2000).

A visão de que quaisquer redes são formadas aleatoriamente veio a se tornar durante muito tempo um grande paradigma para muitos pesquisadores da área de redes (BARABÁSI, 2003). Porém, avanços nas investigações de redes reais começaram a detectar padrões que parecem se desviar de uma rede formada ao acaso.

Nas décadas seguintes, redes sociais passaram a ser amplamente investigada pela perspectivas de grafos (WASSERMAN & FAUST, 1994). O estudo empírico do psicólogo social Stanley Milgram em 1967 introduziu à sociologia o conceito de “mundo pequeno”. Este conceito se tornou popularmente conhecido pela expressão de “seis graus de separação”, no qual teoricamente é possível estabelecer um vínculo entre quaisquer duas pessoas do mundo por um caminho de no máximo seis passos. O conceito de mundos pequenos rapidamente difundiu-se e passou a ser registrado em diversos outros tipos de redes. Posteriormente, WATTS & STROGATZ (1998) descreveram formalmente a característica de mundo pequeno para redes sociais (figura 1.2). Em redes com esta propriedade, o caminho médio (número de passos necessários para se ligar dois nós) é bastante pequeno e varia pouco conforme o aumento do tamanho da rede. No mesmo trabalho, detectou-se a

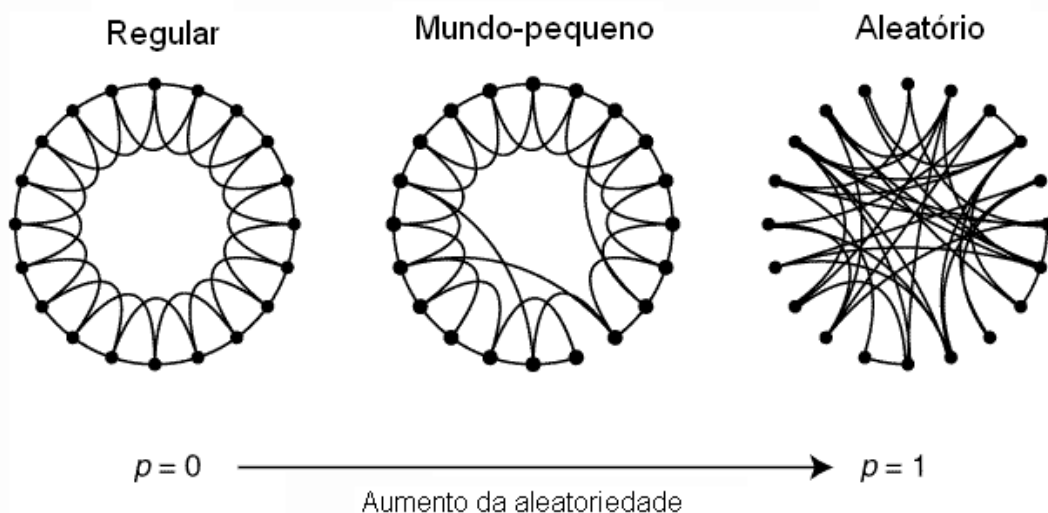


FIGURA 1.2 – UM GRAFO EM FORMATO DE ANEL, COM VINTE NÓS E QUATRO LIGAÇÕES PARA CADA. AS LIGAÇÕES SÃO REDIRECIONADAS ALEATORIAMENTE DE ACORDO COM UMA PROBABILIDADE P . NA CONDIÇÃO INICIAL OS NÓS ESTÃO CONECTADOS COM OS SEUS VIZINHOS MAIS PRÓXIMOS. COM O AUMENTO DE P , O GRAFO FICA CONTINUAMENTE MAIS DESORDENADO ATÉ QUE TODAS AS SUAS ARESTAS TENHAM SIDO ALTERADAS. É IMPORTANTE OBSERVAR QUE PARA VALORES INTERMEDIÁRIOS, O GRAFO APRESENTA CARACTERÍSTICAS DE “MUNDO PEQUENO” (WATTS & STROGATZ, 1998).

presença de “agregação” em redes sociais. Essa propriedade implica que determinados conjuntos de nós próximos entre si possuem uma maior densidade de ligações entre si do que com o resto da rede (WATTS & STROGATZ, 1998). É possível atribuir um coeficiente de agregação para cada vértice e um valor médio deste coeficiente para a rede como um todo. Demonstrou-se em seguida que redes aleatórias possuíam um coeficiente de agregação menor do que o medido para redes reais. Estas descobertas foram revivendo a discussão acerca da modelagem de redes, de tal modo que gradativamente foi sendo percebido que as redes reais diferiam em muito do padrão aleatório de Erdős-Rényi proposto inicialmente. Assim, modelos mais detalhados e rigorosos passaram a descrever uma série de propriedades para as redes observadas no mundo real.

O próximo passo no desenvolvimento da teoria de redes foi a descrição da propriedade denominada “topologia livre-de-escala”, uma característica comum a diversos tipos de redes reais (BARABÁSI et al, 2002). Redes livres-de-escala foram inicialmente descritas para mapeamentos feitos da topologia da internet (BARABÁSI et al, 2000). Logo em seguida foi relatada para uma grande variedade de outros sistemas, como: metabolismo celular, rede regulatória de proteínas (figura 1.3), relacionamentos sexuais, rede de co-autoria de artigos científicos e rede de colaboração de atores em filmes (WATTS & STROGATZ, 1998; WAGNER & FELL, 2000; NEWMAN, 2001a; NEWMAN 2001b; NEWMAN 2001c; ALBERT & BARABÁSI, 2002). Essa topologia implica em um número muito elevado de nós que realizam um número muito pequeno de interações. Por outro lado, alguns nós se destacam na rede por possuírem grande parte das ligações associadas a eles. Estes pontos são denominados *hubs* e estão entre os nós de maior importância para a estruturação destas redes (BARABÁSI, 2003b). A existência de *hubs* não é prevista pelo modelo de Erdős-Rényi, de modo que foi necessário formular um novo modelo que explicasse melhor como ocorria o processo de formação destas redes (ALBERT & BARABÁSI, 1999).

A formação de redes livre-de-escala é atribuída a dois mecanismos simples de acordo com o modelo proposto por ALBERT & BARABÁSI (1999). O primeiro deles relaciona-se com o crescimento contínuo da rede. Novos nós são constantemente adicionados a rede e ligam-se aos já preexistentes. Esta característica difere do modelo proposto de Erdős-Rényi, o qual considera um

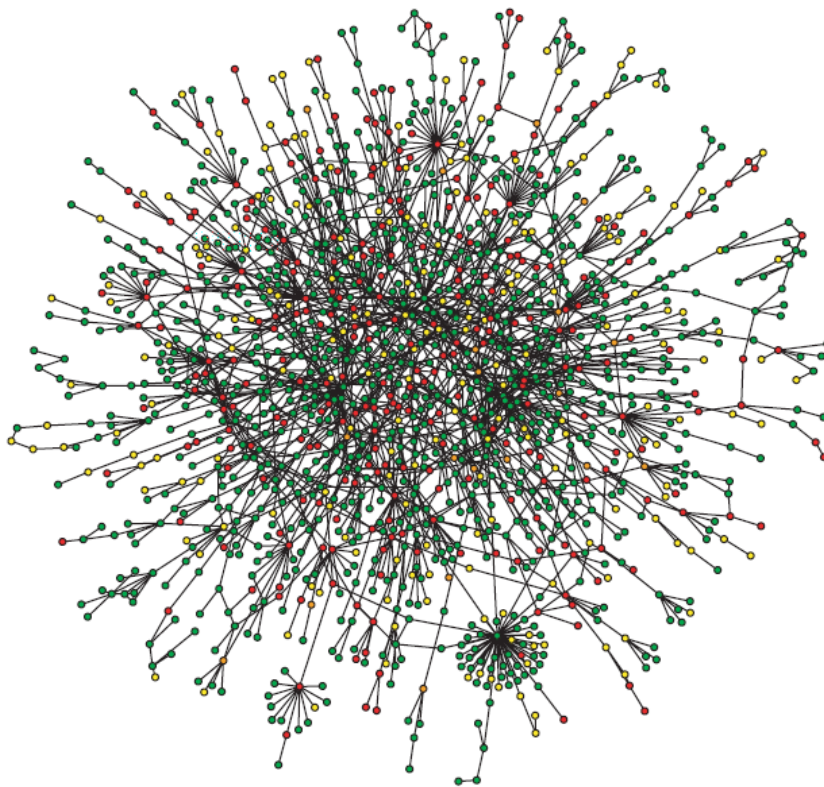


FIGURA 1.3 – MAPA DE INTERAÇÃO ENTRE PROTEÍNAS DE LEVEDURA, UM EXEMPLO DE REDE LIVRE-DE-ESCALA. PONTOS VERMELHOS INDICAM PROTEÍNAS ESSENCIAIS PARA A SOBREVIVÊNCIA DA CÉLULA, PONTOS ALARANJADOS PROTEÍNAS DE IMPORTÂNCIA INTERMEDIÁRIA E PONTOS VERDES E AMARELOS DE POUCA IMPORTÂNCIA OU FUNÇÃO DESCONHECIDA, RESPECTIVAMENTE (BARABÁSI, 2003).

número fixo de nós já presente no início da formação da rede. O segundo mecanismo implica em um “ligamento preferencial” dos novos nós. A probabilidade de um novo nó se ligar a algum outro não é mais um valor constante de p , e sim é proporcional ao número de ligações já existentes em outros nós já presentes na rede. Este mecanismo gera um fenômeno conhecido como “o rico fica mais rico”, isto é, quando novos nós são adicionados na rede os nós mais conectados são escolhidos para uma nova interação com uma preferência gradativamente crescente (ALBERT & BARABÁSI, 1999).

As redes livres-de-escala apresentam atributos importantes, como por exemplo uma grande robustez a perda de vértices da sua rede. Ao se remover gradativamente vários nós de maneira aleatória, a maior probabilidade de eliminação recai sobre os nós pouco conectados. Isto se deve a alta proporção de ocorrência deste tipo de nó nestas redes. A sua retirada, por conseqüência, causa poucas alterações significantes na topologia da rede (ALBERT & BARABÁSI, 2002). Acredita-se que a grande robustez destas redes seja um dos motivos pelo qual

redes são encontradas em diversos sistemas biológicos, visto que tendem a ser mais prováveis a persistirem ao longo do tempo (WILLEBOORDSE, 2006). Redes livres-de-escala, por outro lado, possuem uma grande vulnerabilidade à remoção direcionada de *hubs*. Ao se retirar apenas algum destes pontos mais conectados é possível levar a um colapso da rede inteira. Este colapso resulta na sua fragmentação em diversos componentes menores, perdendo completamente as suas características originais (ALBERT & BARABÁSI, 2002).

Apesar da aparente ubiquidade de redes livre-de-escala, outro padrão denominado de “larga-escala” passou a ser descrito para um grande número de redes reais (AMARAL et al, 2000; JORDANO et al, 2003). Neste caso, o tamanho da rede passa a ser significativo na determinação da sua estrutura. Diferente das redes livre-de-escala, estas redes apresentam um limite no quão super-generalistas seus nós mais conectados podem ser. Embora em redes de “larga-escala” ainda existam *hubs*, existe certa restrição no número máximo de ligações suportado por estes nós mais conectados. A sua estrutura pode ser construída por variações do modelo de Barabási-Albert. A primeira destas variações incorpora o mecanismo de “envelhecimento” dos nós mais antigos. A partir deste processo alguns dos nós mais conectados e mais velhos da rede param de receber novas ligações, embora ainda façam parte da rede. Este processo pode ser ilustrado na formação de redes de colaborações de atores em filmes. Atores mais velhos eventualmente param de trabalhar e de possuir participações em novos filmes. Outro mecanismo que gera este padrão é o custo de adicionar novas ligações ou o limite da capacidade do nó (AMARAL et al, 2000). Restrições físicas podem impedir que determinado ponto receba um número muito alto de ligações. Em redes de vôos de aeroportos, por exemplo, é fisicamente impossível que determinado local receba vôos de todas as linhas aéreas existentes levando a um limite máximo do número de aviões que pode receber (AMARAL et al, 2000).

A discriminação entre diferentes topologias de uma rede é feita por uma análise da distribuição de freqüência de graus desta rede. Esta distribuição é definida como a probabilidade de que determinado nó da rede escolhido ao acaso possua o grau k (ALBERT & BARABÁSI, 2002). Ela é caracterizado por um ajuste de correlação da distribuição cumulativa da freqüência de $P(k)$. A utilização de uma distribuição cumulativa evita a contagem de intervalos nulos ($P_{cum}(k) = 0$) na análise

de ajuste da função, de modo a permitir descrições mais acuradas e minimizar a presença de ruídos nos dados (DUNNE et al, 2002a). É importante notar que grafos bipartidos podem ser caracterizados por diferentes distribuições de acordo com cada grupo de vértices ou partição. Existem três modelos de distribuição que caracterizam três topologias de redes diferentes: (i) topologia de rede de escala-única, a qual é caracterizada por uma distribuição de frequência exponencial; (ii) topologia de rede livre-de-escala, a qual é caracterizada por uma distribuição de frequência que decresce hiperbolicamente como uma lei de potência (iii) topologia de rede de larga-escala, a qual é caracterizada por uma distribuição de frequência que decresce como uma lei de potência com uma “cauda longa” (Figuras 1.4a,1.4c,1.4e). Para facilitar a visualização destas distribuições, utiliza-se a plotagem dos dados de frequência em eixos de escala logarítmica. Desta maneira, a distribuição adquire nova configuração: (i) a distribuição exponencial decresce como uma curva de concavidade apontada para baixo; (ii) a distribuição em lei-de-potência decresce como uma reta; (iii) a distribuição apresenta um truncamento vertical no seu final, descrevendo uma lei-de-potência truncada (Figuras 1.4b, 1.4d, 1.4f). Além da distribuição de grau, existem outras maneiras de se caracterizar a topologia de uma rede complexa. Complementando-se a caracterização de como as interações se distribuem, é possível caracterizar a identidade dessas ligações *i.e.* com quais vértices cada nó se conecta. Os exemplos mais comuns são o aninhamento e a compartimentalização.

Em grafos bipartidos, o aninhamento é uma propriedade que pode ser encontrado em diversas redes (BASCOMPTE et al, 2003). O conceito de aninhamento foi inicialmente desenvolvido e aplicado para estudos biogeográficos (ATMAR & PATTERSON 1993). Um padrão aninhado demonstra que ao se ordenar um determinado número de conjuntos que possuem um gradiente decrescente de tamanho, cada conjunto sucessivamente menor irá conter um subconjunto de elementos presentes do conjunto maior (ULRICH et al, 2009). Uma analogia equivalente é imaginar um grupo de bonecas russas que se encaixam sucessivamente uma dentro da outra (BASCOMPTE & JORDANO, 2006). Atmar e Patterson (1993) procuravam caracterizar padrões de distribuição aninhados de espécies entre ilhas, assim como relacionar possíveis causas históricas ou

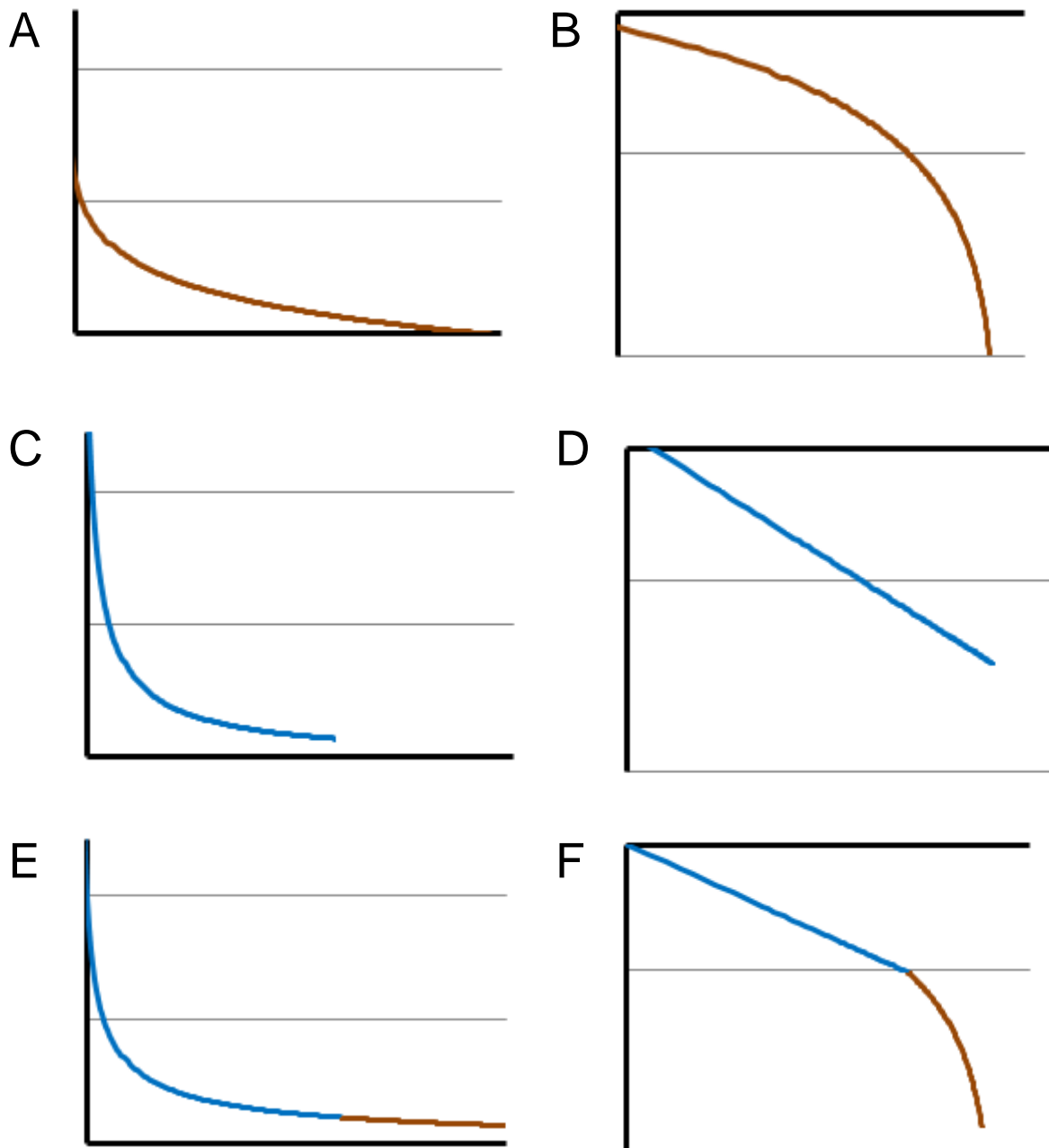


FIGURA 1.4 – TRÊS MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO DE GRAUS EM DIFERENTES TOPOLOGIAS DE REDES. A-B: DISTRIBUIÇÃO EXPONENCIAL PARA REDES DE ESCALA-ÚNICA OU ALEATÓRIAS; C-D: DISTRIBUIÇÃO EM LEI DE POTÊNCIA PARA REDES LIVRE-DE-ESCALA; E-F: DISTRIBUIÇÃO DE LEI DE POTÊNCIA TRUNCADA PARA REDES DE LARGA-ESCALA. OS GRÁFICOS À DIREITA APRESENTAM EIXOS EM ESCALA NORMAL, ENQUANTO OS GRÁFICOS À ESQUERDA ESTÃO REPRESENTADOS EM ESCALA LOGARÍTMICA.

ecológicas para o padrão descrito. Uma década depois BASCOMPTE et al (2003) transpuseram o conceito de aninhamento para a caracterização de redes bipartidas. Um padrão aninhado em redes indica que, ao se ordenar vértices mais conectados

para os menos conectados, as interações destes últimos pertencerão a um subgrupo das interações dos nós mais conectados (BASCOMPTE et al, 2003).

Tanto padrões de distribuição geográfica quanto uma matriz de interações bipartidas podem ser descritos como uma matriz de presença-ausência. Uma das primeiras métricas propostas para quantificar o aninhamento foi a Temperatura (ATMAR & PATTERSON, 1993). Esta medida, baseada nos princípios de entropia e desordem, indica que quanto maior a temperatura de uma matriz mais esta se distancia de um padrão aninhado (Figura 1.5). Embora a medida de temperatura ainda seja largamente utilizada atualmente, existe uma gama de outras métricas e metodologias propostas para se testar o nível de aninhamento em redes. A validade e o comportamento estatístico de cada métrica é ainda tema de constante debate na literatura (ULRICH et al, 2009). Recentemente propôs-se a medida por NODF (*nestedness based on overlapping and decrease fill*, ou aninhamento baseado em sobreposição e preenchimento decrescente), a qual parece apresentar melhor comportamento estatístico que as métricas anteriores (ALMEIDA-NETO et al, 2008).

Nas últimas décadas, diversos parâmetros e modelos estatísticos foram e continuam sendo desenvolvidos para uma descrição mais completa de sistemas de redes (ALBERT & BARABÁSI, 2002). Estes utilizaram como base muito do corpo teórico e metodológico desenvolvido pelos estudos de redes em sociologia ((WASSERMAN & FAUST, 1994) Paralelamente, nos últimos anos um esforço enorme começou a ser feito para incorporar o desenvolvimento teórico e metodológico da teoria de redes para compreensão de sistemas ecológicos (DUNNE, 2009; BASCOMPTE & JORDANO, 2006).

1.3 Redes Tróficas

As redes ecológicas se referem ao mapeamento das relações tróficas que ocorrem entre organismos consumidores e seus recursos, composto por diferentes espécies que co-ocorrem em determinado habitat (BASCOMPTE, 2003b; DUNNE, 2009). Redes tróficas já são assunto de longo e tradicional debate dentro da ecologia (COHEN, 1978; PIMM, 1982). Referências a cadeias alimentares datam de descrições simples de relações alimentares por Lineu no século XVIII (EGERTON, 2007). Já no início do século passado, Elton faz a primeira descrição do que ele

denominou “ciclo alimentar” em seu livro clássico “*Animal Ecology*” (ELTON, 1927), em que relacionava a transferência de energia ao longo do ecossistema em diversos níveis tróficos passando por grupos taxonômicos distintos. Após no também clássico livro texto de ecologia “*Fundamentals of Ecology*” (ODUM, 1953) finalmente foi cunhado o termo “redes tróficas” para a denominação destes sistemas. É interessante observar que a visualização destes sistemas como redes não é uma novidade dentro da ecologia (BASCOMPTE, 2003b). Diversos autores já haviam utilizado grafos para a descrição de comunidades (LINDEMANN, 1942; MARGALEF, 1991). Inicialmente, baseado nos modelos de Erdős-Rényi, considerava-se as redes de interação tróficas como altamente complexas e caóticas (COHEN, 1978). Conseqüentemente a distribuição das ligações se daria ao acaso e sem qualquer padrão detectável. Atualmente, este modelo já se encontra ultrapassado, pois se sabe que as redes tróficas reais em muito diferem de um padrão aleatório (ALBERT & BARABÁSI, 2002; DUNNE & PASCUAL, 2006). Podemos considerar que o verdadeiro avanço dentro da teoria de redes tróficas só se tornou possível a partir do desenvolvimento recente da teoria de redes e da disponibilização de dados empíricos de alta resolução (DUNNE, 2009). Entre os dados que mais se destacam pelo nível de detalhamento e quantidade de espécies englobadas, podemos citar a descrição das redes do deserto do Vale de *Coachella* (POLIS, 1991), do Estuário de São Marco (CHRISTIAN & LUCZKOVICH, 1999), da Ilha de São Martin (GOLDWASSER & ROUGHGARDEN, 1993), da Plataforma Marinha do Nordeste dos EUA (LINK, 2002), e de *Little Rock Lake* (Figura 1.5) (MARTINEZ, 1991). Todas localizadas na América do Norte.

Uma das questões centrais dentro da ecologia de comunidades é qual a relação entre a estrutura de redes tróficas e a estabilidade desta comunidade (ALBERT et al, 2000; MEMMOT et al, 2004; MEMMOT et al, 2006). Podemos nos perguntar como a complexidade em um determinado ecossistema evoluiu e persistiu ao longo do tempo, e que fatores permitem que ela mantenha-se existindo (INGS et al, 2009). Pressupõe-se que a atual topologia das redes tróficas pode indicar que ela foi selecionada por pressões evolutivas e é mais robusta a mudanças estruturais (MEMMOT et al, 2005). A topologia destas redes é intrinsecamente relacionada com sua dinâmica (JORDÁN et al, 2008; DUNNE & WILLIAMS, 2009). Uma compreensão maior acerca do funcionamento deste sistema pode nos levar a

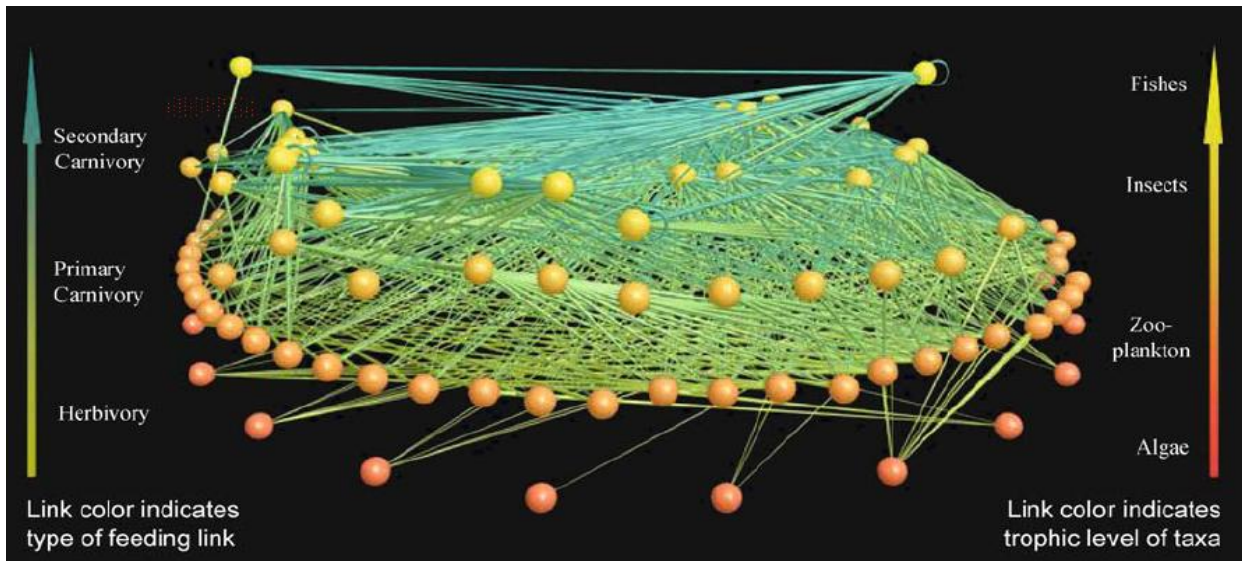


FIGURA 1.5 – REPRESENTAÇÃO GRÁFICA DA REDE TRÓFICA EM *LITTLE ROCK LAKE*, WINCONSIN, EUA. SÃO DEMONSTRADAS 997 INTERAÇÕES ENTRE 92 ESPÉCIES TRÓFICAS (ESFERAS COLORIDAS). A IMAGEM É PRODUZIDA PELO SOFTWARE WEB3D DE J.R.WILLIAMS, E ESTÁ DISPONÍVEL PELO *PACIFIC ECOINFORMATICS AND COMPUTACIONAL ECOLOGY LAB* (WWW.FOODWEBS.ORG)

melhores previsões das conseqüências de perturbações ambientais, perda de habitat, mudanças climáticas e potenciais impactos de espécies invasoras (HENNEMAN & MEMMOTT, 2001; JÓRDAN et al, 2008; INGS, 2009). Desta maneira, abrem-se possibilidades para aperfeiçoar estratégias de mitigação e preservação. A teoria de redes podem nos informar mais precisamente sobre o papel de espécies em uma comunidade, e melhorar a eficiência de estratégias de conservação por reconhecer a importância tanto da espécie quanto de suas interações ao invés de focar-se apenas em espécies carismáticas (GILBERT, 2008; JORDÁN et al, 2008; TYLIANAKIS et al, 2007).

Outro grande interesse incitado pelo estudo de redes tróficas é a procura por padrões universais de estruturas de redes de diferentes regiões e comunidades. Estudos recentes demonstraram diversas características em comum em assembléias de comunidades mais variadas (DUNNE, 2009). Muitas redes tróficas reais se assemelham por possuírem uma distribuição de grau exponencial (DUNNE et al, 2002). Entretanto, quando uma grande quantidade de dados é considerada ao mesmo tempo, há uma grande variação no expoente desta distribuição (DUNNE et al, 2002). A falta de uma distribuição em lei-de-potência nestas redes pode em parte ser explicado pelo tamanho, relativamente pequeno quando comparado a redes que

possuem topologia livre-de-escala (DUNNE, 2009). O teste de ocorrência destes padrões podem nos levar a procurar hipóteses para o processo de formação das redes (BELL, 2007; VAN VEEN, 2008; BLUTHGEN, 2008;).

Investigações iniciais sugeriram que é possível reproduzir características básicas e propriedades gerais de redes tróficas utilizando parâmetros simples (PIMM, 1982). Os primeiros modelos buscavam reproduzir características dessas redes dependendo unicamente de variáveis como a riqueza de espécies, conectância e força de interação (MAY, 1973). Atualmente, existe uma busca por modelos mais detalhados que procuram analisar uma maior variedade de propriedades para reproduzir e investigar de forma mais fiel os padrões encontrados na natureza (SAAVEDRA, 2009; JORDÁN et al, 2008; VÁZQUEZ et al, 2009). Pressupõe-se que muitas propriedades podem ser atribuídas a um conjunto de regras simples ou a fatores estocásticos que acabam determinando a complexa topologia destas redes (DUNNE, 2009; KALLIMANIS et al, 2009). Os modelos de redes tróficas mais conhecidos atualmente são o Modelo de Cascata (COHEN & NEWMAN, 1985) e o Modelo de Nicho (WILLIAMS & MARTINEZ 2000; ALLESINA et al. 2009). Outras variações propostas mais recentemente são o Modelo de Hierarquia Aninhada (CATTIN et al, 2004) e o Modelo de Cascata Generalizado (STOUFFER et al, 2005). Todos assemelham-se por considerarem parâmetros em comum como o número de espécies e a conectância. Entretanto, diferem entre si pelas regras utilizadas para distribuição das ligações entre as espécies (DUNNE, 2009). Estes modelos restringem-se por explicarem, em geral, apenas estruturas baseadas nas observações de interações entre predador-presa e consumidor-produtor. Relações de outra natureza geram padrões diferentes e possivelmente possuem dinâmicas diferentes. Cria-se assim a necessidade de novos estudos e modelos que incorporem parâmetros mais específicos para estes sistemas (VÁZQUEZ et al, 2009).

O conceito de redes tróficas pode ser estendido a um espectro mais amplo considerado “redes ecológicas” (DUNNE, 2009). Este conceito adiciona diferentes componentes da distribuição de biomassa do ecossistema, e leva em consideração diferentes tipos de relação entre espécies que não a clássica interação “predador-presa”. Neste contexto, podemos incluir relações detritívoras (MOORE et al, 2004), assembléias mutualísticas (BASCOMPTE et al, 2003; GUIMARÃES et al, 2007),

redes de parasitóide-hospedeiros (MEMMOT et al 1994; TYLIANAKIS et al, 2007), e relações entre parasito-hospedeiros (LAFFERTY et al, 2008). Entre as relações citadas, as melhores investigadas até o momento são as redes de mutualismo (BASCOMPTE & JORDANO, 2007).

1.4 Redes Mutualísticas

Redes mutualísticas apresentam um relevante papel no funcionamento de diversas comunidades (JORDANO et al, 2003). O principal alvo de estudos de mutualismo são interações entre animais-planta, retratados por insetos polinizadores e dispersores de sementes (Figura 1.6) (BASCOMPTE & JORDANO, 2006). Acredita-se que estas interações apresentam grande importância para a existência a manutenção da biodiversidade, visto que se estima que mais de 90% das espécies de plantas tropicais dependem de animais para dispersarem suas sementes (JORDANO, 2000). Proporções semelhantes possivelmente são válidas para polinizadores também (BASCOMPTE & JORDANO, 2006). Padrões de mutualismo podem ainda ser investigados para outros conjuntos de grupos, como peixes e limpadores simbiotes (GUIMARÃES et al, 2007a) e determinadas associações entre plantas e formigas (GUIMARÃES et al, 2007b).

Além da importância ecológica, redes de interação mutualísticas atualmente são de grande interesse no entendimento de padrões evolutivos em macro-escala. Estudos tradicionais de coevolução entre animais-planta costumavam se focar em um número muito pequeno de indivíduos (BASCOMPTE et al, 2003). A perspectiva de redes vem nos demonstrando que processos evolutivos são melhores compreendidos por uma descrição mais completa do sistema ao invés de estudos de focados em interações par a par (PROULX 2005; BASCOMPTE 2003b). Isto ocorre porque fenômenos coevolutivos também são estão inseridos dentro de uma rede de forças recíprocas (PROULX 2005).

As redes de mutualismo possuem uma distribuição de grau bem característica, demonstrando que seguem padrões de auto-organização específicos (JORDANO et al. 2003). Diferente de redes tróficas, as redes de mutualismo podem ser melhores ilustradas se vistas como uma rede bipartida (JORDANO et al, 2003).

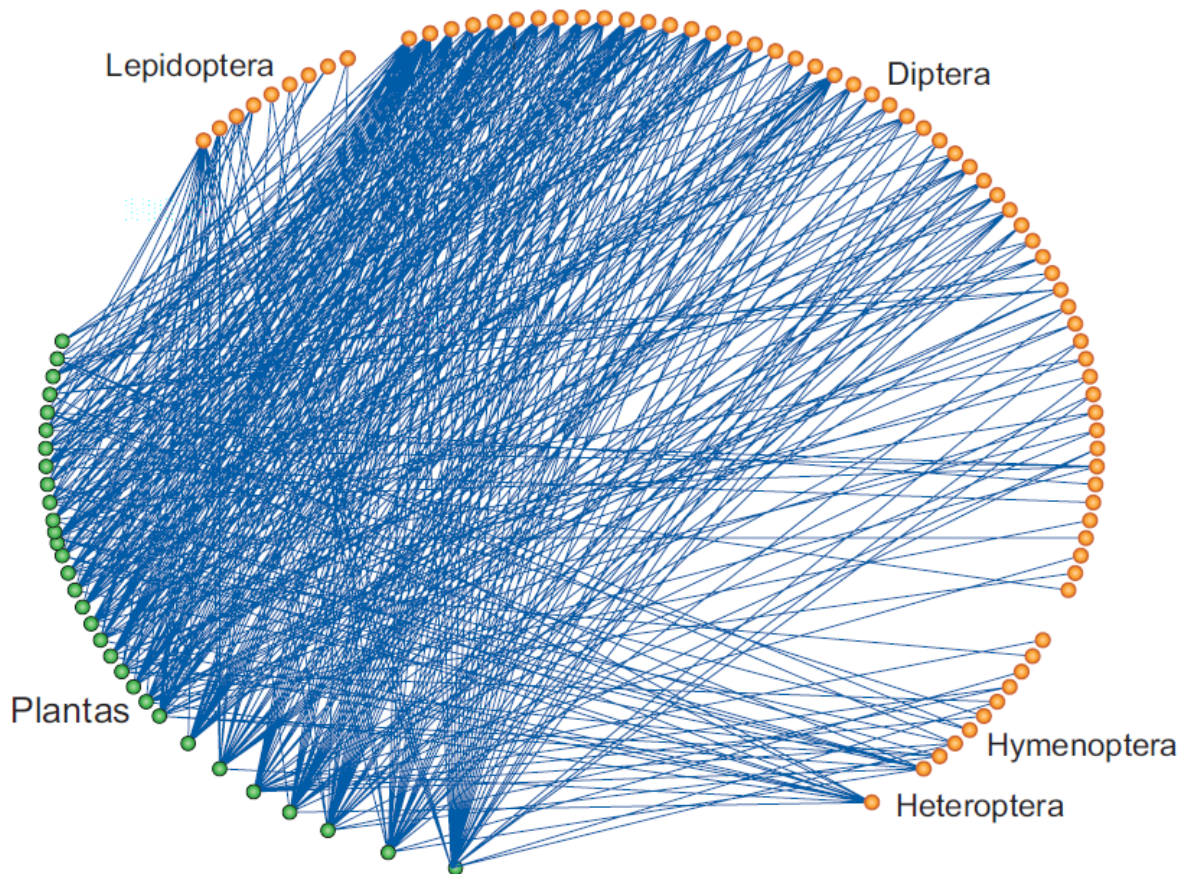


FIGURA 1.6 – REDE DE MUTUALISMO PARA POLINIZADORES-PLANTAS (BASCOMPTE & JORDANO, 2006).

Topologias livre-de-escala e larga-escala são comumente relatadas para redes ecológicas (ALBERT & BARABÁSI, 2002; BASCOMPTE & JORDANO 2006). Redes de alta riqueza tendem a apresentar um truncamento na distribuição final de suas interações (JORDANO et al, 2003). Esta definição parece ser bem estabelecida para estas redes, independentemente da composição de espécies, diferença de latitude e outras propriedades do ecossistema (Figura 1.7) (JORDANO et al, 2003). Sugere-se que restrições a certos tipos de ligações que podem ocorrer, devido a incompatibilidades fenotípicas, podem explicar a distribuição de grau observada nestas redes (JORDANO et al, 2003). Outras explicações adicionais são que a ocorrência destes padrões é decorrência de fenômenos estocásticos como diferenças nas frequências de interações ou nas proporções de espécies de animais-planta (VÁZQUEZ, 2005; GUIMARÃES et al, 2007). Contudo, BASCOMPTE & JORDANO (2006) alertam que espécies não são entidades independentes e, portanto estão relacionadas a uma história evolutiva em comum. Para se entender os padrões a partir de uma perspectiva biológica é necessário uma combinação de

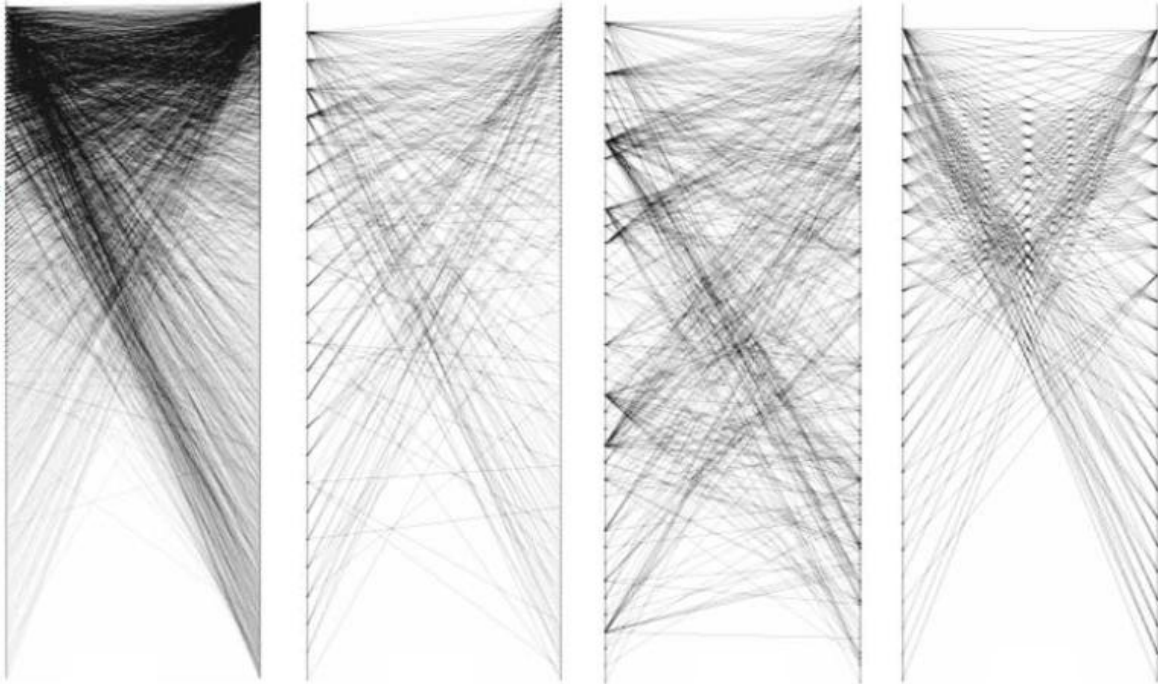


FIGURA 1.7 – GRAFOS BIPARTIDOS DE REDES DE INTERAÇÃO DE MUTUALISMO. PLANTAS SÃO REPRESENTADAS NOS PONTOS A ESQUERDA E ANIMAIS NOS PONTOS A DIREITA. AS INTERAÇÕES SÃO REPRESENTADAS POR LIGAÇÕES ENTRE ELES (JORDANO ET AL, 2003).

informação filogenética e características ecológicas das espécies (IVES & GODFRAY, 2006). Outra característica amplamente descrita em boa parte das redes mutualísticas é o aninhamento (BASCOMPTE et al, 2003; DUPONT et al, 2003; OLLERTON et al, 2003). Este padrão também é amplamente descrito para diversas outras associações representadas por redes bipartidas antagonísticas e comensais. Inclui-se neste grupo plantas-herbívoros (LEWINSOHN et al, 2006), plantas-epífitas (BURNS et al, 2001) e árvores-fungos (VACHER et al, 2008).

Em uma rede bipartida, o aninhamento gera duas propriedades importantes. A primeira é de que a rede acaba possuindo um núcleo de espécies mais generalistas, que estão conectadas entre si e com parte do resto da rede. Estas são as espécies que estão envolvidas na maior parte das interações da rede. A segunda propriedade é a presença de uma assimetria conspícua nas interações. As espécies mais especialistas raramente interagem entre si (THEBAULT & FONTAINE, 2008), de modo a haver diversas ligações de especialistas-generalistas. Sugere-se que esta configuração esteja relacionada como uma das propriedades que garante a estabilidade destas redes tornando o sistema mais robusto à perda de espécies

(BURGOS et al, 2007). A assimetria foi independentemente demonstrada por algoritmos desenvolvidos por VÁZQUEZ & AIZEN (2004). Os resultados das análises demonstram que a assimetria presente nas redes de mutualismo é maior do que esperado ao acaso em comparação a modelos nulos (VÁZQUEZ & AIZEN, 2004).

Tanto a distribuição de graus quanto o aninhamento apresentam profundas implicações para a resistência das redes à extinção de espécies. Redes aleatórias, de distribuição de grau exponencial, são mais frágeis a perdas de nós (ALBERT et al, 2000). Por outro lado, inúmeras simulações de extinções em redes mutualísticas demonstraram que topologias de larga-escala e com aninhamento são mais robustas a perda secundárias de espécies (MEMMOT et al, 2004). Modelos que relacionam juntamente a estrutura e a dinâmica destas comunidades apontam que embora redes “reais” sejam atingidas antes por efeitos significativos de extinção, elas resistem a mais tempo a outros fatores como perda progressiva de habitats (FORTUNA & BASCOMPTE, 2006). A alta heterogeneidade no grau das espécies implica que as espécies mais generalistas são menos suscetíveis a extinção, visto que existe um número alto de espécies no qual podem manter-se. Isto cria um núcleo central no qual um determinado grupo de espécies detém a maior parte das interações. Este núcleo de espécies é conseqüentemente bastante robusto a perda de habitats (BASCOMPTE et al, 2003).

A perda contínua de espécies é um problema cada vez mais intenso em diversos ecossistemas, e possui profundas implicações para diversas outras interações bióticas (DIRZO & MIRANDA, 1990). DUNN et al (2009) alerta para alta taxas de coextinções devido a perda de espécies que são dependentes da presença de outras. Neste panorama, podemos incluir plantas dependentes de polinizadores e dispersores para reprodução, ou até mesmo espécies de parasitos que dependem totalmente de seus hospedeiros para completar seu ciclo de vida. Assembléias de espécies altamente dependentes de interações interespecíficas são mais sensíveis a processos de coextinção causados por efeitos em cascata. Na realidade, podem representar a forma mais comum de extinção que existe (DUNN et al, 2009). Conseqüências negativas para os seres humanos do efeito de extinção em assembléias mutualísticas são a perda da produção de alimentos pelo declínio de polinizadores. Entretanto, conseqüências menos óbvias da perda de parasitos

implicam na perda de diversidade biológica, história evolutiva, características filogenéticas, e estabilidade dos ecossistemas (LAFFERTY et al, 2008; DUNN et al, 2009).

1.5 Parasitos e hospedeiros

O parasitismo é uma das estratégias de consumo mais disseminada entre os organismos (PRICE, 1980; DEMEEÛS & RENAUD, 2002), apresentando-se em quase a maioria dos táxons existentes. Mais da metade das espécies comportam-se como parasitos em algum ponto do seu ciclo de vida. Por sua vez, boa parte das espécies organismos são parasitados por alguma outra (ROHDE, 1982; POULIN & MORAND, 2004). A biomassa da assembléia de organismos parasitos em um ecossistema é substancialmente grande. Dados demonstram que a produção anual da biomassa de trematóides livre-natantes em estágio de transmissão é maior que a biomassa de pássaros e de todos os outros parasitos em três estuários no Pacífico. O total pode exceder até mesmo a biomassa de níveis tróficos superiores como a de predadores de topo (KURIS et al, 2008). Pelo fato da população de parasitos ser intimamente relacionada com a população de hospedeiros, evidências indiretas sugerem ainda que os parasitos podem ser vistos como indicadores de impactos ambientais (LAFFERTY, 2008).

Parasitos são também reconhecidos por terem um papel fundamental na evolução de seus hospedeiros por direcionarem a seleção sexual (LAFFERTY et al, 2008). Muitas espécies fazem a castração de seus hospedeiros, impedindo a sua reprodução e diminuindo a aptidão do fenótipo do organismo infectado (LAFFERTY et al, 2008; KURIS et al, 2008). Parasitos costumam modificar a fisiologia e comportamento de seus hospedeiros, e conseqüentemente alteram a influência destes sobre o funcionamento de determinada comunidade (WOOD et al, 2007).

Apesar dos contínuos esforços em compreender o funcionamento de redes ecológicas, existem poucas publicações de redes tróficas que incluam parasitos (LAFFERTY et al, 2008; DUNNE et al, 2009). A questão de falta de dados acerca de parasitos em redes tróficas já foi levantada por MARCOGLIESE & CONE (1997) há mais de uma década. Felizmente, o crescente reconhecimento da importância deste grupo em estudos de interação ecológica vem sendo cada vez maior.

Recentemente, dezoito autores retomaram o tema, abordando possíveis perspectivas na inclusão de parasitos (LAFFERTY et al, 2008). Porém, até o momento, ainda é pouco claro como os parasitos podem ser inseridos em redes tróficas e quais seus efeitos (LAFFERTY et al, 2008; DUNNE, 2009). Sabe-se até agora que a inclusão de parasitos aumenta o comprimento médio da cadeia e o índice de onivoria em redes tróficas, visto que parasitos com ciclos de vida mais complexos costumam se alimentar de múltiplos níveis tróficos (HUXHAM, 1995; LAFFERTY et al, 2006). Contudo, existem disparidades quanto ao efeito de outras alterações na estrutura das redes. THOMPSON (2005) encontrou diferenças pouco significativas na conectância e densidade de ligações após a inclusão de helmintos na rede. De modo contrário, AMUNDSEN et al (2009) utilizando uma base de dados mais detalhada mostrou haver um aumento nestas métricas após a inclusão de diversos grupos parasitos (Figura 1.8) Adicionalmente, a presença destes organismos aumentou consideravelmente o número de ligações e o nível de aninhamento da rede como um todo (AMUNDSEN et al, 2009).

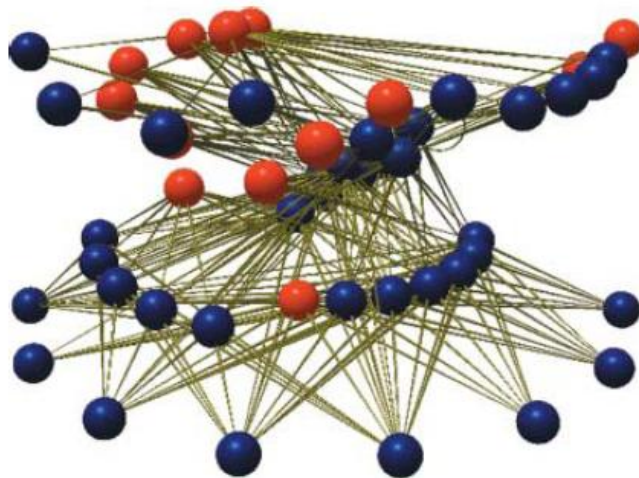


FIGURA 1.8 – ADIÇÃO DE PARASITOS (VÉRTICES VERMELHOS) EM UMA REDE TRÓFICA DE UM LAGO SUBÁRTICO (BECKERMAN & PETCHEY, 2009).

Os estudos realizados até hoje sobre inclusão de parasitos em redes tróficas apresentam apenas descrições empíricas da adição destes grupos. De fato, a ecologia de parasitos tem sido altamente descritiva, sem a procura de padrões mais gerais (PEDERSEN & FENTON, 2006; POULIN, 2007). Existe uma grande necessidade de expandir a ecologia de parasitos de uma ciência descritiva para uma mais preditiva (POULIN, 2007). Muitas das investigações são realizadas apenas a

nível populacional. Por sua vez, padrões de associações entre parasitos podem refletir processos mais fundamentais que ocorrem à escala de comunidade (PEDERSEN & FENTON, 2006). Avanços na discussão de modelagem de redes tróficas já nos trouxeram *insights* interessantes nos processos que moldam a riqueza de comunidades estrutura e persistência ao longo do tempo (BASCOMPTE & JORDANO, 2007). Ao trazer dados empíricos acerca de comunidades de parasito-hospedeiros é possível construir modelos sobre funcionamento de redes de acordo com a presença de destes importantes agentes ecológicos (LAFFERTY et al, 2008). Estudos focados exclusivamente na interação entre parasito-hospedeiro com abordagem de redes ainda são raros na literatura. Apenas dois exemplos podem ser citados: a investigação sobre assimetria da especialização em comunidades de moscas parasitas de mamíferos (VÁZQUEZ et al, 2005), e a conectância e amplitude da dieta para o mesmo grupo de dados (MOUILLOT et al, 2008).

O presente estudo busca propiciar uma visão inovadora acerca da busca da investigação de padrões comuns na ecologia de parasitos. Nós aplicamos a abordagem de redes complexas para a caracterização de 15 redes de interação entre parasito-hospedeiros. Estas redes incluem diversos táxons de diferentes ambientes e localidades, de modo a procurar padrões gerais entre todas estas comunidades. A base de dados utilizada encontra-se entre as descrições de comunidades mais abrangentes da literatura. Inicialmente mapeamos as propriedades básicas destas redes através de suas estatísticas mais simples. Adicionalmente caracterizamos a topologia da rede através do padrão de distribuição das interações de grupos de parasitos e hospedeiros. Em seguida, procuramos identificar se existe algum padrão na identidade destas ligações, como aninhamento ou compartimentalização. Por fim, os resultados são comparados com redes de interação mutualísticas, as redes ecológicas de características mais próximas e melhor estudadas até o momento sob a óptica de redes complexas. Possíveis hipóteses para a determinação da estrutura observada e implicações da mesma são sugeridas ao final do trabalho.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivos Gerais

Este trabalho visa descrever a estrutura de redes tróficas formadas por interações bipartidas entre parasitos e seus hospedeiros.

2.2 Objetivos Específicos

- Descrever as métricas estatísticas básicas para 15 redes de interação parasito-hospedeiro.
- Caracterizar a distribuição de graus para redes de hospedeiros e parasitos.
- Avaliar a presença do padrão de aninhamento nestas comunidades comparando duas métricas diferentes.
- Avaliar a presença de compartimentalização nas redes investigadas.
- Comparar as informações obtidas com dados já publicados sobre redes mutualísticas.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Propriedades Gerais

Quinze bases de dados sobre comunidades de parasito-hospedeiros obtidos a partir da literatura foram investigadas no presente estudo (ver Apêndice 1). Devido ao tamanho e nível de detalhamento, estão entre os conjuntos de dados mais abrangentes disponíveis até o momento.

As redes de interação parasito-hospedeiro foram representadas como grafos bipartidos, nos quais dois grupos de espécies diferentes interagem apenas entre elementos de grupo diferentes (ALBERT & BARABÁSI, 2002). Cada espécie é representada como um único nó da rede, enquanto a interação é representada por uma aresta entre eles. Formalmente, as redes são descritas por uma matriz binária R de tamanho $P \times H$, no qual cada espécie de parasito corresponde a uma linha i e cada espécie de hospedeiro corresponde a uma coluna j . P e H são, respectivamente, a riqueza de parasitos e hospedeiros para determinada rede. O valor do elemento R_{ij} é atribuído o valor de um caso ocorra interação entre duas espécies, ou é atribuído o valor zero caso não haja interação. Para cada nó (espécie) pode ser atribuído um valor de *grau*, que é definido como a soma de l arestas conectadas a outros nós *i.e.* o número total de interações envolvendo esta espécie.

As redes foram caracterizadas inicialmente por quatro métricas estatísticas básicas (DUNNE et al, 2002). A riqueza de espécies (S) e o número total de ligações (L) descrevem, respectivamente, o número total de espécies e a soma de todas as interações registradas. A conectância (C) é a razão entre L e o número total de interações possíveis, dado pela multiplicação do número de espécies de hospedeiros pelo número de espécies de parasitos ($P \times H$). Finalmente, a densidade de ligações (D) é calculada como o número total de interações dividido pelo número total de espécies da rede.

A representação gráfica das redes foi feita utilizando o software PAJEK (disponível online pelo site <http://pajek.imfm.si/doku.php?id=pajek>) (BATAGELJ & MRVAR, 2003). Estatísticas básicas de correlação entre as métricas foram realizadas pelo software STATISTICA 7.0. Adicionalmente a estas simples

estatísticas descritivas, também foram investigadas três importantes características topológicas da rede: a distribuição de graus, grau de aninhamento e compartimentalização.

3.2 Distribuição de Graus

Para descrever a distribuição de graus testou-se o ajuste de três modelos diferentes para $P(k)$:

- (1) ajuste de lei de potência, no qual $P(k) \sim k^{-\gamma}$;
- (2) ajuste de lei de potência truncada, no qual $P(k) \sim k^{-\gamma} \exp(-k/k_x)$;
- (3) ajuste de distribuição exponencial, no qual $P(k) \sim \exp(-\gamma k)$.

Nestes modelos, γ é o grau do expoente da função e k_x o valor de truncamento. Uma distribuição de grau em lei de potência é consistente com uma rede de topologia livre-de-escala (ALBERT & BARABÁSI, 2002). A distribuição em lei de potência truncada é denominada topologia larga-escala e indica um limite para a taxa de generalismo da rede (AMARAL et al, 2000; JORDANO et al, 2003). Por fim, uma distribuição exponencial caracteriza a rede como de escala-única, que é característica de redes aleatórias e cuja escala pode ser descrita pela média do número de ligações por nó (AMARAL et al, 2000).

Os modelos de melhor ajuste foram escolhidos utilizando o Critério de Informação de Akaike (*Akaike Information Criterion, AIC*). O AIC calcula e compara o ajuste entre diversos modelos alternativos e cria uma hierarquia de acordo com o grau de ajuste de cada um (AKAIKE, 1974). Um valor é conferido a cada modelo, e os menores valores indicam quais modelos melhor descrevem os dados. É importante ressaltar que o AIC não é de um teste de escolha de um modelo por teste de hipóteses e sim, uma ferramenta para escolha entre diferentes modelos por comparação (BURHNAM, 1998). As análises foram realizadas pela implementação do pacote BIPARTITE para R 2.9.1 (DORMANN et al, 2009) sendo feitas as devidas adaptações no código das funções quando necessário.

3.3 Aninhamento

A análise de aninhamento foi realizada pela implementação do *software* ANINHADO (GUIMARÃES & GUIMARÃES, 2006). Este programa calcula duas métricas diferentes: nível de aninhamento por temperatura (ATMAR & PETERSON, 1993; BASCOMPTE et al, 2003) e NODF (ALMEIDA-NETO et al, 2008). A primeira métrica é atualmente uma das métricas mais populares para análise de aninhamento de redes, ainda que recentemente muitas críticas vêm sendo feitas quanto à sua aplicabilidade (ver revisão de ULRICH et al, 2009). Devido a sua popularidade ela é mantida neste estudo para fins de comparação com a literatura, em especial no que tange trabalhos prévios com redes de mutualismo (BASCOMPTE et al, 2003). A segunda métrica ainda que pouco presente na literatura até o momento demonstra apresentar alta consistência teórica e rigoroso comportamento estatístico (ALMEIDA-NETO et al, 2008; ULRICH et al, 2009).

O índice de temperatura (T) calcula o grau de desordem de determinada rede em relação a uma matriz equivalente perfeitamente aninhada possível. Esta é construída ao se reordenar tanto colunas quanto linhas da matriz, iniciando-se pelas de maior número de interações até as de menor número de interações. Uma isóclina que indica o aninhamento perfeito é desenhada, de modo que as ausências à esquerda e presenças à direita da linha são consideradas como inesperadas. Mede-se a distância média de todos os pontos inesperados em relação à isóclina, e esse valor é padronizado em uma escala que varia de 0° a 100° . Estes valores denotam, respectivamente, matrizes de máximo aninhamento e maior distribuição aleatória. Entretanto cabe notar que o conceito teórico de aninhamento relaciona-se a um padrão de organização, e não de desorganização. Desta maneira, padroniza-se uma medida de ordem ao invés de desordem, ao contrário de como é medido pela temperatura (BASCOMPTE et al, 2003). Simultaneamente, este índice de organização da matriz é normalizado para valores que variam entre 0 a 1,0. O nível de aninhamento (N) da rede é definido portanto de acordo com a seguinte equação:

$$N = (100 - T / 100) \quad (1)$$

A segunda métrica de NODF por sua vez utiliza apenas dois parâmetros na medida de aninhamento: (1) preenchimento decrescente e (2) proporção de pares sobrepostos. Para determinado o par de linhas denominadas i e j ou colunas l e m , e seus respectivos graus, todos os pares possíveis de linha ij ou coluna lm da matriz são computados. Um valor PO (*paired overlap*) é designado a cada par de acordo com as seguintes regras: se o grau ou soma total do número de interações da primeira linha i é igual ou menor que o da segunda j atribui-se o valor zero para este par ($PO_{ij} = 0$). Caso o valor da primeira linha seja maior que o da segunda, PO_{ij} recebe um valor parcial de acordo com a seguinte fórmula:

$$(PO_{ij} = M_p / M_t) \quad (2)$$

M_p indica a porcentagem de valores igual a 1 presentes na linha de menor grau j que estão em posições idênticas àqueles presentes na linha de maior grau i . M_t indica a soma total de interações na linha i , no caso a de maior grau. Um valor parcial de NODF é calculado pela média de valores PO_{ij} para todas as linhas, designando o nível de aninhamento vertical da rede. Para o cálculo do NODF horizontal da rede o mesmo raciocínio é válido para os pares de colunas lm . Por fim, o valor do NODF total da rede é dado pela média entre os valores de aninhamento horizontal e vertical. Desta forma o NODF quantifica a proporção de interações que ocorrem pareadas em duas espécies diferentes (parâmetro 2) considerando apenas uma ordem de grau decrescente entre os pares considerados (parâmetro 1).

O valor de aninhamento para determinada rede não tem significado ao menos que seja comparado com algum modelo nulo. Desta maneira, a significância de ambas as métricas foram testadas pela utilização dois modelos nulos (BASCOMPTE et al, 2003). Um total de 1000 matrizes geradas de acordo com cada modelo foi utilizado para fornecer medidas esperadas para comparação tanto para o nível de aninhamento (N) quanto NODF. De acordo com BASCOMPTE (2003), o nível de aninhamento foi padronizado para variações de riqueza e conectância entre diferentes redes utilizando o aninhamento relativo, definido por:

$$N^* = (N - N_r / N_r) \quad (3)$$

Neste caso, N é a medida de aninhamento medida na matriz original, e N_r é o valor médio de todas as aleatorizações geradas pelo modelo nulo. Dois modelos nulos diferentes foram utilizados: Modelo Nulo 1 (MN1) e o Modelo Nulo 2 (MN2). No primeiro modelo, as interações entre as espécies são distribuídas aleatoriamente dentro da matriz pelo método de Monte Carlo, mantendo constante apenas o número total de interações e tamanho da matriz. Em outras palavras, a probabilidade de que cada célula seja ocupada é proporcional apenas à conectância da rede. Este é o modelo mais geral na análise de aninhamento, porém os seus resultados devem ser cuidadosamente interpretados visto que ele pode apresentar tendência a produzir erros do tipo 1 nestas análises de aninhamento. (WRIGHT et al, 1998; GOTELLI, 2000; ULRICH & GOTELLI 2007; ALMEIDA-NETO et al, 2008). Considerando que erros do tipo 1 apresentam um papel importante na estatística inferencial, modelos nulos mais restritos são preferíveis visto que são mais conservativos e não irão rejeitar a hipótese nula a não ser que o processo de geração seja bastante forte (ULRICH et al, 2008).

Desta forma, no segundo modelo nulo, o total das interações tanto para colunas quanto para linhas é fixado para o grau de generalismo de cada espécie. A probabilidade de que uma célula a_{ij} seja ocupada é calculada pela média da probabilidade de interação do parasito i pela probabilidade de interação do hospedeiro j . Esta probabilidade é definida pela seguinte formula:

$$P(a_{ij}) = \left(\frac{P_i}{C} + \frac{P_j}{L} \right) / 2 \quad (4)$$

P_i é o número de presenças na linha i , P_j o número de presenças na coluna j , C o número total de colunas e L o número total de linhas da matriz. Este modelo é mais rigoroso que o anterior e também preserva uma maior quantidade de informações da matriz original.

3.4 Compartimentalização

A compartimentalização é definida como a extensão no qual os nós de uma rede podem ser ligados por algum caminho direto ou indireto entre eles (WASSERMAN & FAUST, 1994). O número de compartimentos representa portando

o número total de grupos de nós completamente desconectados em uma rede. Para detecção e quantificação de tamanho e frequência de compartimentos utilizou-se algoritmo presente no pacote SNA (*Social Network Analysis*) para R (BUTTS, 2009).

4. RESULTADOS

4.1 Propriedades gerais

As redes estudadas são bastante distintas e abrangentes quanto a sua composição. Inclui-se nelas uma grande diversidade de ambientes (marinho, água doce, estuarino, terrestre), hospedeiros (peixes, mamíferos, pássaros, répteis, anfíbios) e parasitos (protozoários, myxozoários, crustáceos, helmintos e artrópodes). Tanto ecto quanto endoparasitos estão contidos nas análises. Embora algumas redes incluam apenas grupos de uma dessas classes de parasitos, outras mais abrangentes incluem ambas em sua lista de espécies parasitas. Informações mais detalhadas estão presentes na tabela 1.

A comunidade com maior diversidade englobou 718 espécies, e a menor 56 (média = 293 ± 198 espécies). O número total de espécies compiladas para a análise desse trabalho foi de 4408 espécies, sendo 2910 parasitos e 1468 hospedeiros. As redes apresentaram grande variação na proporção de riqueza de parasito por hospedeiros, variando entre 0,32 a 6,01 (média = $2,21 \pm 1,78$). Na maior parte das redes (74%) a riqueza de parasitos superou o número de espécies de hospedeiros, e 26% apresentou riqueza de hospedeiros maior. Hospedeiros intermediários foram também contabilizados em três listas, todas relacionadas a parasitos digenéticos. A conectância variou entre 0,0089 e 0,0979 (média = $0,0387 \pm 0,0268$).

O número de interações aumentou significativamente com relação à riqueza de espécies, de modo que pode ser descrito pela função $\log(L) = -0,454 + 1,249 \log(S)$ ($R^2 = 0,917$; $P < 0,0001$) como demonstrado na figura 4.1. O ângulo na plotagem log-log é ligeiramente maior do que 1, o que indica que o número de ligações realizadas aumenta mais rapidamente que o crescimento da riqueza.

O número de interações potenciais é calculado pelo produto do número total de espécies de parasitos pelo número total de hospedeiros. Este pode ser descrito também por uma correlação crescente em lei de potência, de acordo com a função $\log(L) = -0,566 + 1,947 \log(S)$, $R^2 = 0,978$, $P < 0,0001$, figura 4.2). O valor da inclinação da curva é aproximadamente 64% maior que o encontrado para as interações reais. Por consequência, a conectância (razão entre as duas medidas

Tabela 4.1 – Característica das redes de parasito-hospedeiros utilizadas neste trabalho.

Código	Parasitas	Hospedeiros	Localidade	Riqueza			Referência
				Hospedeiros	Parasitas	Total	
ACBAT	Acari	Morcegos	Inglaterra	55	18	73	Baker & Craven, 2003
COPDF	Copepoda	Peixes	Brasil	180	204	384	Luque & Tavares, 2007
DGBDA	Digenea	Aves	Argentina	100	95	195	Lunaschi <i>et al.</i> , 2007
DGHEA	Digenea	Anfíbios & répteis	Argentina	54	52	106	Lunaschi & Drago, 2007a
DGMMA	Digenea	Mamíferos	Argentina	36	44	80	Lunaschi & Drago, 2007b
ETMNZ	Ectoparasitos	Mamíferos	Nova Zelândia	39	176	215	Tenquist & Charleston, 2001
BANFS	Helmintos	Mamíferos	Nova Zelândia	32	170	202	McKenna, 1997
LTVFS	Phthiraptera	Aves	Neotrópico	45	63	108	Lunaschi & Drago, 2007c
NZLFS	Phthiraptera	Aves	Nova Zelândia	248	308	556	Pilgrim & Palma, 1985
PHIFS	Phthiraptera	Aves	Brasil	36	20	56	Valim <i>et al.</i> , 2006
VTNFS	Vários	Peixes	Bangladesh	90	247	337	Arthur & Ahmed, 2002
HEMNZ	Vários	Peixes	Latvia	56	337	393	Kirjušina & Vismanis, 2007
LIPBR	Vários	Peixes	Filipinas	209	277	486	Arthur & Lumanlan-Mayo, 1997
LIBNT	Vários	Peixes	Viet Nam	175	543	718	Arthur & Te, 2006
LIBNZ	Vários	Peixes	Nova Zelândia	143	356	499	Hewit & Hine, 1971

que tem como denominador o número de interações potenciais) decresce em uma lei de potência ($R^2 = 0,544$; $P = 0,0017$; Figura 4.3). Desta forma, as redes de maior riqueza são caracterizadas por uma conectância bastante baixa. Para os nossos dados, as redes que possuem mais de 300 espécies possuem conectância igual ou menor do que 0,025. A única exceção ocorre com a rede de peixes de Latvia (LTVFS) com $C = 0,07$ (363spp.).

Duas outras importantes correlações foram detectadas nas análises de números de interações versus riqueza. A riqueza de parasitos explicou grande parte do crescimento do número de ligações reais (lei de potência, inclinação = 0,956, $R^2 = 0,904$) por um aumento ligeiramente menor do que a riqueza total. Ao mesmo tempo, a riqueza de hospedeiros apresentou fraca correlação com o aumento do número de ligações (lei de potência, $R^2 = 0,404$). Por sua vez, a riqueza de hospedeiros explicou boa parte do decrescimento da conectância (lei de potência, inclinação = -0,98; $R^2 = 0,814$) para as comunidades com maior diversidade de hospedeiros.

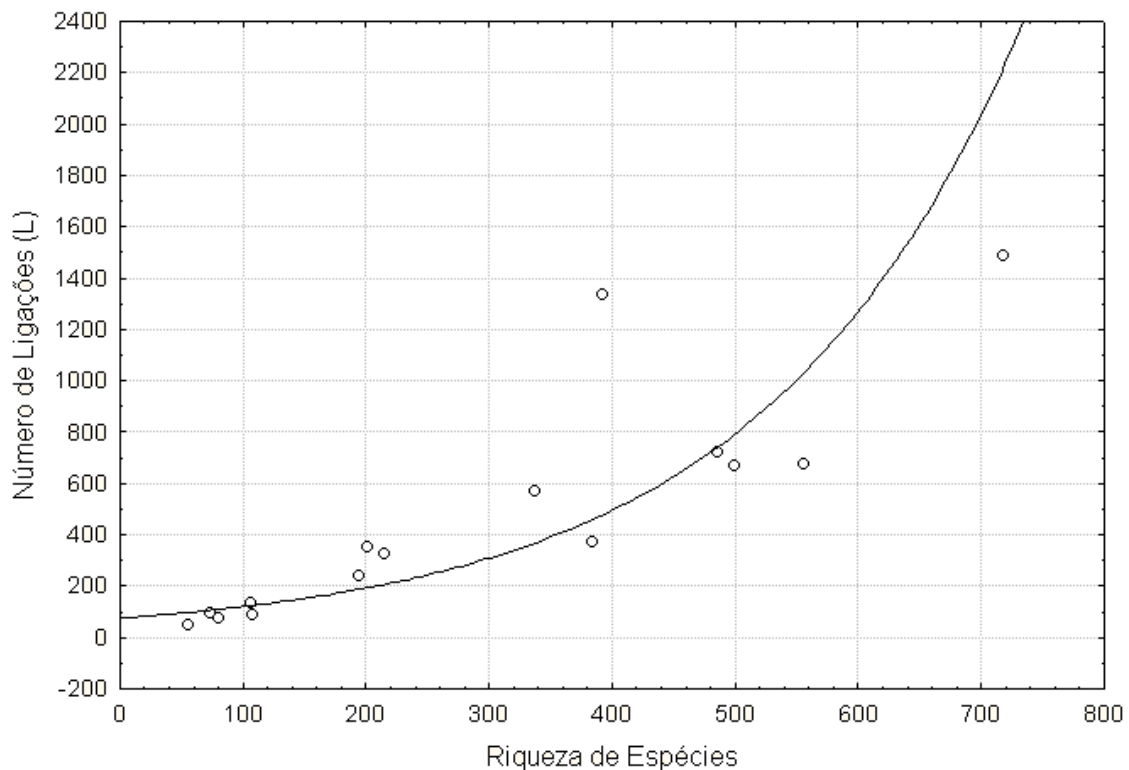


FIGURA 4.1 – RELAÇÃO ENTRE O NÚMERO DE LIGAÇÕES REALIZADAS E A RIQUEZA TOTAL DE ESPÉCIES. O NÚMERO DE LIGAÇÕES AUMENTA EM RELAÇÃO AO NÚMERO DE ESPÉCIES DA COMUNIDADE COMO UMA LEI DE POTÊNCIA COM INCLINAÇÃO PRÓXIMA A 1 ($R^2 = 0,917$; $P < 0,0001$).

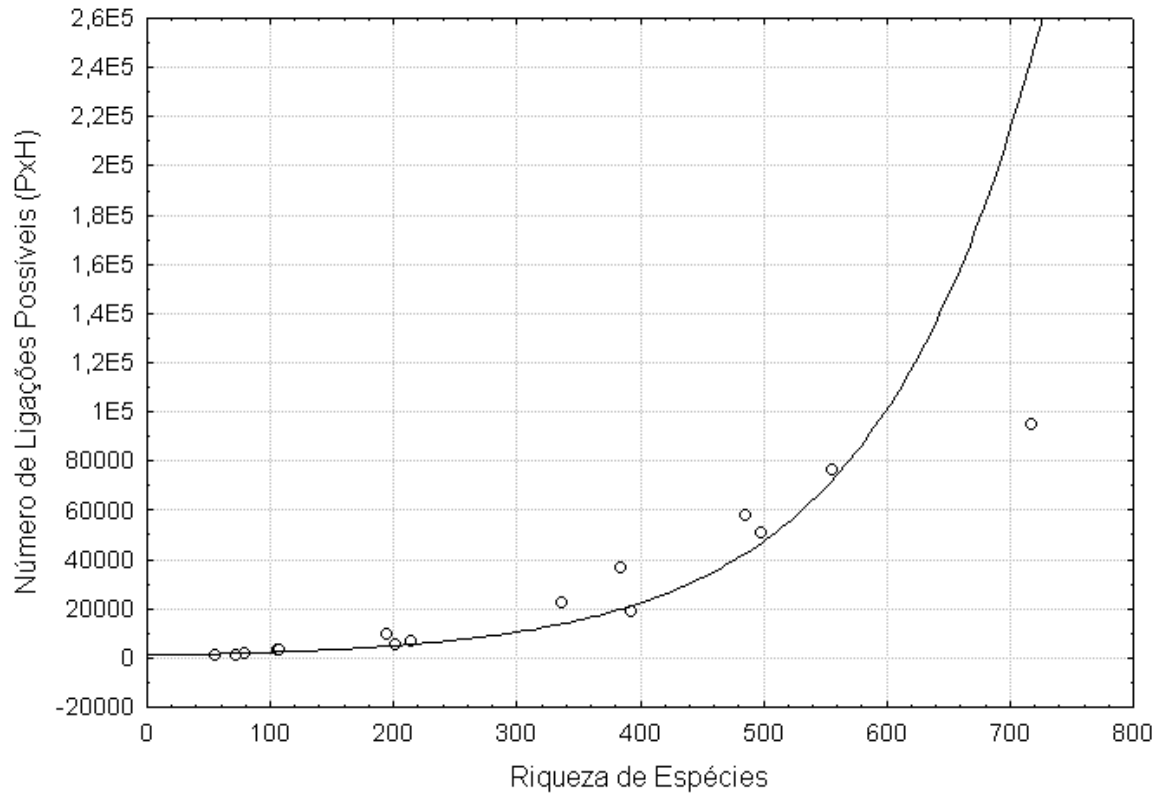


FIGURA 4.2 – RELAÇÃO DE CRESCIMENTO EM LEI DE POTÊNCIA ENTRE NÚMERO DE INTERAÇÕES POSSÍVEIS E RIQUEZA DE ESPÉCIE ($R^2 = 0,978$, $P < 00001$).

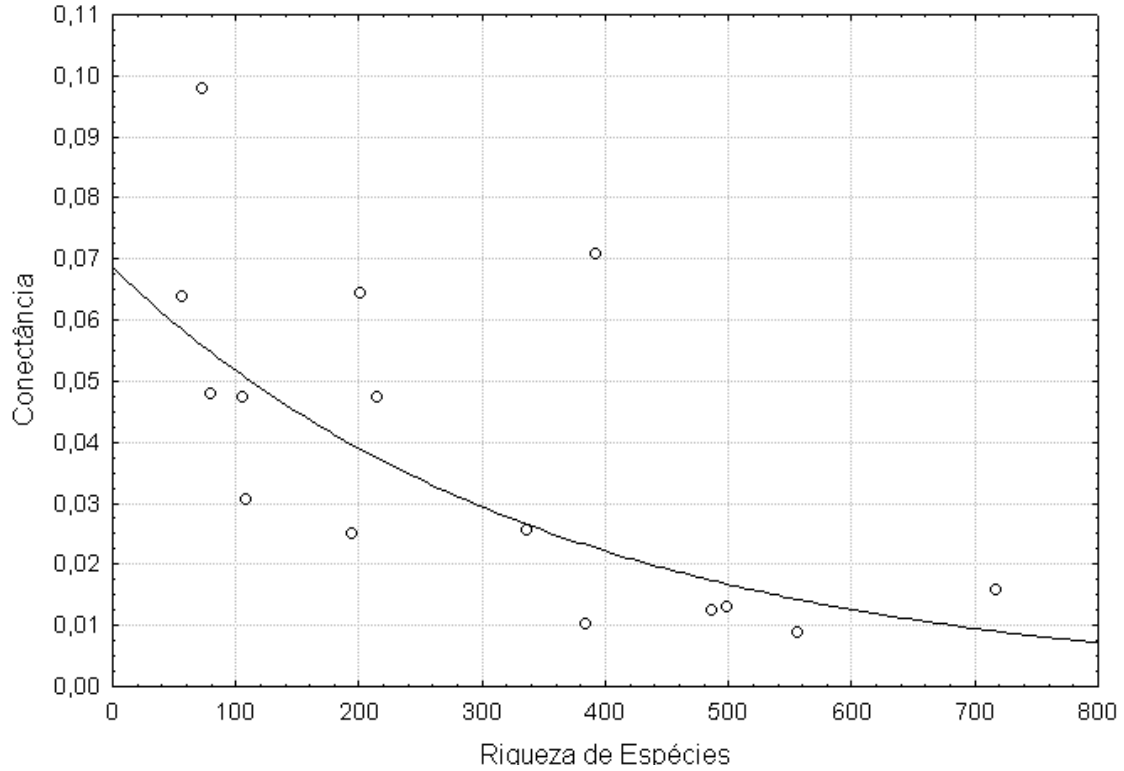


FIGURA 4.3 - RELAÇÃO DE DECRÉSCIMO DA CONECTÂNCIA COM O AUMENTO DA RIQUEZA DAS COMUNIDADES DE PARASITOS ($R^2 = 0,544$; $P = 0,0017$).

4.2 Distribuição de grau

Ao se comparar o melhor ajuste para a distribuição de graus das redes, o método AIC indicou que mais de um modelo simultaneamente pode representar as distribuições (Figuras 4.1, 4.2, 4.3, Tabela 2). Dezesesseis grupos (55%) mostraram valores próximos de AIC tanto para modelos de lei de potência quanto para modelo de lei de potência truncada. Cinco grupos (17%) foram bem representados tanto por ajustes exponenciais quanto truncados. Além disto, três redes de hospedeiros (10%) apresentaram claramente apenas truncamento nas suas distribuições e seis (20%) ajustaram-se bem a apenas lei de potência. A correlação foi bastante alta, com valores de R^2 de $0,989 \pm 0,010$ para os modelos de melhor ajuste (incluindo mais de um quando necessário). Ao todo, o modelo de lei de potência ajustou-se em 43% das redes e o modelo truncado ocorreu em 47%. O modelo exponencial esteve presente em apenas 17% das redes.

Para a maioria das comunidades houve uma correlação distinta entre o grau de distribuição e o tamanho da rede. Quase todas as redes de parasitos ou hospedeiros com riqueza entre 32 e 277 espécies apresentaram um ajuste de lei de potência, lei de potência truncada ou ambas as distribuições. Quando apenas um modelo se ajusta melhor aos dados, podemos considerar a rede livre-de-escala ou larga-escala para distribuições em lei de potência e lei de potência truncada, respectivamente. Uma distribuição simultaneamente exponencial e truncada foi encontrada na menor rede (18 spp.) e em quatro das maiores redes (248 a 543 espécies). Na primeira, uma rede deste tamanho pode ser considerada mais apropriadamente uma rede de escala-única do que larga-escala. O mesmo vale para o inverso, no qual redes de grande tamanho podem ser mais apropriadamente denominadas como larga-escala ao invés de escala-única.

Os expoentes γ para as leis de potência e lei de potência truncada são bastante similares para praticamente todas as redes (regressão linear, $R^2 = 0,966$). A discussão a seguir é feita portanto utilizando o parâmetro da função mais simples, a lei de potência. O parâmetro γ variou entre 0,91 a 1,42 para hospedeiros e 0,92 a 3,05 para parasitos. Os valores médios são respectivamente $1,44 \pm 0,62$ e $1,61 \pm 0,47$. Eles são maiores que os expoentes encontrados para animais em redes mutualísticas ($1,23 \pm 0,04$ e $1,12 \pm 0,013$ para polinizadores e dispersores de

semente, respectivamente) e plantas ($0,84 \pm 0,04$ e $0,82 \pm 0,12$, respectivamente). A variância é maior que a dos valores encontrados em redes de mutualismo. Por fim, não houve um limiar para os valores do expoente como encontrado em redes mutualísticas de animais-plantas. Nestas últimas, as plantas apresentaram $y < 1,0$ e $y > 1,0$ para animais (BASCOMPTE et al, 2003).

Em redes de mutualismo bons ajustes para lei de potência foram encontrados nos dados principalmente quando os mesmos enquadravam-se entre 5 a 30 graus de conectividade máxima. Com conectividades maiores, houve uma tendência no aumento de distribuições truncadas (JORDANO et al, 2003). Utilizando a mesma análise para os nossos dados, a maior parte das redes de parasito-hospedeiro analisadas possuem entre 5-20 graus máximos de conectividade.

Quando se utiliza o método AIC para discriminação dos modelos, percebe-se que a maioria deles possui bom ajuste tanto para lei de potência quanto lei de potência truncada. Desta forma, é difícil conferir uma característica distinta para as redes (livre-de-escala ou larga-escala). Isto se explica pelo fato de que a amplitude da distribuição dos dados é limitada (geralmente não ultrapassando 20 interações para a espécie mais conectada). Discriminações mais precisas são melhores detectadas quando os dados possuem maior amplitude, e a ambigüidade aumenta quando decresce a amplitude máxima da conectividade.

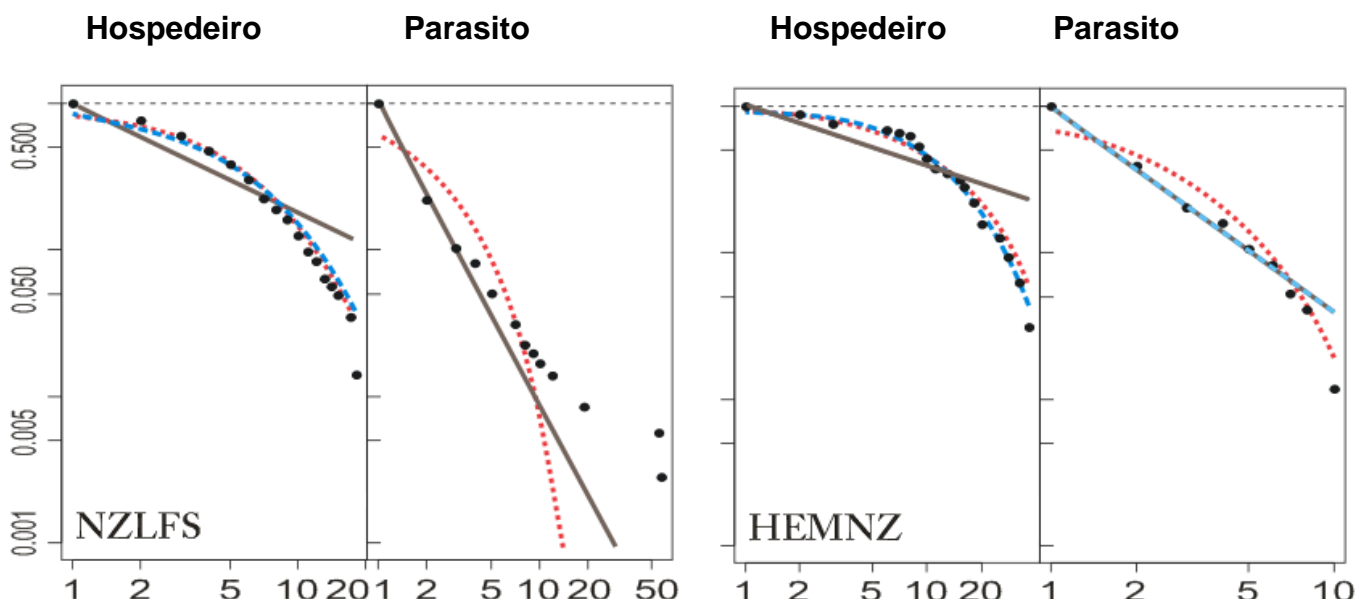


FIGURA 4.1 - DISTRIBUIÇÃO CUMULATIVA DE GRAUS. PAINÉIS MOSTRAM A DISTRIBUIÇÃO DA FREQUÊNCIA EM ESCALA LOG-LOG. LINHA CINZA: AJUSTE EM LEI DE POTÊNCIA. LINHA AZUL: AJUSTE EM LEI DE POTÊNCIA TRUNCADA. LINHA VERMELHA: AJUSTE EXPONENCIAL.

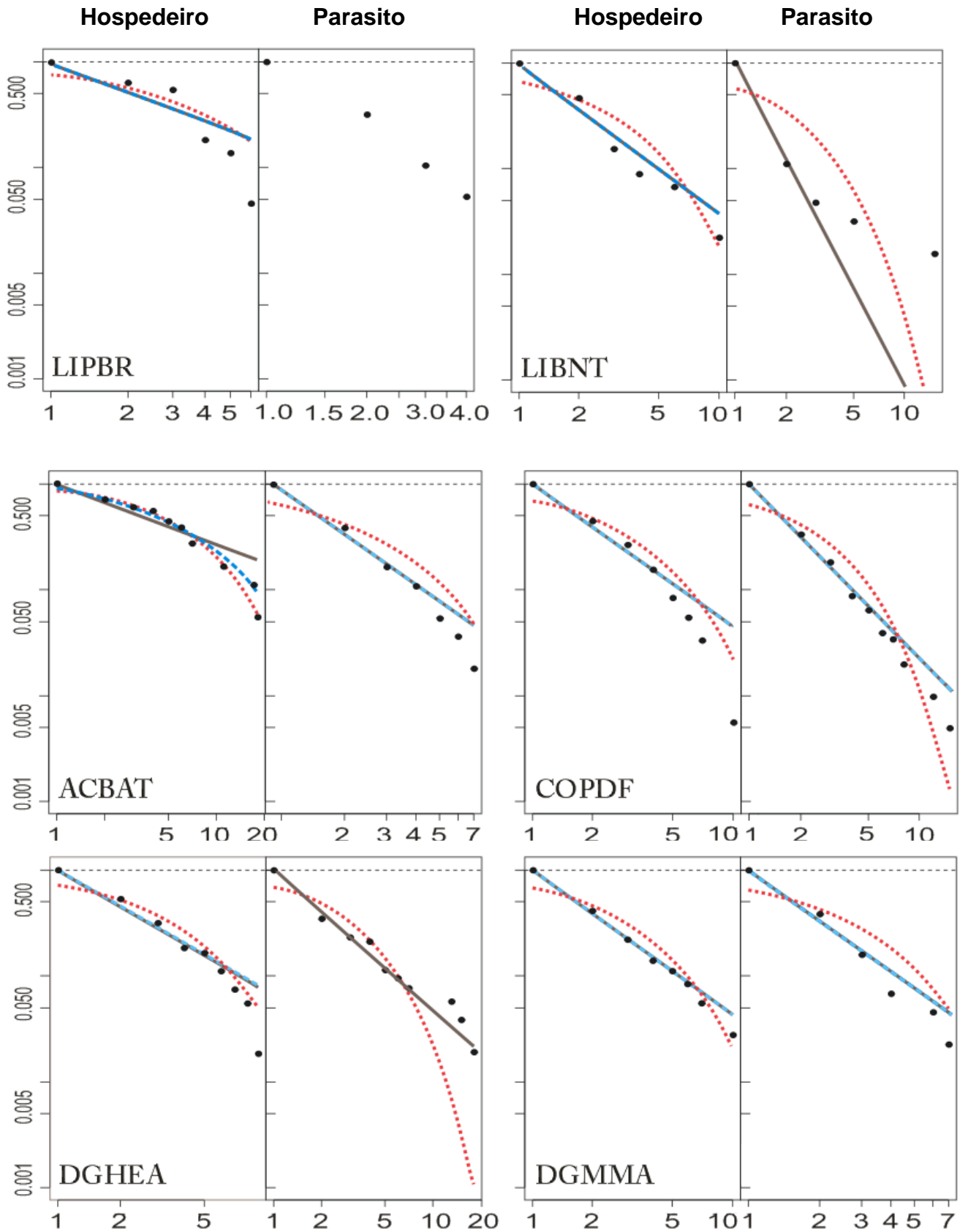


FIGURA 4.2 - DISTRIBUIÇÃO CUMULATIVA DE GRAUS. PAINÉIS MOSTRAM A DISTRIBUIÇÃO DA FREQUÊNCIA EM ESCALA LOG-LOG. LINHA CINZA: AJUSTE EM LEI DE POTÊNCIA. LINHA AZUL: AJUSTE EM LEI DE POTÊNCIA TRUNCADA. LINHA VERMELHA: AJUSTE EXPONENCIAL.

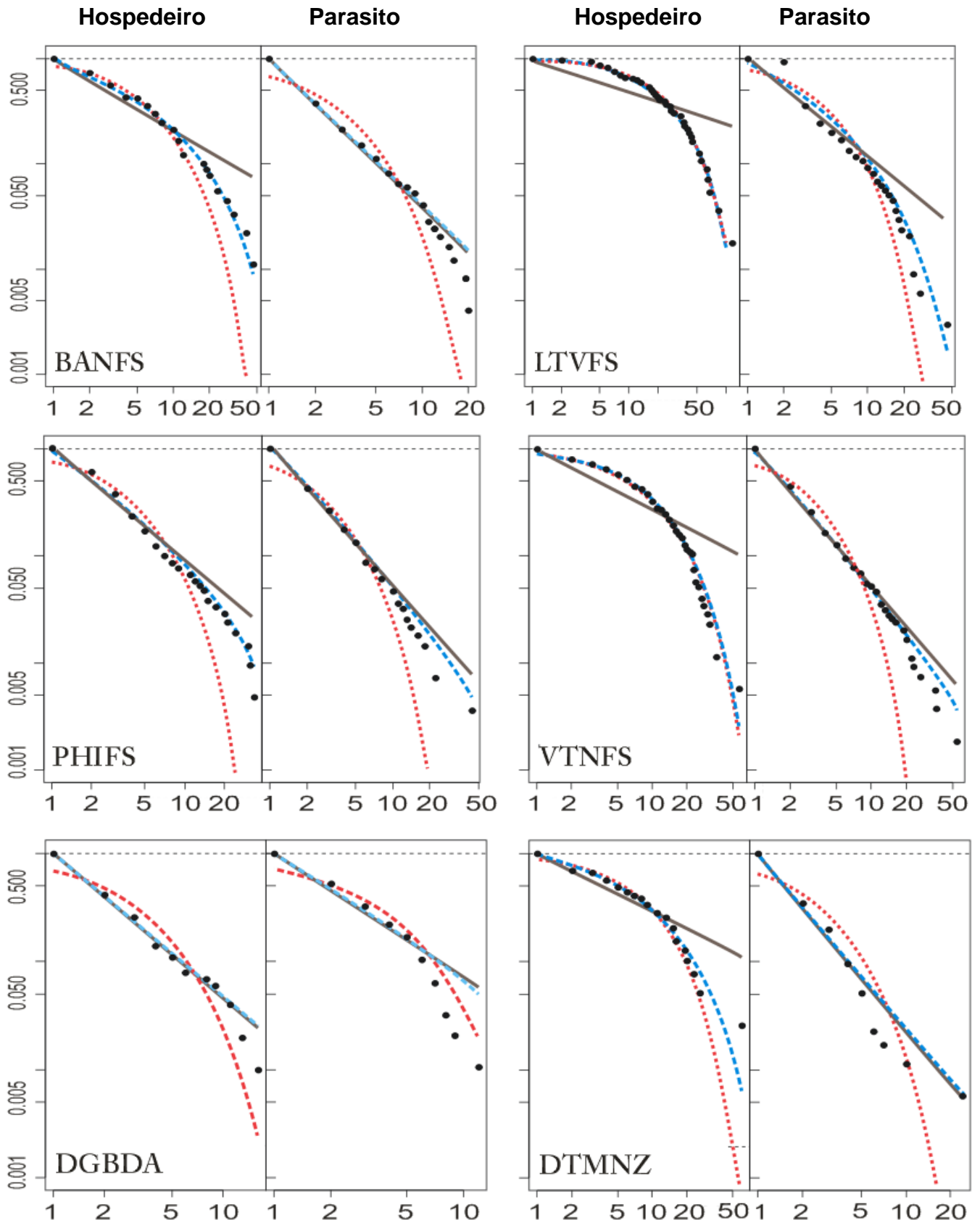


FIGURA 4.3 - DISTRIBUIÇÃO CUMULATIVA DE GRAUS. PAINÉIS MOSTRAM A DISTRIBUIÇÃO DA FREQUÊNCIA EM ESCALA LOG-LOG. LINHA CINZA: AJUSTE EM LEI DE POTÊNCIA. LINHA AZUL: AJUSTE EM LEI DE POTÊNCIA TRUNCADA. LINHA VERMELHA: AJUSTE EXPONENCIAL.

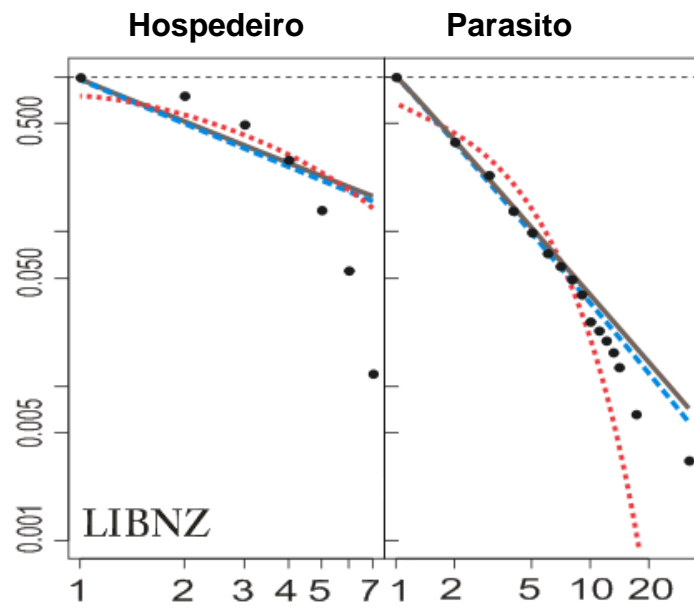


FIGURA 4.4 - DISTRIBUIÇÃO CUMULATIVA DE GRAUS. PAINÉIS MOSTRAM A DISTRIBUIÇÃO DA FREQUÊNCIA EM ESCALA LOG-LOG. LINHA CINZA: AJUSTE EM LEI DE POTÊNCIA. LINHA AZUL: AJUSTE EM LEI DE POTÊNCIA TRUNCADA. LINHA VERMELHA: AJUSTE EXPONENCIAL.

Tabela 4.2 – Principais métricas descritivas das redes e valores para ajustes de distribuição de frequência de grau de acordo com AIC. Exp: Ajuste exponencial. Pot: Ajuste em lei de potência. Trun: Ajuste truncado. NA: Não foi possível fazer ajuste do modelo.

Código	Parasito	Hospedeiro	Localidade	Riqueza	Conectância	Hospedeiros (AIC)			Parasitas (AIC)		
						Exp	Pot	Trun	Exp	Pot	Trun
ACBAT	Acari	Morcegos	Inglaterra	73	0,097	-26,7	-19,1	-28,7	-3,1	-27,9	-25,9
COPDF	Copepoda	Peixes	Brasil	384	0,010	-7,2	-27,3	-25,5	-9,5	-57,8	-55,9
DGBDA	Digenea	Aves	Argentina	195	0,024	-14,7	-59,1	-57,4	-14,8	-29,9	-28,9
DGHEA	Digenea	Anfíbios & répteis	Argentina	106	0,047	-11,6	-27,8	-26,3	-11,	-41,3	NA
DGMMA	Digenea	Mamíferos	Argentina	80	0,047	-6,8	-42,4	-40,5	-1,1	-20,8	-18,8
ETMNZ	Ectoparasitos	Mamíferos	Nova Zelândia	215	0,047	-56,0	-40,1	-72,8	-7,3	-40,3	-38,4
HEMNZ	Helmintos	Mamíferos	N. Zelândia	202	0,064	-56,9	-49,9	-75,5	-30,9	-120,6	-119,6
LIBNT	Phthiraptera	Aves	Neotrópico	108	0,030	-158,6	-30,8	-157,8	-38,6	-40,1	-41,2
LIBNZ	Phthiraptera	Aves	N. Zelândia	556	0,008	-49,2	-30,6	-47,7	-13,6	-75,2	NA
LIPBR	Phthiraptera	Aves	Brasil	56	0,063	-51,3	-76,2	-79,1	-33,7	-102,7	-104,3
BANFS	Vários	Peixes	Bangladesh	337	0,025	-148,5	-50,5	-147,6	-56,6	-156,5	-159,5
LTVFS	Vários	Peixes	Latvia	393	0,070	-8,9	-48,7	-46,8	-57,1	-17,6	-59,0
PHIFS	Vários	Peixes	Filipinas	486	0,012	-2,0	-4,5	-2,7	2,8	-13,8	NA
VTNFS	Vários	Peixes	Viet Nam	718	0,015	-1,3	-15,1	-13,1	3,2	-23,9	NA
NZLFS	Vários	Peixes	N. Zelândia	499	0,013	-3,4	-4,9	-3,2	-28,1	-102,4	-101,9

4.3 Aninhamento

4.3.1 Aninhamento Relativo por Temperatura

Os resultados para aninhamento foram bastante robustos, de modo que houve concordância dos resultados gerais para ambas as métricas. Os valores estão apresentados na tabela 3. O aninhamento baseado em temperatura apresentou valores relativos muito baixos para ambos os modelos ($N_{mn1} = 0,110 \pm 0,105$ e $N_{mn2} = 0,077 \pm 0,058$ para os modelos nulo 1 e modelo nulo 2, respectivamente). Eles diferem significativamente do nível de aninhamento encontrado em polinizadores-planta ($N = 0,844 \pm 0,108$), dispersores de semente ($0,853 \pm 0,112$) ou até mesmo grafos bipartidos de consumidores-recursos ($0,694 \pm 0,134$) (BASCOMPTE et al, 2003). Desta forma, consideramos que todas as redes de parasito-hospedeiro foram caracterizadas sem a distribuições de interações descritas por uma topologia

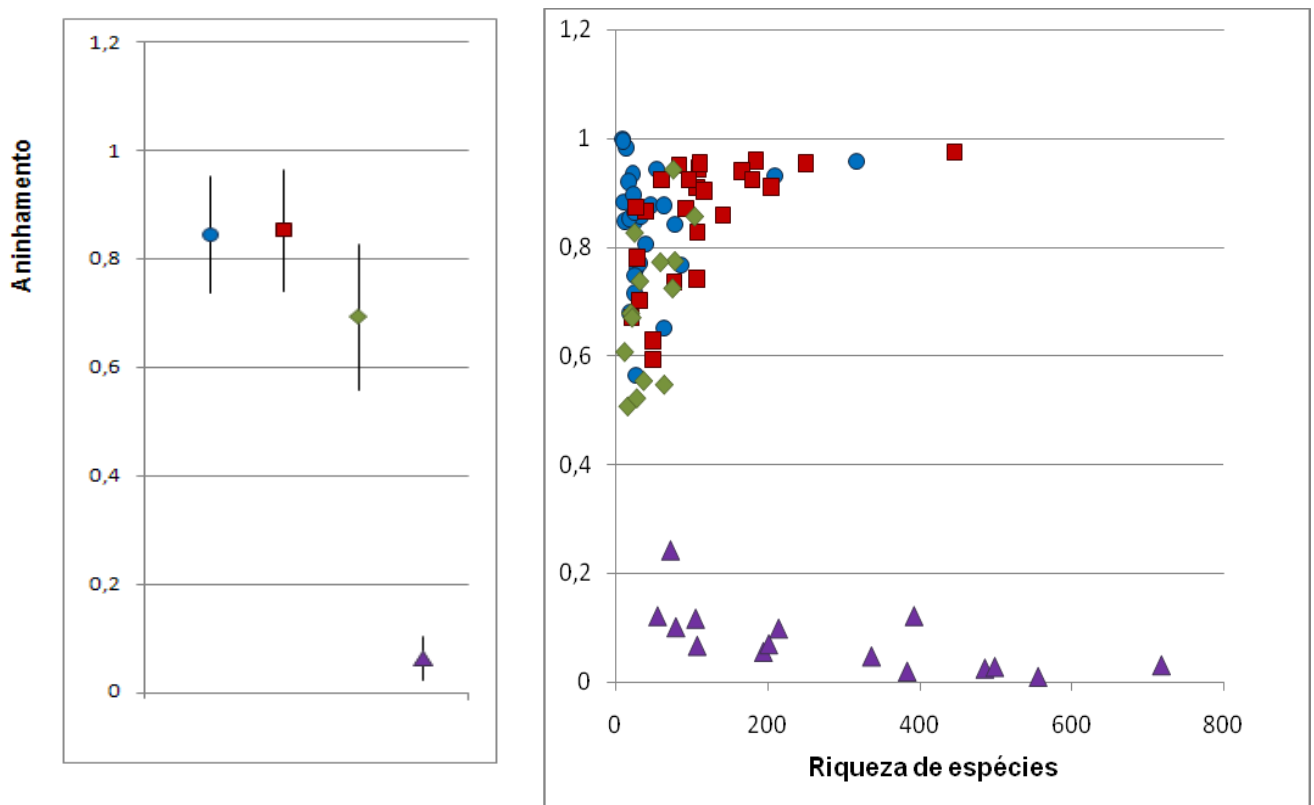


FIGURA 4.4 – VALORES DE ANINHAMENTO RELATIVO DO MN2 PARA DISPERSORES DE SEMENTE (CÍRCULO), POLINIZADORES (QUADRADO), REDES TRÓFICAS (DIAMANTES), E PARASITO-HOSPEDEIRO (TRIÂNGULO). A: MÉDIA E DESVIO PADRÃO PARA TODAS AS REDES B: ANINHAMENTO RELATIVO À RIQUEZA DE ESPÉCIES PARA TODAS AS REDES. O ANINHAMENTO DAS REDES DE PARASITO-HOSPEDEIRO É CLARAMENTE MENOR QUE MEDIDO PARA REDES MUTUALÍSTICA OU REDES TRÓFICAS.

significativamente aninhada. Os resultados são demonstrados na figura 4.4 e os valores apresentados são relacionadas ao MN 2 (BASCOMPTE et al, 2003).

A diferença dos valores médios de aninhamento relativo dos modelos nulos 1 e 2 não foram considerados estatisticamente significantes para um teste t de variâncias diferentes ($F=3,3$; $t=1,03$, $gl.=22$, $P<0,05$; $t_{tab} =2,07$). Entretanto, ao se comparar a diferença das médias pelo teste t de observações pareadas, este demonstra haver diferença significativa para o mesmo valor de P ($t = 2,24$; $gl.=14$; $P = 0,05$; $t_{tab} = 2,14$). Esta diferença, ainda que muito pequena, pode ser explicada pelo fato de que o MN1 pressupõe uma matriz formada inteiramente ao acaso. Como demonstrado anteriormente, a distribuição de graus da maioria das redes distancia-se de um padrão aleatório. O MN2 incorpora esta diferença, ao fixar o total marginal (grau de cada espécie) durante as suas randomizações. Isto diminui o grau de aleatoriedade da rede mantendo mais aspectos da matriz original. Desta maneira, os valores relativos de aninhamento previsto pelo MN2 tendem a ser menores que o do MN1. Os valores para cada rede de acordo com os modelos nulos são demonstrados na figura 10.

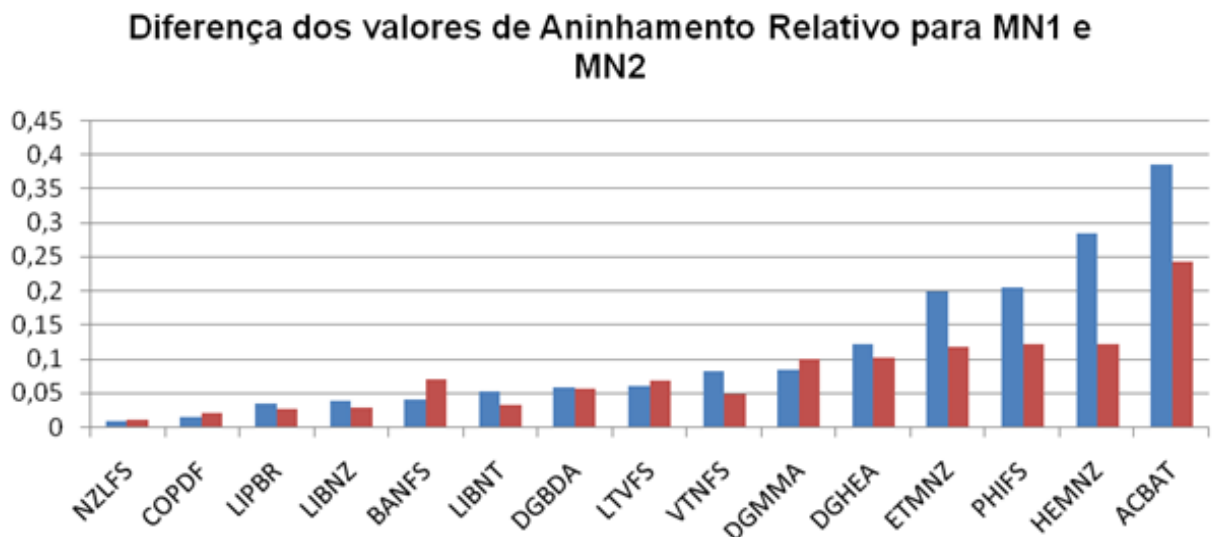


FIGURA 4.5 – GRÁFICO DEMONSTRANDO A VARIAÇÃO DE ANINHAMENTO RELATIVO POR TEMPERATURA ENTRE OS MODELOS NULOS. EM AZUL OS VALORES MÉDIOS PARA O MODELO NULO 1 E EM VERMELHO OS VALORES PARA O MODELO NULO 2 PARA 1000 RANDOMIZAÇÕES.

4.3.2 Aninhamento por NODF

A análise de NODF mostrou resultados bastante similares ao de aninhamento por temperatura por possuir diferenças muito pequenas entre os valores de NODF observados e os previstos para ambos modelos nulos. A média de NODF foi de $7,16 \pm 5,39$, com valores que variaram entre 1,05 e 17,79. Valores de NODF iguais a 0 significam um grau mínimo de aninhamento (sem qualquer sobreposição em pares de linhas/colunas de valores de grau decrescente). Valores de 100 significam máximo aninhamento possível. Como a medida de NODF é invariante em relação ao tamanho da rede (ALMEIDA-NETO, 2008) não há necessidade de padronização por um valor relativo como é feito para temperatura. A comparação entre diferentes redes pode ser feita diretamente entre os valores absolutos de NODF. Ao se testar a significância do aninhamento para os modelos nulos, os valores médios foram de $4,53 \pm 2,91$ e $5,90 \pm 3,58$ para os modelos nulos 1 e 2, respectivamente. Para resultados mais acurados da variação de NODF de acordo com cada modelo nulo, testou-se a diferença por um teste t de observações pareadas. Desta forma, o grau de aninhamento mostrou-se significativamente diferente do aninhamento das médias do MN1 ($t = 6,02$; $gl.=14$; $P = 0,01$; $t_{tab} = 2,98$). Entretanto, não houve diferença significativa em relação ao aninhamento médio do MN2 ($t = 1,71$; $gl.=14$; $P = 0,01$; $t_{tab} = 2,98$). Isto indica claramente que os parâmetros do modelo são suficientes para explicar o grau de aninhamento encontrado nas redes de parasito-hospedeiro.

Ao se comparar apenas a diferença entre o NODF medido e o previsto pelos modelos, demonstra-se que algumas matrizes são mais desorganizadas (não-aninhadas) que esperado ao acaso. Isto ocorre por possuírem um valor menor de NODF do que os gerados pelos modelos nulos. Esta característica foi encontrada em cinco redes quando comparada com matrizes do MN1 e em quatro redes em relação ao MN2. Entretanto, a definição de padrão “não-aninhado” é insuficiente para descrever a topologia de rede visto que existe uma grande variedade de possíveis outros padrões estruturais de rede (ALMEIDA-NETO et al, 2007). Pequenos ou até mesmo valores negativos de aninhamento por sua vez podem sugerir a existência de compartimentos isolados (GUIMARÃES et al, 2007).

Valores de NODF para redes de Parasito-Hospedeiro

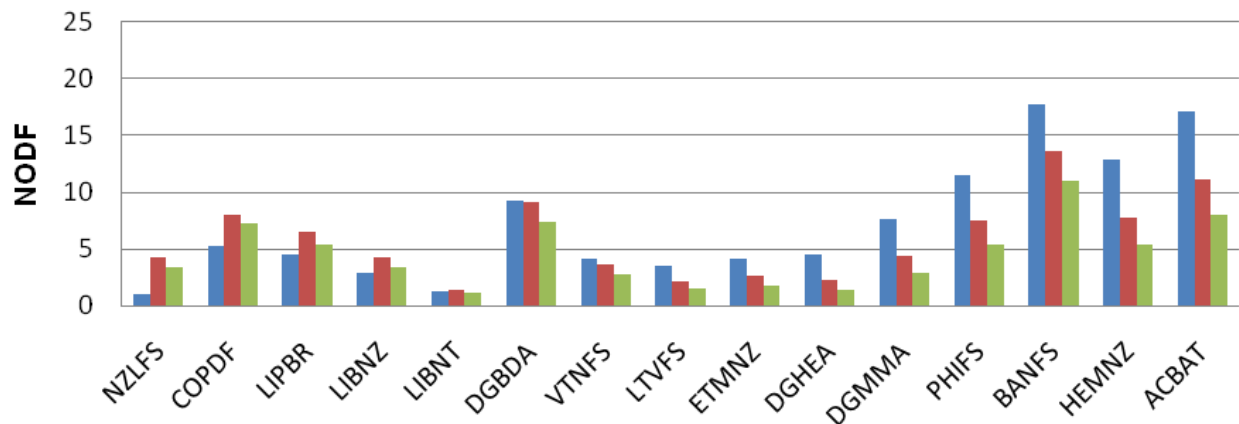


FIGURA 4.6 – VALORES DE ANINHAMENTO DAS REDES PELO NODF. AS BARRAS AZUIS REPRESENTAM OS VALORES MEDIDOS DA REDE ORIGINAL, AS BARRAS VERMELHAS AS MÉDIAS PARA O MN2 E AS BARRAS VERDES AS MÉDIAS PARA O MN1.

TABELA 4.3 – MEDIDAS DE ANINHAMENTO PARA AS REDES DE PARASITO-HOSPEDEIRO. *AS MEDIDAS DE ANINHAMENTO RELATIVO FORAM, PARA ESTA TABELA, PADRONIZADOS DE 0 A 100 PARA FINS DE COMPARAÇÃO COM VALORES DE NODF. MN1 – MODELO NULO 1. MN2 – MODELO NULO 2.

CÓDIGO	Aninhamento Relativo*		NODF	NODF	
	MN1	MN2		MN1	MN2
NZLFS	0,769	0,965	1,05	4,21	3,32
COPDF	1,417	1,941	5,29	7,98	7,30
LIPBR	3,445	2,507	4,55	6,45	5,39
LIBNZ	3,717	2,795	2,92	4,25	3,36
LIBNT	5,100	3,113	1,24	1,36	1,12
DGBDA	5,727	5,560	9,23	9,17	7,41
VTNFS	8,059	4,741	4,1	3,68	2,81
LTVFS	5,951	6,701	3,53	2,16	1,49
ETMNZ	19,805	11,688	4,11	2,57	1,78
DGHEA	12,016	10,112	4,5	2,30	1,38
DGMMA	8,406	9,854	7,65	4,37	2,84
PHIFS	20,458	12,155	11,55	7,52	5,37
BANFS	3,891	6,978	17,79	13,63	11,01
HEMNZ	28,280	12,176	12,83	7,70	5,43
ACBAT	38,390	24,272	17,08	11,18	7,96

4.4 Compartimentalização

Compartimentos distintos foram detectados em treze das quinze redes, e apenas duas redes foram compostas por um único componente no qual todas as espécies estão interligadas (ver Apêndice II). Estas redes são as de ácaros-morcegos (ACBAT) e dos peixes de Latvia (LTVFS) com riqueza de 73 e 393, respectivamente. A compartimentalização das redes é distribuída entre 4 a 71 sub-redes (Tabela 4.4). As sub-redes maiores incluem de 18% a 93% do número de espécies em cada comunidade. Existe uma correlação positiva estatisticamente significativa entre o tamanho da rede e o número de compartimentos (regressão linear, $R^2 = 0,351$, $p=0,019$). Para a descrição de nossos dados é possível agrupar as redes em dois subgrupos dependendo do número de compartimentos e o tamanho da rede. Comunidades que apresentam sub-redes e possuem até 215 espécies possuem um número máximo de 21 compartimentos. Comunidades possuindo mais de 216 espécies possuem de 16 a 71 compartimentos. Interações par a par são também bastante freqüentes. Embora elas cheguem a incluir apenas um máximo de 20% da riqueza de espécies, podem representar de 2,5% a 70% do número de compartimentos. Isto indica um alto grau de especialização entre parasitos e hospedeiros, dentro destas redes.

TABELA 4.4 – PROPRIEDADES DOS COMPARTIMENTOS ENCONTRADOS NAS REDES DE PARASITO-HOSPEDEIRO.

Código	Nº Compartimentos	Riqueza	Tamanho Maior Compartimento	Riqueza Interações par-a-par	Nº Interações par-a-par
LIPBR	11	60	41,7%	16,7%	45,5%
ACBAT	1	73	100%	0	0
DGMMA	11	80	23,8%	7,5%	27,3%
DGHEA	8	106	70,8%	7,5%	50,0%
LIBNT	21	108	32,4%	20,4%	52,4%
DGBDA	17	196	80,1%	12,2%	70,6%
HEMNZ	4	202	93,1%	1,0%	25,0%
ETMNZ	7	215	89,3%	2,8%	42,9%
BANFS	16	352	90,1%	4,5%	50,0%
COPDF	63	384	41,9%	19,8%	60,3%
LATFS	1	393	100%	0	0
PHIFS	52	494	77,1%	12,6%	59,6%
NZLFS	26	499	83,8%	6,8%	65,4%
LIBNZ	71	552	23,7%	7,6%	29,6%
VTNFS	24	717	92,1%	4,2%	62,5%

5. DISCUSSÃO

5.1 Propriedades gerais:

Apesar das redes analisadas demonstrarem grande heterogeneidade na sua composição (táxons, estratégias de parasitismo, habitats, etc.) todas elas compartilham características topológicas gerais. Estes resultados são bastante relevantes porque podem indicar que apesar da natureza da rede, existe um padrão comum é pertencente a todas elas. As comparações serão feitas principalmente com relação a redes mutualísticas, por apresentarem uma configuração (redes bipartidas) mais próxima das redes de parasito-hospedeiro do que em relação a redes tróficas (redes unipartidas) (BASCOMPTE et al, 2003).

A maior parte das redes apresentou uma riqueza de parasitos maior que a de hospedeiros. Considera-se que a riqueza de parasitos é amplamente influenciada por uma grande variedade de fatores que compreendem desde traços biológicos dos hospedeiros a distribuições geográficas e climáticas. Em peixes neotropicais, o tamanho do corpo do hospedeiro e esforço de amostragem são considerados bons parâmetros para se estimar a riqueza de parasitos (LUQUE & POULIN, 2007). No entanto, características ambientais como profundidade, temperatura e distribuição também parecem influenciar a diversidade de parasitos (LUQUE & POULIN, 2008). Para carnívoros, outros fatores como a massa corporal de hospedeiros, latitude, distribuição geográfica e densidade da população também influenciam a riqueza de parasitos (LINDENFORS et al 2007). Variações também são encontradas em insetos ectoparasitos de acordo com a distribuição geográfica (KRASNOV et al, 2004; KRASNOV et al, 2009). Infelizmente, parece não existir um padrão geral que explique a variação de diversidade de parasitos. Podemos considerar que táxons próximos possam seguir padrões semelhantes (POULIN et al, 2007). Entretanto, até mesmo espécies próximas podem apresentar variações positivas ou negativas de acordo com os mesmos parâmetros (KRASNOV et, 2009). Além disso, fatores como a posição trófica da espécie pode influenciar a riqueza de parasitos. Demonstrou-se que esta apresenta grande correlação com a posição do hospedeiro na rede (CHEN et al, 2007). Teoriza-se que quanto mais o hospedeiro pode acumular recursos de espécies de menor nível trófico, mais parasitos ele potencialmente pode abrigar

(MARCOGLIESE, 2002). Por outro lado, parasitos associados a hospedeiros em posições mais periféricas da rede podem ser mais suscetíveis a extinções, pois dependem de apenas algumas poucas espécies para sua sobrevivência (ALLESINA et al, 2006).

O número total de interações registradas para uma determinada comunidade é positivamente correlacionado com o aumento da riqueza. Este aumento não é constante, e sim aumenta em uma taxa de crescimento em lei de potência. Ao passo que se aumenta a riqueza da comunidade, existe uma tendência do número de ligações aumentar a uma taxa cada vez maior. De maneira bastante interessante, todos os nossos resultados foram muito semelhantes aos registrados para redes mutualísticas e redes tróficas (DUNNE et al, 2002; BASCOMPTE et al, 2003). O mesmo padrão encontrado para as interações realizadas é encontrado para o número de interações potenciais. Entretanto, este processo ocorre em uma taxa muito maior do que a observada para as interações reais registradas. Um efeito direto é de que a conectância apresenta alto decréscimo com o aumento da riqueza de espécies da comunidade. Novamente, os valores encontrados para a relação da conectância versus riqueza são bastante próximos do encontrado para redes de mutualismo (BASCOMPTE et al, 2003) e iguais ao relatado para moscas parasitas de mamíferos (MOUILLOT et al, 2008) Todas estas informações corroboram a existência de um padrão geral para a variação da conectância tanto em comunidades de parasitos (POULIN et al, 2007) como para redes tróficas de maneira geral (MONTROYA & SOLÉ, 2003).

Os valores encontrados para conectância foram menores quando comparados com os de outras redes bióticas já registrados para a literatura. Estas incluem redes tróficas, algumas redes de parasitóide-hospedeiro e até mesmo algumas redes de parasito-hospedeiro (MONTROYA & SOLÉ, 2000; AMUNDSEN et al, 2009; PANIAGUA et al, 2009) . Todas estas redes ecológicas possuem valores menores do que grande parte dos valores médios encontrados para conectância de redes abióticas (ALBERT & BARABÁSI, 2002). Acredita-se que este fato esteja relacionado ao baixo valor de densidade de ligações por espécies em sistemas naturais (JORDANO, 1987). A baixa proporção de ligações tróficas realizadas pode ser observada pela visualização do preenchimento da matriz de interações. Estas podem ser percebidas como bastante esparsas, com um grande número de

interações não-registradas (“zeros” na matriz de interação) (BASCOMPTE & JORDANO, 2007).

Por outro lado, os valores médios são bastante próximos de valores encontrados para determinadas redes de parasitóide-hospedeiros (MULLER et al, 2007; TYLIANAKIS et al, 2007). Assim como nestas, a baixa conectância indica um padrão geral de especialização de boa parte das espécies de parasitos (MEMMOT et al, 2000). A conectância em redes de parasito depende das estratégias de história de vida das suas espécies (LAFFERTY et al, 2006). MOUILLOT et al (2008) apresenta a hipótese de que a conectância pode estar relacionada com o tempo de demora necessário para que os parasitos se adaptem ao aumento da riqueza de hospedeiros e portanto ao número de interações parasito-hospedeiros devido a demandas coevolutivas.

Restrições filogenéticas limitam o número máximo de interações por espécie e conseqüência o máximo suportado por uma comunidade. A incompatibilidade morfológica e fenológica entre espécies mutualísticas podem limitar a taxa de generalismo nestas comunidades (JORDANO et al, 2003). Considera-se que restrições filogenéticas na dieta de parasitos também são determinadas pela especificidade de hospedeiros (MOUILLOT et al, 2008). Nós expandimos a explicação argumentando que filtros de compatibilidade dos hospedeiros podem também excluir a potencial colonização de novos hospedeiros devido a barreiras morfológicas, fisiológicas e imunológicas (DICK & PATTERSON, 2007). Além disso, uma afinidade taxonômica na especiação e similaridades tróficas entre espécies podem apresentar relação, de modo a permitir que espécies próximas compartilhem atributos ecológicos em comum ao se alimentar de recursos similares em estruturas de redes tróficas (CATTIN et al, 2004). Um cuidado especial deve ser tomado quando considerar-se esta última afirmação, pois a especialização de espécies poderia levar a um padrão oposto no qual diferentes recursos são explorados devido a competição interespecífica. Este padrão deve ser analisado de acordo com peculiaridades do táxon investigado. Em espécies de moscas parasitas de mamíferos, a competição aparentemente não apresenta um papel importante na estruturação das comunidades (KRASNOV et al, 2009) porém o inverso pode ocorrer para outros grupos.

5.2 Distribuição de grau

Até o momento, a caracterização da distribuição de grau não havia sido claramente descrita para parasito-hospedeiros. A estrutura da maior parte das redes de parasito desvia significativamente de uma rede não-estruturada. Apenas um estudo demonstrou uma distribuição de grau diferente de aleatória (CHEN et al, 2008), sem entretanto se preocupar em caracterizá-la com mais rigor estatístico. A partir dos nossos resultados, um padrão geral pode ser traçado ao se caracterizar um espectro de diferentes topologias combinadas de acordo com o tamanho da rede. Ao se ordenar as redes das de menor riqueza para as mais ricas, tanto as distribuições exponenciais e truncadas são encontradas nas extremidades deste ordenamento. Nós assumimos que a rede de hospedeiros da menor comunidade (ACBAT) é de escala única, visto que o truncamento é pouco evidente no *display* gráfico. A estrutura desta rede é claramente diferente da maior parte das outras redes. É uma das únicas a não apresentar divisão em compartimentos da rede, e a que apresenta maior conectância. Ainda que o modelo truncado tenha se ajustado bem para a rede, descarta-se a sua definição como de larga escala. Em uma pequena comunidade é menos provável que uma espécie ligeiramente mais generalista não possa estar presente devido a restrições topológicas da rede. Por outro lado, o truncamento parece ser um padrão mais comumente encontrado em redes grandes, quando as taxas de generalismo são restringidas devido a fatores físicos e biológicos (AMARAL et al, 2002; JORDANO et al, 2003). O restante das redes de interação parasito-hospedeiro apresentaram todas uma distribuição de topologia livre-de-escala ou larga-escala.

A frequência de distribuição de modelos de melhor ajuste diferiu significativamente entre redes de mutualismo e parasitos. Em mutualismo, a maior parte das distribuições ajustou-se a um modelo truncado (65%), seguido de lei de potencia (23%) e exponencial (11%) (JORDANO et al, 2003). Nas redes de parasitismo, o padrão inverteu-se: a maior parte foi bem descrita por um modelo de distribuição de lei de potência (65%), seguido de potencial truncada (25%) e exponencial (9%). Esta análise é feita considerando apenas o modelo de melhor ajuste de acordo com o coeficiente de correlação de Pearson (R^2). Estas topologias

indicam que as taxas de generalismo e especialização, tanto para hospedeiros quanto parasitos, são muito mais altas do que o esperado ao acaso.

Os valores de índice AIC por sua vez nos indicam que, na maior parte dos casos não se pode atribuir apenas um único modelo para a caracterização da rede. Em muitos casos é difícil de distinguir claramente uma distribuição em lei de potência de uma distribuição truncada. A ambigüidade por sua vez pode ser explicada pela amplitude relativamente pequena da distribuição de graus das redes ecológicas assim como o seu tamanho em número de nós (ALBERT & BARABÁSI, 2002). Ajustes não-lineares exponenciais e potenciais são melhores definidos quanto maior a amplitude dos valores da variável dependente. Em redes abióticas, o tamanho das redes é consideravelmente maior o que permite estruturalmente a presença de nós com grande números de conexões. Esses números elevados criam uma amplitude bastante grande entre o maior e menor grau da rede. Deste modo, caso haja uma distribuição linear em uma escala log-log ou a presença de truncamento, estes são facilmente distinguíveis. DUNNE (2006) demonstra que as redes tróficas estão, em ordem de grandeza, entre as menores redes reais identificadas (Figura 5.1).

Em redes abióticas, a explicação mais simples para o surgimento de uma topologia livre-de-escala se baseia no modelo de Albert-Barabási que inclui o crescimento contínuo e a ligação preferencial em nós mais conectados da rede. Entretanto, redes biológicas apresentam dinâmicas mais complexas. A adição de novos nós é equivalente a especiação prévia ou inclusão de alguma espécie por imigração na assembléia pré-existente. A perda de parceiros por extinção local ou global também pode ocorrer (THOMPSON, 1994). Além disto, o “ligamento preferencial” é altamente contestado por diversos autores em redes de interação biológicas, visto que o modelo é biologicamente irreal e pouco aplicável (MAY, 2006). Até onde se sabe, não existe até o momento qualquer modelo que explique o surgimento de uma topologia livre-de-escala em redes ecológicas bipartidas (DUNNE, 2009). A criação de modelos mais realistas que incorporem parâmetros biológicos e se ajustem aos dados empíricos ainda é tema de bastante debate na literatura atual (VÁZQUEZ et al, 2009).

Uma topologia livre-de-escala implica que existe um grande número de espécies mais “especialistas”, que interagem apenas com um ou poucos outros

pares. A frequência de espécies mais generalistas decresce em uma lei de potência quando o número de interações aumenta. Parece haver um limite no número de interações que poderia levar ao valor de truncamento observado. No caso do truncamento não estar presente, significa que a lei de potência pode descrever bem a topologia da rede possuindo uma “cauda curta”. Isto significa que a distribuição não se estende o suficiente para atingir um valor que limite o grau de generalismo levando ao truncamento, mesmo em comunidades ricas de espécies. Ao invés, muitas das interações são compostas por um ou dois pares de nós. Estes resultados corroboram com o grande número de interações par a par

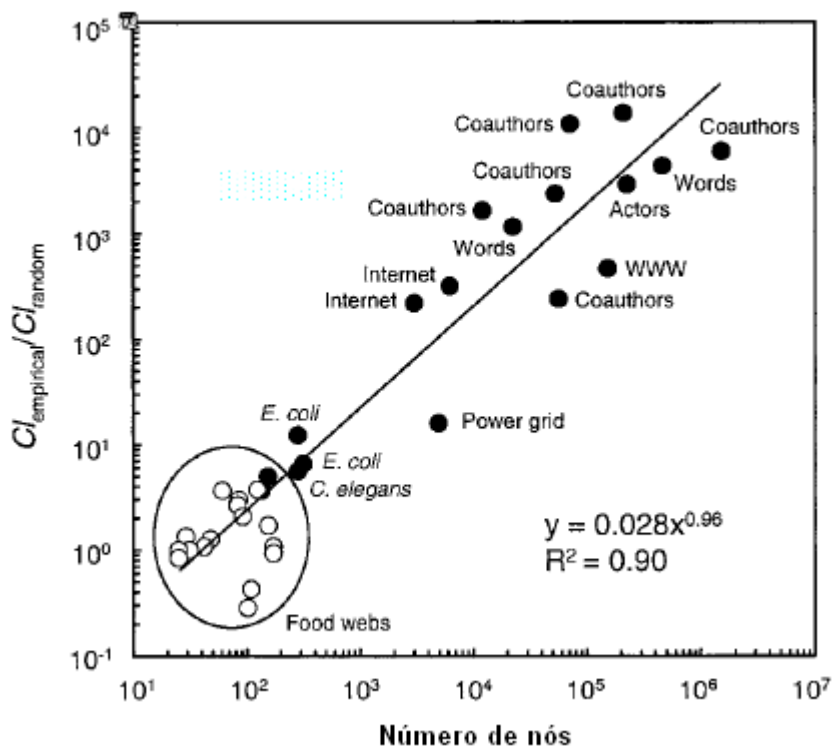


Figura 12 – Gráfico comparativo mostrando a diferença entre as ordens de grandeza entre redes tróficas (em branco), redes bióticas e abióticas (em preto). No eixo vertical está a razão entre o coeficientes de aglomeração empíricos pelo previsto por modelos nulos (DUNNE et al, 2006).

encontradas em outros trabalhos com parasitos (POULIN, 2007) Esta distribuição de grau característica é encontrada tanto para parasitos quanto hospedeiros, a despeito do habitat, táxons e outras características.

Em redes mutualísticas, três diferentes mecanismos foram propostos para explicar o padrão larga-escala, distinguido pelo truncamento nas distribuições de conectividade das redes. Diferenças na frequência de interação também parecem

originar uma distribuição truncada em redes de mutualismo. Ao incorporar dados quantitativos na formação de redes, VÁZQUEZ (2005) conseguiu reproduzir com maior proximidade as características observadas nestas redes – no caso, a presença de uma distribuição de grau truncada. Assume-se neste modelo que espécies que interagem com mais frequência possuem maior probabilidade de possuírem valores mais elevados de conectividade. No caso de parasitos, é preciso ter cuidado em extrapolar esta relação visto que em redes mutualísticas, as interações que ocorrem são efêmeras. Desta maneira, um mesmo indivíduo pode interagir diversas vezes, com vários organismos e de diferentes espécies. O mesmo não é estritamente válido em relação a parasitos – sabe-se que muitos endoparasitos passam o ciclo de vida em apenas um ou poucos indivíduos. Alguns ectoparasitos podem transitar por diferentes organismos ao longo de sua vida, porém este dado é difícil de ser quantificado e comparado. O modelo de Vázquez demonstra, porém, que variáveis quantitativas podem explicar de maneira simples a distribuição de grau truncada em redes bipartidas. Uma possível alternativa de modelo seria utilizar outras métricas quantificáveis e testar a sua proximidade com os dados empíricos, como por exemplo informações sobre a abundância ou prevalência das espécies (VÁZQUEZ et al, 2005). Por fim, o terceiro mecanismo proposto para explicação de truncamento nestas redes foi a desproporção da riqueza de espécies entre dois grupos (GUIMARÃES et al, 2007). Este outro modelo estocástico incorpora a diferente proporção de número de animais em planas observados em redes de mutualismo (BASCOMPTE et al, 2003). O crescimento contínuo da rede leva também a um padrão de larga-escala para estas redes. As redes de parasito também demonstram haver uma grande variação na proporção de parasito-hospedeiros. Desta maneira, é possível complementar esta explicação para as topologias observadas em nossas redes.

A ocorrência de “ligações proibidas” foram propostas por JORDANO et al (2003) para explicar características topológicas em redes mutualísticas. Estas ligações podem apresentar um papel ainda mais forte na estruturação de redes de parasito-hospedeiros. Por exemplo, sabe-se que diferenças no tamanho corporal afetam a riqueza e a possibilidade de colonização de ectoparasitos em pássaros e mamíferos (JOHNSON et al, 2005; BUSH & CLAYTON, 2006). Dependendo desta diferença, existe uma proporção de ligações dentro de uma matriz que não pode ser

realizada devido à incompatibilidade do tamanho corporal. Além disto, para que parasitos de qualquer táxon possam invadir com sucesso o corpo do hospedeiro ele deve ser capaz de superar as defesas imunológicas do organismo. Este fato restringe bastante a possibilidade de algum parasito muito generalista podendo explicar em parte o truncamento observado em nossas redes. Em outras palavras, restrições filogenéticas têm grande importância ao estruturar comunidades (JORDANO et al, 2003; MOUILLOT et al, 2008) determinando assim a sua topologia.

Existem possíveis conseqüências na formação de redes. Teria este padrão persistido porque ele é mais robusto ou leis de formação específicas também poderia levar a este padrão livre-de-escala? Sabe-se que uma topologia livre-de-escala é mais robusta a extinções de espécies casos estas sejam geradas aleatoriamente, garantindo mais estabilidade ao sistema (ALBERT & BARABÁSI, 2002). Em uma perspectiva evolutiva, possivelmente redes pouco estáveis e que não foram capazes de resistir pressões desestruturantes são menos aptas e menos propensas a persistir na natureza. Redes livre-de-escala englobam ambas as características e esta pode ser uma possível explicação para a sua presença constante em sistemas biológicos (WILLEBOORDSE, 2006). Redes de larga-escala demonstraram ser ainda mais robustas à extinção de espécies altamente conectadas, mais do que redes livre-de-escala (BASCOMPTE & JORDANO, 2006).

5.3 Aninhamento e compartimentalização

Em parasitos, o padrão aninhado pode ser encontrado quando espécies hospedeiras associadas a determinados parasitos são subgrupos específicos de associações progressivamente mais ricas (POULIN & VALTONEN, 2001). A mesma lógica vale inversamente para grupos de parasitos associados por hospedeiros. Ao se analisar o aninhamento, é importante definir se as métricas serão utilizadas para apenas um grupo de espécies ou para ambas ao mesmo tempo. Neste trabalho, avaliamos o aninhamento simultaneamente tanto em hospedeiros quanto parasitos. Embora o aninhamento seja um conceito relativamente bem desenvolvido e explorado em ecologia (ULRICH et al, 2009), ainda existe muito debate acerca de qual métrica melhor descreve o padrão do aninhamento dentro de redes. Desta forma, utilizaram-se duas métricas diferentes, de modo que poderemos fazer

comparações com trabalhos prévios e avaliar se existe concordância entre os resultados.

As redes de parasito-hospedeiro demonstraram possuir um baixo grau de aninhamento relativo de acordo com a temperatura. A diferença no nível de aninhamento relativo é bastante alta em relação a redes de mutualismo (BASCOMPTE et al, 2003) de modo que consideramos as redes investigadas pouco aninhadas. É importante ressaltar que a definição de aninhamento não pode ser vista como uma classificação dicotômica entre redes “aninhadas” e “não-aninhadas” (ALMEIDA-NETO et al, 2007). A medição de aninhamento em redes descreve um *continuum* de um aninhamento geral da rede em diferentes níveis (POULIN & GUÉGAN, 2000). Além disto, o aninhamento não é a única forma de organização possível em uma rede de interações. Distribuições aleatórias, de grupos não-inclusivos, modelos em xadrez ou de alto *turn-over* são apenas alguns exemplos de outras configurações possíveis (Figura 5.2) (ALMEIDA-NETO et al, 2007). A métrica de temperatura pode indicar com sucesso a existência de um aninhamento significativo em matrizes altamente aninhadas. Entretanto, quanto menores os valores encontrados, mais cuidado deve ser tomado ao se inferir padrões de acordo com esta métrica. Demonstrou-se que a temperatura possui tendências a erros do tipo 1, ao indicar a presença de aninhamento em redes que conceitualmente não deveriam apresentar aninhamento nenhum (ALMEIDA-NETO et al, 2008). Valores baixos ou negativos de N podem ainda indicar a presença de outras configurações (ALMEIDA-NETO et al, 2008).

O valor positivo para a métrica baseada em temperatura demonstra que as matrizes são ligeiramente mais organizadas que ao acaso. Tanto uma formação de rede aleatória (como previsto pelo Modelo Nulo 1), quanto a distribuição heterogênea de graus (previsto pelo Modelo Nulo 2) não são suficientes para explicar o nível de aninhamento encontrado nas redes. A diferença, ainda que muito pequena, entre os valores do modelo pode ser explicada pelo fato de que o MN1 pressupõe uma matriz formada inteiramente ao acaso. Como demonstrado anteriormente, a distribuição de graus da maioria das redes distancia-se de um padrão aleatório. O MN2 incorpora esta diferença, ao fixar o total marginal (grau de

cada espécie) durante as suas aleatorizações. Isto diminui o grau de aleatoriedade da rede mantendo mais aspectos da matriz original. Desta maneira, os valores relativos de aninhamento previsto pelo MN2 tendem a ser menores que o do MN1.

A hipótese de que as matrizes de parasito-hospedeiro não apresentam aninhamento significativo é corroborada pelas análises de NODF. Novamente, uma diferença significativa foi encontrada para o modelo nulo 1, demonstrando que seja qual for o nível de aninhamento da rede, este é diferente do esperado ao acaso. Por outro lado, os valores comparados entre o NODF medido e o NODF obtido pelo segundo modelo nulo não apresentam diferença significativamente estatística. Isto demonstra que mesmo um modelo estocástico simples, que incorpore apenas a diferença de distribuição de interações da rede, pode produzir níveis semelhantes de aninhamento em relação à rede original. Outra observação importante é que ao contrário da medida de temperatura, nem sempre o NODF apresentou valores de aninhamento maiores que o previsto pelos modelos nulos. Isto ocorreu em ambas as modelagens, indicando que na realidade, algumas redes podem ser mais “desorganizadas” do que esperado ao acaso.

Uma característica topológica intrínseca das nossas redes relacionada ao baixo nível de aninhamento é a sua baixíssima conectância. De fato, matrizes “pouco preenchidas” são mais difíceis de serem aninhadas. Críticas são feitas em relação à aplicação do modelo nulo 2 (de fixação dos valores de conectividade) em matrizes praticamente cheias ou praticamente vazias. Estas configurações levam a poucos possíveis rearranjos de matriz que possam conservar o grau total de todas as linhas e colunas (ULRICH et al, 2008). Contudo, ALMEIDA-NETO et al (2008) demonstra que existe uma relação positiva entre o preenchimento da matriz e o nível de aninhamento. Esta relação não se trata de um artefato analítico, e sim uma simples consequência do conceito de aninhamento (ALMEIDA-NETO et al, 2008).

Os nossos resultados vão contra o consenso geral da literatura de que redes de parasito são tão aninhadas quanto redes de mutualismo (BASCOMPTE & JORDANO, 2006). Porém, se as redes de parasito apresentam um grau de aninhamento tão pouco evidente, porque trabalhos anteriores acusaram a presença deste padrão neste tipo de interação? É preciso inicialmente distinguir entre

aninhamento em relação a parasito-hospedeiro em duas diferentes escalas. A maior parte dos estudos que relatam a presença de aninhamento é feita a nível populacional e de distribuição dos organismos dentro de uma única espécie de hospedeiro (LAFFERTY et al, 1994; JANOBY et al, 1995; POULIN & VALTONEN, 2001; BEHNKE et al, 2005). Também relata-se o aninhamento em relação à distribuição biogeográfica ao longo de diversos pontos de um mesmo rio (RASLEIGH, 2008). A outra escala relaciona-se a padrões de interação em diferentes espécies tanto de parasito quanto hospedeiros, isto é, à nível de comunidade. O trabalho de POULIN & VALTONEN (2001) afirma encontrar aninhamento significativo em algumas redes de parasito. Esta conclusão ao que parece é bastante precipitada, visto que um padrão considerado significativamente aninhado foi encontrado em apenas quatro de onze redes. Além disto, o número de espécies analisadas foi bastante baixo ($n = 21$) o que pode levar a vieses estatísticos na análise ou ainda não ser um padrão representativo da comunidade. O estudo de RASLEIGH (2008) também concluiu haver presença de aninhamento na relação de crustáceo-hospedeiros em relação a um modelo nulo equivalente ao MN2 do nosso trabalho pela métrica de temperatura. Entretanto, ao se normalizar os resultados de temperatura para tamanho da matriz e conectância, encontramos que o valor se encaixa no mesmo intervalo de dados que o encontrado para nossas redes pouco aninhadas.

Ao passo que as redes de parasito-hospedeiro não apresentaram um aninhamento significativo à nível de comunidade, encontrou-se uma estrutura dividida em diversos compartimentos diferentes. Padrão semelhante foi encontrado em interações simbióticas entre formigas e plantas (GUIMARÃES et al, 2007a). Entretanto, o número, frequência e tamanho de compartimentos variaram bastante de acordo com cada rede demonstrando grande heterogeneidade. Uma possível explicação para a existência deste padrão é o alto grau de intimidade nas associações entre estes grupos, de modo que a coevolução é caracterizada por interações recíprocas entre poucas espécies (GUIMARÃES et al, 2007a). Ainda assim, a compartimentalização não foi um resultado geral, visto que duas redes foram compostas por um único componente. Por outro lado as comunidades que apresentaram sub-redes possuíram notavelmente um componente maior que abriga a maior parte das espécies e quantidade de interações.

Nas sub-redes menores podemos supor que existe um alto grau de assimetria nas interações entre as espécies, embora não haja um padrão significativamente aninhado. VÁZQUEZ et al (2005) demonstrou que, assim como em redes de mutualismo, em redes de parasito-hospedeiro a assimetria é bastante conspícua e ocorre com uma frequência maior do que esperado ao acaso. Desta forma, especialistas interagem preferencialmente com generalistas, enquanto generalistas interagem tanto com outros generalistas quanto especialistas (VÁZQUEZ et al, 2004; VÁZQUEZ et al, 2005). Supondo que esta informação seja aplicável para as nossas sub-redes maiores, podemos inferir um padrão não discutido até então na literatura. Embora uma topologia aninhada em redes bipartidas leve a um nível de assimetria significativo nestas redes (BASCOMPTE et al, 2003; BASCOMPTE & JORDANO, 2006), o inverso não é necessariamente sempre verdadeiro. A existência de uma assimetria pode ocorrer independentemente de um padrão aninhado. Considera-se que somente este padrão já possa conferir robustez ao sistema (VÁZQUEZ et al, 2004), contribuindo para a existência dos compartimentos maiores. Entretanto, é provável que redes assimétricas aninhadas e não aninhadas possuam diferenças em relação ao grau de tolerância destas redes a perda de espécies. Esta diferença só pode ser avaliada através da aplicação de modelos específicos que comparem estatisticamente diferenças na robustez destas redes. Resultados destas análises podem ainda nos ajudar a distinguir de maneira independente qual o papel do aninhamento e da assimetria na tolerância de espécies e de comunidades a perda progressiva de espécies.

Os nossos resultados corroboram o alto grau de especificidade e intimidade esperado para interações entre parasito-hospedeiro (ROHDE et al, 1998). A existência de compartimentos menores demonstra haver um alto grau de especialização destas espécies. Ao contrário de como é encontrado para redes mutualísticas, interações de especialista-especialistas se mostraram relativamente comuns (THEBAULT & FONTAINE, 2008). Até mesmo espécies ectoparasitas e com relativa capacidade de dispersão demonstram haver alta especificidade com o hospedeiro (DICK & PATTERSON, 2007). A presença de diversas interações par-a-par indica uma determinada simetria em parte das interações parasito-hospedeiro. Nenhum modelo de rede ecológica até o momento pressupõe a existência de tantos compartimentos isolados, o que nos indica que esta segregação não se trata de

algum evento esperado ao acaso. Ao que tudo indica parece existir uma tendência a dispersão destas espécies, e não um padrão mais organizado como por exemplo o aninhamento. A existência de sub-redes isoladas ainda possui conseqüências importantes para processos coevolutivos atuando sobre estas redes. Por não haver um caminho direto de interação entre estas redes, efeitos evolutivos que ocorrem em determinada rede não se propagam para alguma outra sub-rede isolada (GUIMARÃES et al, 2007a). Efeitos em cascata são pouco prováveis de se propagarem entre estas diferentes redes (GUIMARÃES et al, 2007a). Desta forma, as sub-redes podem demonstrar uma dinâmica evolutiva independente e única.

5.4 Considerações finais:

Esta é a primeira investigação aprofundada e a mais completa descrição sobre redes de parasito-hospedeiro já feita até o momento. Esperamos que este estudo ajude a contribuir para um melhor entendimento do papel ecológico de parasitos em redes tróficas e também estimule abordagens de redes e busca de padrões macroecológicos para outras comunidades e grupos de parasitos.

A existência de resultados congruentes como uma topologia livre-de-escala e larga-escala, ausência de aninhamento significativo e redes altamente compartimentalizadas para uma variedade de comunidades fortalece o argumento de que possa existir um padrão geral para interações de parasito-hospedeiros tanto quanto ocorre para outras redes bióticas e abióticas. Demonstramos nitidamente que é possível sim encontrarmos padrões em macro-escala para a ecologia de comunidades de parasitos (POULIN, 2007). Entretanto, quando nós amplificamos a resolução de detalhes uma textura mais heterogênea surge destas redes. Esta heterogeneidade na complexidade não foi demonstrada para outras interações bióticas como predador-presa, redes, redes mutualísticas e de parasitóide-hospedeiros (DUNNE et al, 2009). Isto apenas nos demonstra que existe uma jornada bem mais desafiadora para compreender as conseqüências dos padrões de interações em redes ecológicas. Não obstante, estes resultados são em si altamente informativos, pois acusam a existência de fatores mais específicos a diversos táxons que podem estar gerando esta heterogeneidade (POULIN, 2007). Outras características como a abundância de espécies, características geográficas locais e

variação temporal são também importantes para os processos que moldam as estruturas de redes de parasitos (POULIN, 2007). Nós complementamos esta explicação ao considerar que histórias evolutivas, relações filogenéticas e alta demanda de especificidade são também importantes para a determinação da estrutura das redes de parasito-hospedeiro.

Uma compreensão mais aprofundada sobre este tema é de extrema importância, dado a sua ubiquidade e grande influência na dinâmica de ecossistemas (LAFFERTY et al, 2008; DUNNE et al, 2009). Ao mesmo tempo em que existem poucos estudos sobre a topologia da interação entre parasito-hospedeiros e padrões de dinâmica publicados, existe possivelmente uma grande variedade de características estruturais e dinâmicas ainda a serem revelados em investigações de redes de parasitos.

6. CONCLUSÕES

- As redes de interação parasito-hospedeiro apresentaram características topológicas em comum apesar da heterogeneidade de táxons, ambientes e localidades, o que indica haver padrões gerais para comunidades de parasitos.
- Topologias livre-de-escala e de larga-escala foram encontradas para a maior parte das redes, embora na maior parte dos casos seja difícil discriminar entre os melhores ajustes.
- As redes não foram consideradas significativamente aninhadas em relação aos modelos testados.
- As redes apresentaram um número variado de compartimentos isolados, sendo caracterizada principalmente por uma sub-rede maior e diversas outras menores.
- As redes de parasito-hospedeiro apresentam semelhanças com redes mutualística em relação às distribuições de grau, porém diferem pela ausência de aninhamento significativo e presença de compartimentalização.
- A história evolutiva e restrições filogenéticas podem apresentar um importante papel para a estruturação destas redes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁICAS

- AKAIKE, H. A new look at the statistical model identification. **IEEE Transactions on Automatic Control**, v. 19, p. 716–723, 1974.
- ALBERT, R.; A.L. BARABÁSI. Statistical mechanics of complex networks. **Reviews of Modern Physics**. v.74, p. 47–97, 2002.
- ALBERT, R.; JEONG, H.; BARABASI, A. L.. Error and attack tolerance of complex networks. **Nature**, v. 406, p. 378–82, 2000.
- ALEXANDERSON, G. Euler and Königsberg's bridges: a historical view. **Bulletin of the American Mathematical Society**. v. 43, p.567, 2006.
- ALLESINA, S., ALONSO D., PASCUAL, M. A general model for food web structure. **Science**. v. 320, p. 658-661, 2008.
- ALLESINA, S.; BODINI, A.; BONDAVALLI, C. Secondary extinctions in ecological networks: bottlenecks unveiled. **Ecological Modelling**, v. 194, p. 150-161, 2006.
- ALMEIDA-NETO M.; GUIMARÃES P.R.; GUIMARÃES JR. P.R.; LOYOLA R.D.; ULRICH W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. **Oikos**. v.117, p.1227-1239, 2008.
- ALMEIDA-NETO, M.; GUIMARÃES, P.R.; LEWINSOHN, T.M. On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness, **Oikos**. v.116, p.716-722, 2007.
- AMARAL, L. A. N.; SCALA, A.; BARTHÉLÉMY, M.; STANLEY, H. E. Classes of small-world networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 97, p. 11149–11152, 2000.
- AMUNDSEN P-A.; LAFFERTY, K. D.; KNUDSEN, R.; PRIMICERIO, R.; KLEMETSEN, A.; KURIS, A. M. Food web topology and parasites in the pelagic zone of a subarctic lake. **Journal of Animal Ecology**, v. 78, n. 3, p. 563-572, 2009.
- AMUNDSEN, P.A.; LAFFERTY, K.D.; KNUDSEN, R.; PRIMICERIO, R.; KLEMETSEN, A.; JURIS, A.M. Food web topology and parasites in the pelagic zone of a subarctic lake. **Journal of Animal Ecology**. v.78, p.563–572, 2009.
- ATMAR, W. & PATTERSON, B.D. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. **Oecologia**. v.96, p.373-382, 1993.
- BARABÁSI, A. L. & ALBERT, R. Emergence of scaling in random networks. **Science**, v. 286, p. 509-512, 1999.

BARABÁSI, A. L. BONABEAU, E. Scale Free-Networks. **Science**, v. 288, p. 50-59, 2003.

BARABÁSI, A.L. **Linked: How Everything is Connected to Everything Else and What It Means for Business, Science, and Everyday Life**. Nova York. Plume. 2003.

BARABÁSI, A.L.; ALBERT, R.; JEONG, H. Scale-free characteristics of random networks: the topology of the world-wide web. **Physica A**. v. 281, p. 69-77, 2000.

BASCOMPTE, J. & JORDANO, P. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**. v. 38, p. 567-593, 2007.

BASCOMPTE, J. Networks in ecology. **Basic and Applied Ecology**, v. 8, n. 6, p. 485-490, 2007.

BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 38, p. 567-593, 2007.

BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIÁN, C. J.; OLESEN, J. M. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v. 100, p. 9383-9387, 2003.

BASTOLLA, U.; FORTUNA M.A.; PASCUAL-GARCIA, A.; FERRERA, A.; LUQUE, B.; BASCOMPTE, J. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. **Nature** v. 458, p. 1018-1020, 2009

BATAGELJ V. & MRVAR A. Pajek - Analysis and Visualization of Large Networks. In: JÜNGER, M. & MUTZEL, P. **Graph Drawing Software**. Berlin: Springer. p. 77-103, 2003.

BECKERMAN, A. P. & PETCHHEY, O. L. Infectious food webs. **Journal of Animal Ecology**. v. 78, p.493–496, 2009.

BEHNKE, J.M.; GILBERT F. S.; ABU-MADI M. A.; LEWIS J. W. Do the helminth parasites of wood mice interact? **Journal of Animal Ecology**, v. 74, p. 982–993, 2005.

BELL, G. The evolution of trophic structure. **Heredity**, v. 99, p. 494-505, 2007.

BERLOW, E.L. ; DUNNE, J.A. ; MARTINEZ N.D. ; STARK, P.B. ; WILLIAMS, R.J. ; BROSE, U. Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**. v. 106, p. 187-191, 2009.

BLÜTHGEN, N.; FRÜND, J.; VÁZQUEZ, D.P.; MENZEL, F. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? **Ecology**. v. 89, p. 3387-3399, 2008.

BOCCALETTI, S.; LATORA, V.; MORENO, Y.; CHAVEZ, M.; AND HWANGA, D.-U. Complex networks: Structure and dynamics. **Physics Reports**. v.424, p.175–308, 2006.

BORIS R. KRASNOV, B.R.; KORALLO-VINARSKAYA, N.P.; MOUILLOT, D.; POULIN, R. Inferring associations among parasitic gamasid mites from census data. **Oecologia**. v. 160, p.175–185, 2009.

BURGOS, E.; CEVA, H.; PERAZZO, R.P.J.; DEVOTO, M.; MEDAN, D.; ZIMMERMANN, M.; DELBUE, A.M. Why nestedness in mutualistic networks? **Journal of Theoretical Biology**. v.249, p.307-313, 2007.

BURNHAM, K.P.; ANDERSON, D.R. **Model Selection and Inference – A Practical Information Theoretic Approach**. Springer-verlag. Nova York. 1998.

BURNS, K. C. Network properties of an epiphytic metacommunity. **Journal of Ecology**. v.95, p.1142-1141, 2007.

BUSH, S.E. & CLAYTON, D.H. The Role of Body Size in Host Specificity: Reciprocal Transfer Experiments with Feather Lice. *Evolution*. v.60, p. 2158–2167, 2006.

BUTTS, C.T. SNA: Tools for Social Network Analysis. **R package version 2.0-1**. Disponível em: <<http://CRAN.R-project.org/package=sna>> acessado em 1 de dezembro de 2009. 2009.

BYERS, J. Including parasites in food webs. **Trends in Parasitology**. v. 25, p.55-57, 2008.

CATTIN M-F.; BERSIER L-F.; BANAŠEK-RICHTER C.; BALTENSBERGER M.; GABRIEL J-P. Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. **Nature**. v.427, p.835–839, 2004.

CATTIN, M.F.; BERSIER, L.F.; BANAŠEK-RICHTER, C.; BALTENSBERGER, R.; GABRIEL, J.P. Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. **Nature**. v. 427, p.835-839. 2004.

CHEN, H.W.; LIU, H.C.; DAVIS, A.J.; JORDÁN, F.; HWANG M.J.; SHAO K.T. Network position of hosts in food webs and their parasite diversity. **Oikos**, v. 117, p. 1847-1855, 2008.

CHRISTIAN R.R. & LUCZKOVICH, J.J. Organizing and understanding a winter's seagrass foodweb network through effective trophic levels. **Ecological Modelling**. v.117, p.99-124, 1999.

COHEN J.E. **Food Webs and Niche Space**. Princeton University Press, New Jersey. 1978.

COHEN, J.E. & NEWMAN, C.M. A stochastic theory of community food webs: I. Models and aggregated data. **Proceedings of the Royal Society of London B**. v. 224, p.421-448, 1985.

DAVIDSON E.H.; RAST J.P.; OLIVERI P.; RANSICK A.; CALESTANI C.; YUH C.H.; MINOKAWA T.; AMORE G.; HINMAN V.; ARENAS-MENA C. A genomic regulatory network for development. **Science**. v.295, p.1669-1678, 2002.

DEMEEÛS, T. & RENAUD, F. Parasites within the new phylogeny of eukaryotes. **Trends in Parasitology**. v.18, p.247–251, 2002.

DICK, C. W.; PATTERSON, B. D. Against all odds Explaining high host specificity in dispersal-prone parasites. **International Journal for Parasitology**, v. 37, p. 871–876, 2007.

DIRZO R. & MIRANDA, A. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity. **Conservation Biology**. v.4 p.444–447, 1990.

DORMANN, C. F.; FRÜND, J.; BLÜTHGEN, N.; GRUBER, B. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. **The Open Ecology Journal**, v. 2, p. 7-24, 2009.

DUNN, R.R.; HARRIS,N.C.; COLWELL, R.K.; KOH, L.P; SODHI, N.S. The sixth mass coextinction: are most endangered species parasites and mutualists? **Proceedings of the Royal Society B**. v.279, p. 3037-3045, 2009.

DUNNE J.A. The network structure of food webs. In: PASCUAL, M.; DUNNE, J.A. **Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs**. New York: Oxford University Press, p.27–86, 2006.

DUNNE, J. A.; WILLIAMS, R. J.; MARTINEZ, N. D. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**. v. 99, p. 12917–12922, 2002a.

DUNNE, J. A.; WILLIAMS, R. J.; MARTINEZ, N. D. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. **Ecology Letters**, v. 5, p. 558–567, 2002b.

DUNNE, J.A. & WILLIAMS, R.J. Cascading extinctions and community collapse in model food webs. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**. v.364, p.1711-1723, 2009.

DUNNE, J.A. **Encyclopedia of Complexity and Systems Science**. Springer, New York. p. 3661-3682. 2009

DUPONT, Y. L.; HANSEN, D. M.; OLESEN, J. M. Structure of a plant-flower-visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. **Ecography**, v. 26, n. 3, p. 301-310, 2003.

EGERTON, F.N. Understanding food chains and food webs. **Bulletin of the Ecological Society of America**. v.88, p.50-69, 2007.

ELTON C.S. **Animal Ecology**. Sidgwick and Jackson, London. 1927.

ERDÖS, P. & RÉNYI, A. On Random Graphs. **Publicationes Mathematicae**, v. 6, p. 290-297, 1959.

FORTUNA, M.A. & BASCOMPTE J. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. **Ecology Letters**. v.9, p.281–286, 2006.

GILBERT, A. J. Connectance indicates the robustness of food webs when subjected to species loss. **Ecological Indicators**, v. 9, n. 1, p. 72-80, 2008.

GOLDWASSER, L.; ROUGHGARDEN, J. A. Construction and Analysis of a Large Caribbean Food Web. **Ecology**, v. 74, n. 4, p. 1216–1233, 1993.

GOTELLI, N. J. Null model analysis of species co-occurrence patterns. **Ecology**. v.81, p. 2606-2621, 2000.

GREEN J.L.; HASTINGS A.; ARZBERGER P.; AYALA F.; COTTINGHAM K.L.; CUDDINGTON K.; DAVIS F.; DUNNE J.A.; FORTIN M-J.; GERBER L.; NEUBERT, M. Complexity in ecology and conservation: mathematical, statistical, and computational challenges. **Bioscience**. v.55, p.501-510, 2005.

GUIMARÃES, P. R. & P. GUIMARÃES. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. **Environmental Modelling and Software**. v.21, p.1512-1513, 2006.

GUIMARÃES, P. R.; MACHADO, G.; AGUIAR, M. A. M.; JORDANO, P.; BASCOMPTE, J.; PINHEIRO, A.; REIS, S. F. Build-up mechanisms determining the topology of mutualistic networks. **Journal of Theoretical Biology**, v. 249, n. 2, p. 181-189, 2007.

GUIMARÃES, P. R.; RICO-GRAY JR, V.; REIS, S. F.; THOMPSON, J. N. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. **Proceedings of the Royal Society**, v. 273, p. 2041-2047, 2006.

GUIMARÃES, P. R.; SAZIMA, C.; DOS REIS, S. F.; SAZIMA, I. The nested structure of marine cleaning symbiosis: is it like flowers and bees? **Biology Letters**. v.3, p.51-54, 2007a.

GUIMARÃES, P. R.; RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P. S.; IZZO, T. J.; DOS REIS, S. F.; THOMPSON, J.N. Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. **Current Biology**. v. 17, p. 1797-1803. 2007b.

HENNEMAN, M.L.; MEMMOTT, J. Infiltration of Hawaiian community by introduced biological control agents. **Science**, v. 293, p. 1314–1316, 2001.

HERNANDEZ, A. D.; SUKHDEO, M. V. K. Parasites alter the topology of a stream food web across seasons. **Oecologia**, v. 156, p.613-624, 2008.

HUXHAM, M.; RAFFAELLI, D. Parasites and Food-Web Patterns. **Journal of Animal Ecology**, v. 64, p.168-176, 1995.

INGS, T.C.; MONTOYA, J.M.; BASCOMPTE, J.; BLÜTHGEN, N.; BROWN, L.; DORMANN, C.F.; EDWARDS, F.; FIGUERO, D.; JACOBS, U.; JONES, J.I.; LAURIDSEN, R.B.; LEDGER, M.E.; LEWIS, H.M.; OLESEN, J.M.; VAN VENN, F.J.F.; WARREN, P.H.; WOODWARD, G. Ecological Networks – Beyond Food Webs. **Journal of Animal Ecology**. v.78, p.253–269, 2009.

IVES A.; GODFRAY, H. Phylogenetic analysis of trophic associations. **American Naturalist**. v.168, p.1-14, 2006.

JANOVY, J.; CLOPTON R. E.; CLOPTON, D. A.; SNYDER, S. D.; EFTING, A.; KREBS, L. Species density distributions as null models for ecologically significant interactions of parasite species in an assemblage. **Ecological Modelling**, v. 77, p. 189–196, 1995.

JEONG, H.; MASON, S.P.; BARABÁSI, A.L.; OLTVAI, Z.N. Lethality and centrality in protein networks. **Nature**. v.411, p.41-42. 2001.

JOHNSON, K.P.; BUSH, S.E.; CLAYTON, D.H. Correlated Evolution of Host and Parasite Body Size: Tests of Harrison's Rule Using Bird and Lice. **Evolution**. v.59, p. 1744–1753, 2005.

JORDÁN, F.; OKEY, T. A.; BAUER, B.; LIBRALATO, S. Identifying important species: Linking structure and function in ecological networks. **Ecological Modelling**, v. 216, n. 1, p. 75-80, 2008.

JORDANO P. Fruits and frugivory. In: FENNER, M. **Seeds: The Ecology of Regeneration in Natural Plant Communities**. Wallingford, UK: Commonw. Agric. Bur. Int. p.125–166, 2000.

JORDANO P. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. **American Naturalist**. v.129, p.657–677, 1987.

JORDANO, P.; BASCOMPTE, J.; OLESEN. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. **Ecology Letters**, v. 6, p.69-81, 2003.

KALLIMANISA, A.S.; PETANIDOU, T.; TZANOPOULOS, J.; PANTIS, J.D.; SGARDELIS, S.P. Do plant-pollinator interaction networks result from stochastic processes? **Ecological Modeling**. v.220, p.684–693, 2009.

KOH, L. P.; DUNN, R. R.; SODHI, N. S.; COLWELL, R. K.; PROCTOR, H. C.; SMITH, V. S. Species coextinctions and the biodiversity crisis. **Science**, v. 305, p. 1632–1634, 2004.

KRASNOV B.R.; SHENBROT G.I.; KHOKHLOVA I.S.; DEGEN A.A. Flea species richness and parameters of host body, host geography and host “milieu”. **Journal of Animal Ecology**. v.73, p.1121–1128, 2004.

KRASNOV, B.R.; VINARSKI, M.V.; KORALLO-VINARSKAYA, N.P.; MOUILLOT, D.; POULIN, R. Inferring associations among parasitic gamasid mites from census data **Oecologia**. v.160, p.175–185, 2009.

KURIS, A. M.; HECHINGER, R. F.; SHAW, J. C.; WHITNEY, K. L.; AGUIRRE-MACEDO, L.; BOCH, C. A.; DOBSON, A. P.; DUNHAM, E. J.; FREDENSBORG, B. L.; HUSPENI, T. C.; LORDA, J.; MABABA, L.; MANCINI, F. T.; MORA, A. B.; PICKERING, M.; TALHOUK, N. L.; TORCHIN, N. E.; LAFFERTY, K. D. Ecosystem energetic implications of parasite and free-living biomass in three estuaries. **Nature**, v. 454, p. 515-518, 2008.

LAFFERTY, K. D. Ecosystem consequences of fish parasites. **Journal of Fish Biology**, v. 73, p. 2083–2093, 2008.

LAFFERTY, K. D.; ALLESINA, S.; ARIM, M.; BRIGGS, C. J.; LEO, G.; DOBSON, A. P.; DUNNE, J. A.; JOHNSON, P. T. J.; KURIS, A. M.; MARCOGLIESE, D. J.; MARTINEZ, N. D.; MEMMOTT, J.; MARQUET, P. A.; MCLAUGHLIN, J. P.; MORDECAI, E. A.; PASCUAL, M.; POULIN, R.; THIELTGES, D. W. Parasites in food webs: the ultimate missing links. **Ecology Letters**, v. 11, p. 533-546, 2008.

LAFFERTY, K. D.; DOBSON, A.P.; KURIS, A.M. Parasites dominate food web links. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**. v.103, p.11211-11216, 2006.

LAFFERTY, K. D.; SAMMOND, D. T.; KURIS, A. M. Analysis of larval trematode communities. **Ecology**, v. 75, p. 2275–2285, 1994.

LAFFERTY, K.D., HECHINGER, R.F., SHAW, J.C., WHITNEY, K.L. & KURIS, A.M. Food webs and parasites in a salt marsh ecosystem. In: COLLINGE, S. & RAY, C. **Disease Ecology: Community Structure and Pathogen Dynamics**. Oxford: Oxford University Press. p.119–134, 2006.

LEWINSOHN T.M.; PRADO P.I.; JORDANO P.; BASCOMPTE J.; OLESEN J.M. Structure in plant-animal interaction assemblages. **Oikos**. v.113, p.174–84, 2006.

LILJEROS, F.; EDLING, C. R.; AMARAL, L. A. N.; STANLEY, H. E.; ABERG, Y. The Web of Human Sexual Contacts. **Nature**. v.411, p.907-908, 2001.

LINDEMAN, R.L. The trophic-dynamic aspect of ecology. **Ecology**. v.23, p.399-418, 1942.

LINDENFORS, P.; NUNN, C. L.; JONES, K. E.; CUNNINGHAM, A. A.; SECHREST, W.; GITTLEMAN, J. L. Parasite species richness in carnivores effects of host body mass, latitude, geographical range and population density. **Global ecology and biogeography**, v. 16, n 4, p. 496-509, 2007.

LINK, J. Does food web theory work for marine ecosystems? **Marine Ecology Progress Series**, v. 230, p. 1–9, 2002.

LUQUE, J.L. & POULIN, R. Linking ecology with parasite diversity in Neotropical fishes. **Journal of Fish Biology**. v.72, p.189–204, 2008.

LUQUE, J. L.; POULIN, R. Metazoan parasite species richness in Neotropical fishes : hotspots and the geography of biodiversity. **Parasitology**, v. 134, n. 6, p. 865-878, 2007.

LUSCOMBE, N. M.; BABU, M. M.; YU, H. Y.; SNYDER, M.; TEICHMANN, S. A.; GERSTEIN, M. Genomic analysis of regulatory network dynamics reveals large topological changes. **Nature**. v.431, p.308-312, 2004.

MARCOGLIESE, D. J. Food webs and the transmission of parasites to marine fish. **Parasitology**, v. 124, n. 7, p. 83-99, 2002.

MARCOGLIESE, D.J. & CONE, D.K. Food webs: a plea for parasites. **Trends in Ecology and Evolution**. v.12, p.320–325, 1997.

MARGALEF, R. Networks in ecology. In: M. HIGASHI, & T. P. BURNS. **Theoretical studies of ecosystems – The network perspective**. Cambridge: Cambridge University Press, p.41–57, 1991.

MARTINEZ, N. D. Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web. **Ecology Monographs**, v. 61, p. 367–392, 1991.

MAY, R. M. **Stability and Complexity in Model Ecosystems**. Princeton: Princeton University Press, 1973.

MAY, R.M. Network structure and the biology of populations. **Trends in Ecology and Evolution**. v.21, p. 394-340, 2006.

MCCANN, K.; HASTINGS, A.; HUXEL, G. R. Weak trophic interactions and the balance of nature. **Nature**, v. 395, p. 794–798, 1998.

MEMMOTT, J., GODFRAY, H. C. J. & GAULD, I. D. The structure of a tropical host–parasitoid community. **Journal of Animal Ecology**. v.63, p.521–540, 1994.

MEMMOTT, J.; ALONSO, D.; BERLOW, E.L.; DOBSON, A.; DUNNE, J.A.; SOLÉ, R.; WEITZ, J. Biodiversity loss and ecological network structure. In: PASCUAL M. & DUNNE J.A. **Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs**. New York: Oxford University Press. p. 325–347, 2006.

- MEMMOTT, J.; MARTINEZ, N. D.; COHEN, J. E. Predators, parasitoids and pathogens: species richness, trophic generality and body sizes in a natural food web. **Journal of Animal Ecology**, v. 69, p. 1–15, 2000.
- MEMMOTT, J.; WASER, N. M.; PRICE, M.V. Tolerance of pollination networks to species extinctions. **Proc. Biol. Sci**, v. 271, p. 2605–2611, 2004.
- MONTOYA J.M. & SOLÉ R.V. Small world patterns in food webs. **Journal of Theoretical Biology**. v.214, p.405–412, 2002.
- MONTOYA, J. M.; SOLÉ, R. V. Topological properties of food webs: from real data to community assembly models. **Oikos**, v. 102, p. 614-622, 2003.
- MOORE J.C.; BERLOW E.L.; COLEMAN D.C.; DE RUITER P.C.; DONG Q.; HASTINGS A.; COLLIN J.N.; MCCANN K.S.; MELVILLE K.; MORIN P.J.; NADELHOFFER K.; ROSEMOND A.D.; POST D.M.; SABO J.L.; SCOW K.M.; VANNI M.J.; WALL D.H. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. **Ecology Letters**. v.7, p.584–600, 2004.
- MOUILLOT, D.; KRASNOV, B. R.; SHENBROT, G. I.; POULIN, R. Connectance and parasite diet breadth in flea-mammal webs. **Ecography**, v. 31, n. 1, p. 16-20, 2007.
- MUELLER, C. B.; GODFRAY, H. C. J. Indirect interactions in aphid-parasitoid communities. **Res Popul Ecol**, v. 41, n. 1, p. 93-106, 1999.
- MURAKAMI, M.; HIRAO, T.; KASEI, A. Effects of habitat configuration on host–parasitoid food web structure . **Ecological Research**, v. 23, n. 6, p. 1039-1049, 2008
- NEWMAN, M. E. J. Scientific collaboration networks. I. Network construction and fundamental results. **Physical Review E**, v. 64, p. 1-8, 2001b.
- NEWMAN, M. E. J. Scientific collaboration networks. II. Shortest paths, weighted networks, and centrality. **Physical Review E**, v. 64, p. 1-7, 2001c.
- NEWMAN, M. E. J. The structure of scientific collaboration networks, **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**. v. 98, p. 404-409, 2001a.
- NIELSEN, A.; BASCOMPTE, J. Ecological networks, nestedness and sampling effort. **Journal of Ecology**. v. 95, p. 1134-1141, 2007.
- ODUM, E. **Fundamentals of Ecology**. Philadelphia: W. B. Saunders Company, 1953.
- OLLERTON, J.; JOHNSON, S. D.; CRANMER, L.; KELLIE, S. The pollination ecology of an assemblage of grassland asclepiads in South Africa. **Annals of Botany**, v. 92, p. 807-834, 2003.

PANIAGUA, M.R.; MEDIANERO, E.; LEWIS, O.T. Structure and vertical stratification of plant galler – parasitoid food webs in two tropical forests. **Ecological Entomology** v.34, p.310-320, 2009.

PEDERSEN, A. B.; FENTON, A. Emphasizing the ecology in parasite community ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 22, n. 3, p. 133-139, 2007.

PIMM, S.L. **Food Webs**. Chapman and Hall, London. Reprinted in 2002 as a 2nd edition by University of Chicago Press. 1982.

POLIS, G.A. Complex desert food webs: an empirical critique of food web theory. **American Naturalist**. v.138, p.123–155, 1991.

POULIN R.; VALTONEN E.T. Nested assemblages resulting from host size variation: the case of endoparasite communities in fish hosts. **Internacional Journal of Parasitology**. v.31, p.1194–1204, 2001.

POULIN, R & MORAND, S. In: **Parasite Biodiversity**. Washington DC: Smithsonian Institution Scholarly Press. 2004.

POULIN, R. & GUÉGAN, J.-F. Nestedness, anti-nestedness, and the relationship between prevalence and intensity in ectoparasite assemblages of marine fish: a spatial model of species coexistence. **Internacional Journal of Parasitology**. v.30, p.1147-1152, 2000.

POULIN, R. Are there general laws in parasite ecology? **Parasitology**, v. 134, p. 763-776, 2007.

POULIN, R. The structure of parasite communities in fish hosts: ecology meets geography and climate. **Parassitologia**, v. 49, n. 3, p. 169-172, 2007b.

POULIN, R.; MORAND, S. **Parasite Biodiversity**. Washington: Smithsonian Institution Press, 2004.

PRICE, P.W. **Evolutionary Biology of Parasites**. Princeton University Press, Princeton. 1980.

PROULX, S. R.; PROMISLOW, D. E. L.; PHILLIPS, P. C. Network thinking in ecology and Evolution. **Trends in Ecology and Evolution**. v. 20, n. 6, p. 345-353, 2005.

RASHLEIGH, B. Nestedness in riverine mussel communities: patterns across sites and fish hosts. **Ecography**. v.31, p.612-619, 2008.

RAVASZ, E.; SOMERA, A. L.; MONGRU, D. A.; OLTVAI, Z. N.; BARABÁSI, A.L. Hierarchical organization of modularity in metabolic networks. **Science**. v.297, p.1551-1555, 2002.

ROHDE, K. **Ecology of Marine Parasites**. St. Lucia: University of Queensland Press. 1982.

ROHDE, K.; WORTHEN, W.B.; HEAP, M.; HUGUENY, B.; GUÉGAN, J.-F. Nestedness in assemblages of metazoan ecto- and endoparasites of marine fish. **Internacional Journal of Parasitology**. v.28, p.543-549, 1998.

SAAVEDRA, S.; REED-TSOCHAS, F.; UZZI, B. A simple model of bipartite cooperation for ecological and organizational networks. **Nature**. v. 457, p. 463-466, 2009.

STOUFFER D.B.; CAMACHO J.; GUIMERA R.; NG, C.A.; AMARAL L.A.N. Quantitative patterns in the structure of model and empirical food webs. **Ecology**. v.86, p.1301–1311, 2005.

STROGATZ, S. H. Exploring complex networks. **Nature**. v. 410, p. 268–276, 2001.

THEBAULT, E.; FONTAINE, C. Does asymmetric specialization differ between mutualistic and trophic networks? **Oikos**. v. 117, p. 555-563, 2008.

THOMPSON, J.V. **The Coevolutionary Process**. Chicago: Univ. of Chicago Press. 1994.

THOMPSON, R.M.; MOURITSEN, K.N.; POULIN, R. Importance of parasites and their life cycle characteristics in determining the structure of a large marine food web. **Journal of Animal Ecology**. v.74, p.77-85, 2005.

TYLIANAKIS, J. M.; TSCHARNTKE, T.; LEWIS, O. T. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. **Nature**, v. 445, p. 202–205, 2007.

ULRICH, W. & GOTELLI, N. J. Null model analysis of species nestedness patterns. **Ecology**. v.88, p.1824-1831, 2007.

ULRICH, W.; M. ALMEIDA-NETO.; GOTELLI, N.J.; A consumer's guide to nestedness analysis. **Oikos**. v.118, p. 3-17, 2009.

VACHER, C.; PIOU, D.; DESPREZ-LOUSTAU, M-L. Architecture of an antagonistic tree/fungus network: the asymmetric influence of past evolutionary history. **Public Library of Science One**. v.3, p.1740, 2008.

VALTONEN, E.T.; PULKKINEN, K.; POULIN, R.; JULKUNEN, M.; The structure of parasite component communities in brackish water fishes of the northeastern Baltic Sea. **Parasitology**. v.122, p.471-481, 2001.

VAN VEEN, F. J. F.; MURRELL, D. J. A simple explanation for universal scaling relations in food webs. **Ecology**. v. 86, p. 3258-3263, 2005.

VÁZQUEZ D,P. Degree distribution in plant-animal mutualistic networks: forbidden links or random interactions? **Oikos**. v.108, p.421-26, 2005.

VÁZQUEZ, D. P.; AIZEN, M. A. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. **Ecology**. v. 85, p.1251-1257, 2004.

- VÁZQUEZ, D. P.; BLÜTHGEN, N.; CAGNOLO, L.; CHACOFF, N. P. Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. **Annals of Botany**, v. 103, n. 9, p. 1445-1457, 2009.
- VÁZQUEZ, D.P.; CHACOFF, N.; CAGNOLO L. Evaluating multiple determinants of the structure of mutualistic networks. **Ecology**. v.90, p.2039-2046, 2009.
- VERA-LICONA, P.; LAUBENBACHER, R. Inference of ecological interaction networks. **Annales Zoologici Fennici**. v. 45, p. 459-464, 2008.
- VITONE, N. D.; ALTIZER, S.; NUNN, C. L. Body size, diet and sociality influence the species richness of parasitic worms in anthropoid primates. **Evolutionary Ecology Research**, v. 6, p. 183–199, 2004.
- WAGNER, A. & D. FELL. The Small World Inside Large Metabolic Networks. Working Papers 00-07-041. **Santa Fe Institute**. 2000.
- WASSERMAN, S. & K. FAUST. **Social Network Analysis: Methods and Applications**. Cambridge University, Cambridge. 1994.
- WATTS, D. J.; STROGATZ, S. H. Collective dynamics of ‘small-world’ networks. **Nature**, v. 393, p. 440-442, 1998.
- WILLEBOORDSE, F. H. **Dynamical Advantages of Scale-Free Networks**. Physical Review Letters, v. 96, n. 1, p. 1-4, 2006.
- WILLIAMS, R.J.; MARTINEZ, N.D. Simple rules yield complex food webs. **Nature**, v. 404, p. 180–183, 2000.
- WOOD, C. L.; BYERS, J. E.; COTTINGHAM, K. L.; ALTMAN, I.; DONAHUE, M. J.; BLAKESLEE, A. M. H. Parasites alter community structure. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, p. 9335-9339, 2007.
- WRIGHT, D.H.; PATTERSON, B.D.; MIKKELSON, G.M.; CUTLER, A.; ATMAR, W. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. **Oecologia**. v.113, p.1-20, 1998.

APÊNDICE I

Relação das listas de parasito-hospedeiros compiladas neste trabalho:

ARTHUR, J.R. & AHMED, T.A. Checklist of the parasites of fishes of Bangladesh. **FAO Fisheries Technical Paper**. No. 369/1, p.1-81, 2002.

ARTHUR, J.R. & LUMANLAN-MAYO, S. Checklist of the parasites of fishes of the Philippines. **FAO Fisheries Technical Paper**. No. 369, p.1-102, 1997.

ARTHUR, J.R.; TE, B.Q. Checklist of the parasites of fishes of Viet Nam. **FAO Fisheries Technical Paper**. No. 369/2, p.1-133, 2006.

BAKER, A.S. & CRAVEN, J.C. Checklist of the mites (Arachnida: Acari) associated with bats (Mammalia: Chiroptera) in the British Isles. **Systematic & Applied Acarology Special Publications**. v.15, p.1-20, 2003.

CLAYTON, D.H.; GREGORY, R.D.; PRICE, R.D. Comparative Ecology of Neotropical Bird Lice (Insecta: Phthiraptera). **The Journal of Animal Ecology**. v.61, p.781-795, 1992.

HEWIT, G.C. & HINE, P.M. Checklist of Parasites of New Zealand Fishes and of their Hosts. **Journal of Marine and Freshwater Research**. v. 6, p. 69-114, 1971.

KIRJUŠINA, M. & VISMANIS, K. Checklist of the parasites of fishes of Latvia. **FAO Fisheries Technical Paper**. No. 369/3, p.1-106, 2007.

LUNASCHI, L.I. & DRAGO, F.B. Checklist of digenean parasites of amphibians and reptiles from Argentina. **Zootaxa**. v. 1476, p.51-68, 2007.

LUNASCHI, L.I. & DRAGO, F.B. Checklist of digenean parasites of wild mammals from Argentina. **Zootaxa**. v.1580, p.35-50, 2007.

LUNASCHI, L.I.; CREMONTE, F.; DRAGO, F.B. Checklist of digenean parasites of birds from Argentina. **Zootaxa**. v.1403, p.1-36, 2007.

LUQUE, J.L. & TAVARES, L.E.R. Checklist of Copepoda associated with fishes from Brazil. **Zootaxa**. v.1579, p.1-39, 2007.

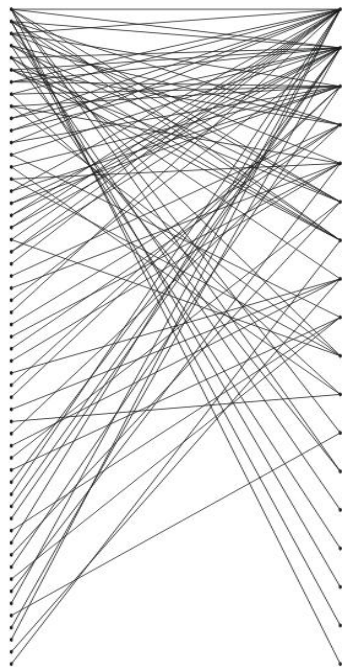
McKENNA, P.B. Checklist of helminth parasites of terrestrial mammals in New Zealand. **New Zealand Journal of Zoology**. v.24, p.277-290, 1997.

PILGRIM, R.L.C. & PALMA, R.L. A List of Chewing Lice (Insecta: Mallophaga) from Birds in New Zealand. **Supplement to Notornis**. v.29, p.1-32, 1982.

TENQUISE, J.D. & CHARLESTON, W.A.G. A revision of the annotated checklist of ectoparasites of terrestrial mammals in New Zealand. **Journal of The Royal Society of New Zealand.** v.31, p. 481-542, 2001.

VALIM, M.P; RAPOSO, M.A.; SERRA-FREIRE, N.M. Associations between chewing lice (Insecta, Phthiraptera) and albatrosses and petrels (Aves, Procellariiformes) collected in Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia.** v.23, p.1111–1116, 2006.

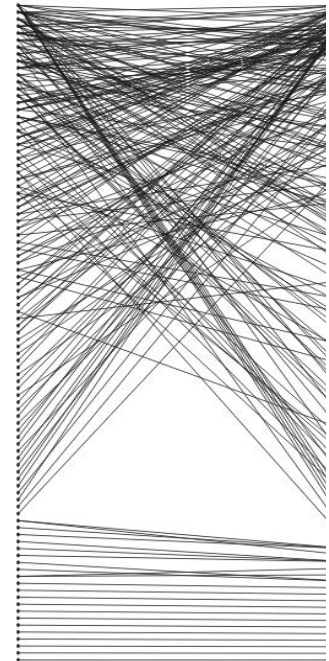
APÊNDICE II



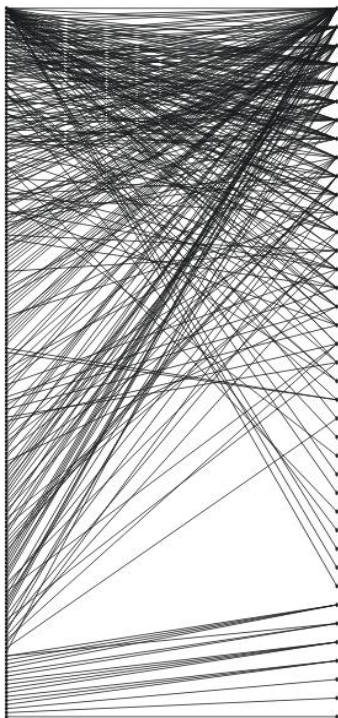
ACBAT



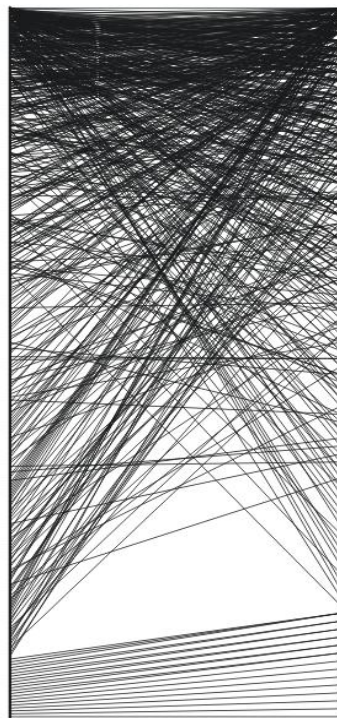
COPDF



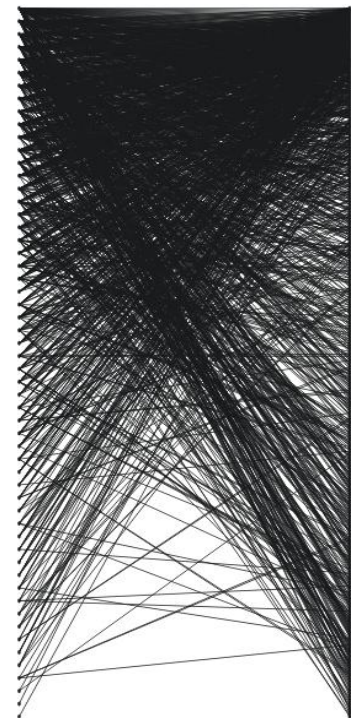
DGBDA



DTMNZ



BANFS



LTVFS

FIGURA A - REPRESENTAÇÃO BIPARTIDA DAS REDES DE PARASITO-HOSPEDEIRO. OS VÉRTICES EM ORDEM VERTICAL REPRESENTAM ESPÉCIES DIFERENTES E AS LINHAS INTERAÇÕES ENTRE ELAS. HOSPEDEIROS SÃO REPRESENTADOS À ESQUERDA E PARASITOS À DIREITA.

APÊNDICE II

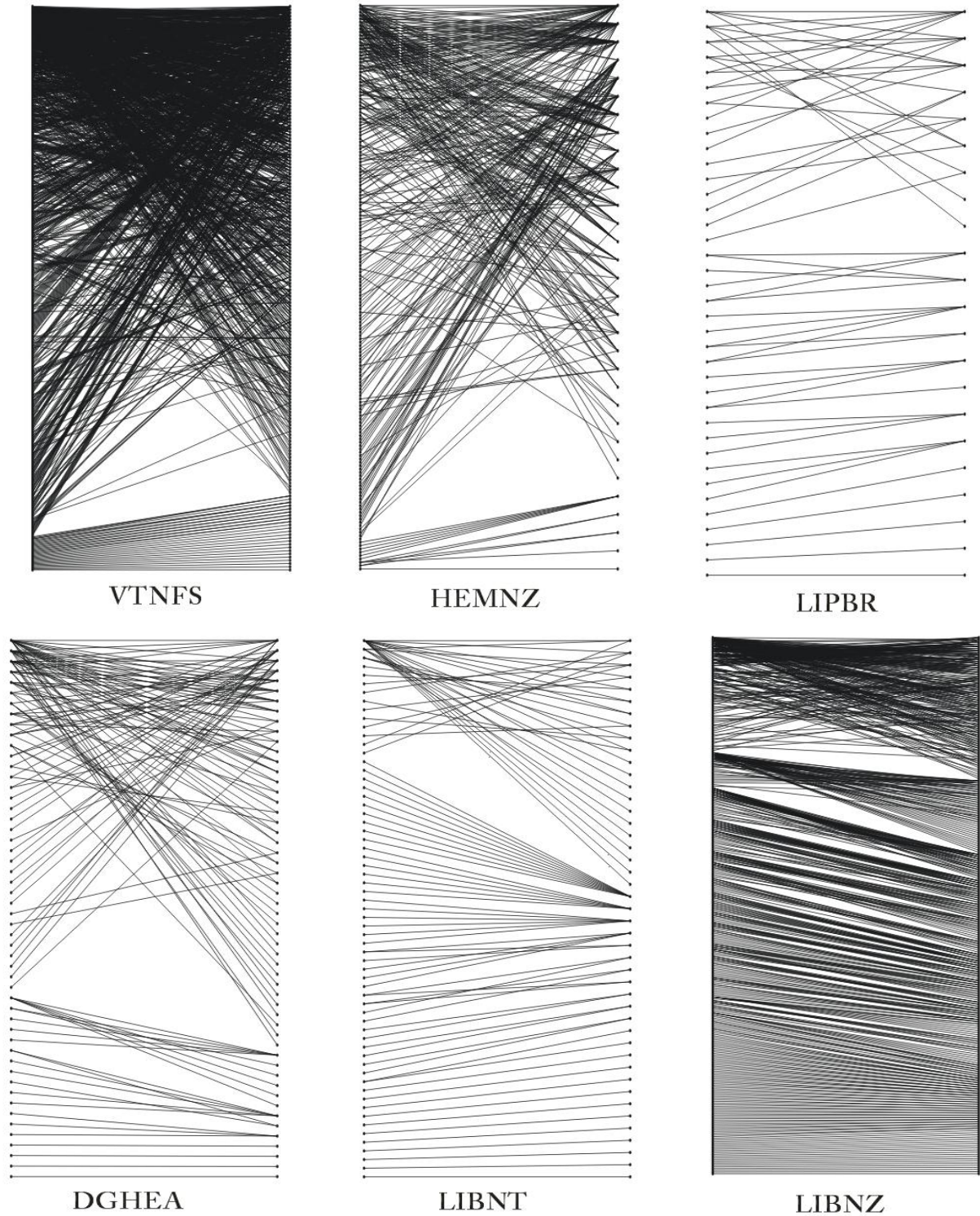


FIGURA B - REPRESENTAÇÃO BIPARTIDA DAS REDES DE PARASITO-HOSPEDEIRO. OS VÉRTICES EM ORDEM VERTICAL REPRESENTAM ESPÉCIES DIFERENTES E AS LINHAS INTERAÇÕES ENTRE ELAS. HOSPEDEIROS SÃO REPRESENTADOS À ESQUERDA E PARASITOS À DIREITA.

APÊNDICE II

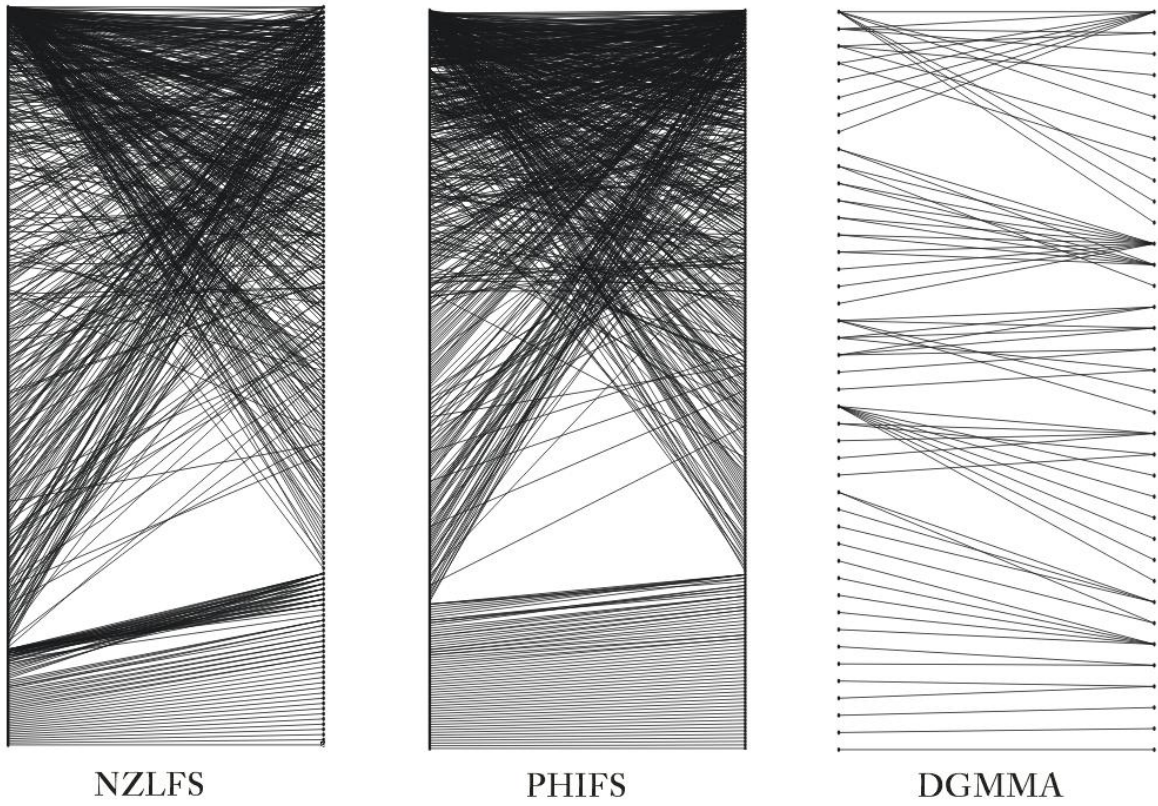


FIGURA C - REPRESENTAÇÃO BIPARTIDA DAS REDES DE PARASITO-HOSPEDEIRO. OS VÉRTICES EM ORDEM VERTICAL REPRESENTAM ESPÉCIES DIFERENTES E AS LINHAS INTERAÇÕES ENTRE ELAS. HOSPEDEIROS SÃO REPRESENTADOS À ESQUERDA E PARASITOS À DIREITA.