

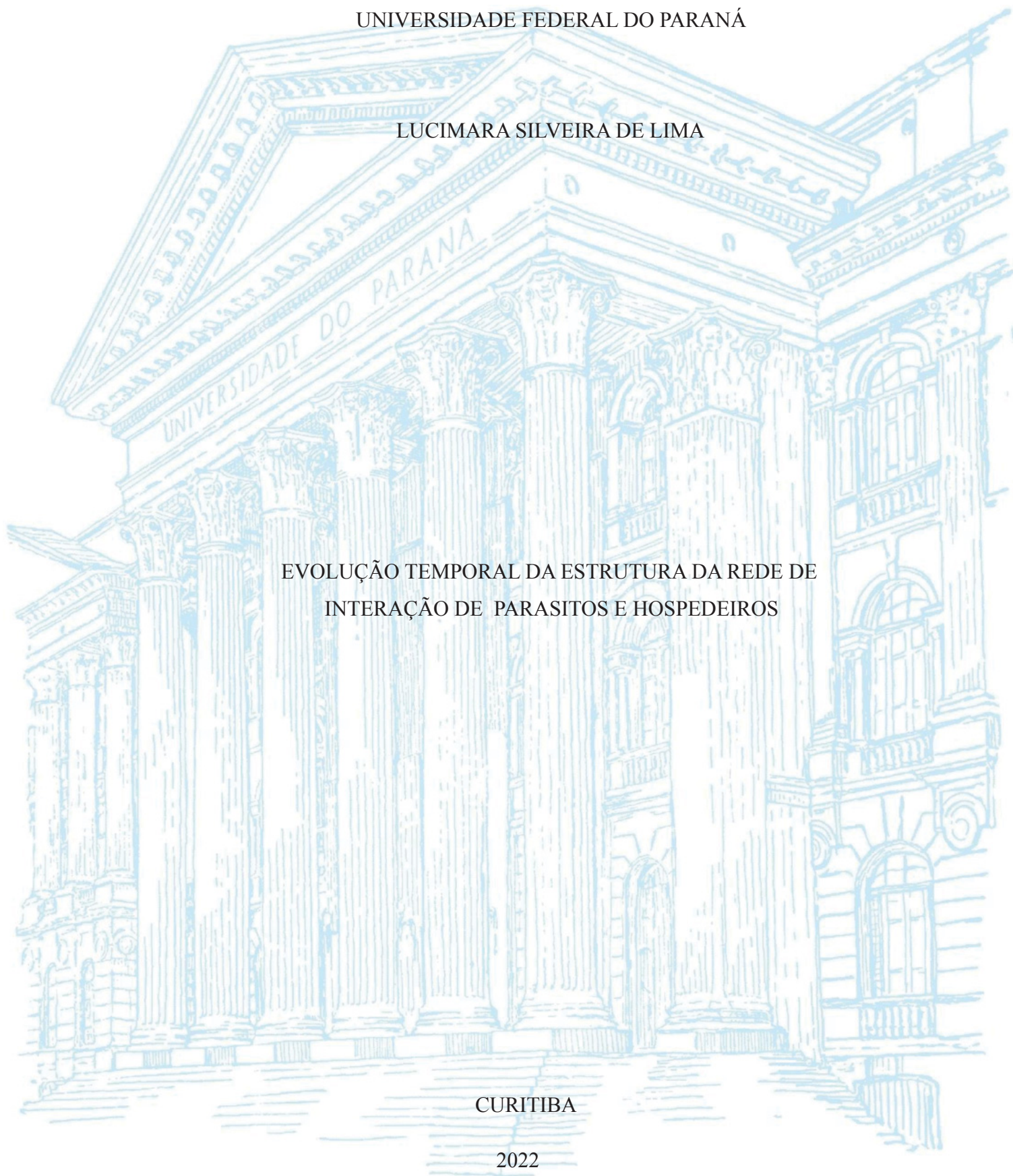
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

LUCIMARA SILVEIRA DE LIMA

EVOLUÇÃO TEMPORAL DA ESTRUTURA DA REDE DE  
INTERAÇÃO DE PARASITOS E HOSPEDEIROS

CURITIBA

2022



LUCIMARA SILVEIRA DE LIMA

EVOLUÇÃO TEMPORAL DA ESTRUTURA DA REDE DE  
INTERAÇÃO DE PARASITOS E HOSPEDEIROS

Dissertação apresentada ao curso de Pós- Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Sabrina Borges Lino Araujo

CURITIBA

2022

DADOS INTERNACIONAIS DE CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO (CIP)  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
SISTEMA DE BIBLIOTECAS – BIBLIOTECA DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Lima, Lucimara Silveira de  
Evolução temporal da estrutura da rede de interação de  
parasitos e hospedeiros / Lucimara Silveira de Lima. – Curitiba,  
2022.  
1 recurso on-line : PDF.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Paraná,  
Setor de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em  
Ecologia e Conservação.  
Orientadora: Prof<sup>o</sup>. Dr. Sabrina Borges Lino Araujo.

1. Relação hospedeiro-parasito. 2. Anuro. 3. Simbiose. I.  
Araújo, Sabrina Borges Lino, 1982-. II. Universidade Federal do  
Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-  
Graduação em Ecologia e Conservação. III. Título.



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ECOLOGIA E  
CONSERVAÇÃO - 40001016048P6

## TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da dissertação de Mestrado de **LUCIMARA SILVEIRA DE LIMA** intitulada: **EVOLUÇÃO TEMPORAL DA ESTRUTURA DA REDE DE INTERAÇÃO DE PARASITOS E HOSPEDEIROS**, sob orientação da Profa. Dra. SABRINA BORGES LINO ARAÚJO, que após terem inquirido a aluna e realizada a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de mestra está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 30 de Agosto de 2022.

Assinatura Eletrônica

31/08/2022 06:36:05.0

SABRINA BORGES LINO ARAÚJO

Presidente da Banca Examinadora

Assinatura Eletrônica

31/08/2022 08:01:48.0

CECILIA SILIANSKY DE ANDREAZZI

Avaliador Externo (FUNDAÇÃO OSWALDO CRUZ)

Assinatura Eletrônica

31/08/2022 07:55:44.0

MARIANA PIRES BRAGA

Avaliador Externo (DEPARTMENT OF ECOLOGY, SWEDISH UNIVERSITY OF AGRICULTURAL SCIENCES)

---

Centro Politécnico - Setor de Ciências Biológicas - CURITIBA - Paraná - Brasil

CEP 81531980 - Tel: (41) 3361-1595 - E-mail: [ecologia@ufpr.br](mailto:ecologia@ufpr.br)

Documento assinado eletronicamente de acordo com o disposto na legislação federal Decreto 8539 de 08 de outubro de 2015.

Gerado e autenticado pelo SIGA-UFPR, com a seguinte identificação única: 218998

**Para autenticar este documento/assinatura, acesse <https://www.prppg.ufpr.br/siga/Meftante/autenticacaoassinaturas.jsp> e insira o código 218998**

Dedico este trabalho aos meus pais que sempre acreditaram no meu potencial e aos meus alunos que a cada dia me mostram que a educação é transformadora.

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer a Deus pela graça da vida que me foi concedida.

Gostaria de agradecer aos meus pais por todo apoio nesta jornada de estudante e filha. As minhas irmãs por todas brigas e desavenças que nos aproximaram e por toda amizade e parceria.

Queria deixar um agradecimento especial ao meu namorado que esteve ao meu lado durante toda a minha trajetória como mestranda. Desculpe fazer seu ouvido de penico, mas obrigada por me ouvir todas as vezes e me incentivar a continuar e acreditar em mim,

Queria agradecer ao meu orientador da graduação Rafael Baggio e ao professor Raul Braga por todo apoio e incentivo para ingressar na caminhada acadêmica.

A minha amiga Ana Paula por topar o desafio da academia comigo e ser meu refúgio muitas vezes. Foi um prazer poder ter você ao meu lado na graduação e mais ainda, ser minha amiga de mestrado. Você é incrível!

Agradecer a UFPR e ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação pelas experiências, pelo espaço e conhecimentos adquiridos até aqui.

A minha orientadora Sabrina Borges Lino Araujo que me permitiu explorar novos caminhos, entendeu meu tempo e sempre foi muito humana. Ao seu exemplo de mulher, pesquisadora e mãe, Muito Obrigada!

Gostaria de deixar meu muito obrigado a todos os integrantes do laboratório Interações Biológicas, principalmente aos professores pelos conselhos, dicas e ensinamentos. Aos demais alunos que de alguma forma se tornaram combustível para eu não desistir dessa caminhada.

Agradeço a Elvira por rodar os dados do modelo que utilizei e sanar tantas dúvidas durante o meu trajeto como mestranda

Agradeço também aos meus alunos que se tornaram parte da minha caminhada e me mostraram que educar vai muito além do que ensinar o conteúdo proposto, é uma troca mútua de saberes e experiências.

"O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001"

A todos que de alguma forma contribuíram para eu chegar até aqui, deixo meu muito obrigado!!

*“Tudo que um sonho precisa para ser realizado é alguém que acredite que ele possa ser realizado”*

Roberto Shinyashiki

## RESUMO

As interações entre parasitos e seus hospedeiros são bem íntimas, pois os parasitos são dependentes em certo grau de seus hospedeiros. Entretanto, os parasitos estão constantemente entrando em contato com possíveis hospedeiros ao seu redor, podendo, inclusive, resultar na troca de espécie hospedeira por parte de alguns indivíduos. Apesar da possível variação nas interações de uma determinada espécie, acredita-se que, a rede de interação parasito-hospedeiro na escala regional, não sofra variações em sua estrutura. Existem muitos trabalhos estudando justamente a variação temporal nos padrões das redes de interação. No entanto, os sistemas estudados geralmente são polinização e redes tróficas. Redes parasito-hospedeiro são pouco estudadas ainda com essa perspectiva. Diante disso, nosso objetivo foi analisar como a estrutura das redes de interações entre parasitos e hospedeiros evoluem no tempo. Para isso, utilizamos um modelo teórico baseado em indivíduos, em que parasitos hipotéticos evoluem ao longo da filogenia de hospedeiros reais. O modelo assume que a troca de hospedeiro decai com a distância filogenética dos hospedeiros. As interações resultantes da dinâmica deste modelo foram comparadas com interações de redes empíricas reais entre parasito-anuro de nove comunidades situadas na América do Sul. Foi realizada a comparação de quatro métricas: riqueza, aninhamento, conectância e modularidade. As métricas de rede apresentaram grande variação em função da intensidade de troca de hospedeiros, conseguindo reproduzir simultaneamente apenas as métricas de três das nove comunidades analisadas. Para estas três comunidades, avaliamos a variação das métricas ao longo do tempo. As redes analisadas apresentaram valores de aninhamento e modularidade diferentes do que esperado ao acaso e resultaram em valores maiores e/ou menores do que esperado ao acaso ao longo do tempo. Tais oscilações parecem estar associadas aos eventos de especiação dos hospedeiros. Esperamos com este trabalho, contribuir com o entendimento da dinâmica evolutiva das redes de interação entre parasito e hospedeiro e seus efeitos sobre a diversificação destas espécies.

**Palavras-chave:** Especiação, Anuros, Simbiose, Aquisição de Recursos.

## ABSTRAT

The host-parasite interactions are intimate and dependent. However, the parasites are constantly coming into contact with possible hosts around them, which may even result in host species switching by some individuals. Despite the possible variation in the interactions of a given species, it is believed that the interaction network at the community level doesn't undergo variations in its structure. However, little has been investigated about the variations on an evolutionary time scale. Therefore, our objective was to analyze how the structure of networks of interactions between parasites and hosts evolve over time. For this, we used a theoretical model based on individuals, in which hypothetical parasites evolve along the phylogeny of real hosts. The model assumes that host switching decays with the phylogenetic distance of the hosts. The interactions resulting from the dynamics of this model were compared with interactions of real empirical networks between parasite-anuran from nine communities located in South America. Four metrics were compared: richness, nestedness, connectance and modularity. The network metrics showed great variation as a function of the intensity of host exchange, managing to reproduce simultaneously only the metrics of three of the nine communities analyzed. The analyzed networks showed different nestedness and modularity values than expected by chance and resulted in higher and/or lower values than expected by chance over time. Such oscillations seem to be associated with host speciation events.

**Keywords:** Speciation, Amphibians, Symbiosis, Resource Acquisition.

## LISTA DE FIGURAS

|                                                                                                                                                                                 |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| FIGURA 1 – MAPA DAS NOVE COMUNIDADES ANALISADAS.....                                                                                                                            | 19 |
| FIGURA 2 – REPRESENTAÇÃO DA FILOGENIA DO HOSPEDEIRO E A EVOLUÇÃO DOS PARASITOS (REPRESENTADOS POR CÍRCULOS) MEDIADA PELA HISTÓRIA EVOLUTIVA DE SEUS HOSPEDEIROS (A, B E C)..... | 23 |
| FIGURA 3 – PAINEL QUE ILUSTRA AS NOVE COMUNIDADES COM AS SUAS MÉTRICAS DE ESTRUTURA DE REDE, RIQUEZA E INTENSIDADE DE TROCA DE HOSPEDEIRO.....                                  | 29 |
| FIGURA 4 – EVOLUÇÃO TEMPORAL COMUNIDADE ID 02.....                                                                                                                              | 31 |
| FIGURA 5 – EVOLUÇÃO TEMPORAL COMUNIDADE ID 05.....                                                                                                                              | 32 |
| FIGURA 6 – EVOLUÇÃO TEMPORAL COMUNIDADE ID 07.....                                                                                                                              | 33 |

## LISTA DE TABELAS

|                                                                                                                                                                                                                            |    |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| TABELA 1 – BIOMA, LOCALIDADE, VALORES DE RIQUEZA DE PARASITOS E HOSPEDEIROS DAS COMUNIDADES ANALISADAS, BEM COMO SUA ABUNDÂNCIA (QUANTIDADE DE INTERAÇÕES DENTRO DAS CÉLULAS) E REFERÊNCIA DO ESTUDO UTILIZADO.....        | 21 |
| TABELA 2 – PARÂMETROS DO MODELO.....                                                                                                                                                                                       | 23 |
| TABELA 3 – VALORES DAS MÉTRICAS CALCULADAS POR LOCALIDADE, VALOR DE Z-SCORE E VALOR DE PHS (INTENSIDADE DE TROCA DE HOSPEDEIRO) PARA AS COMUNIDADES QUE FOI AVALIADO O Z-SCORE TEMPORALMENTE. N.A. - VALORES AUSENTES..... | 27 |

## SUMÁRIO

|                                    |    |
|------------------------------------|----|
| 1. <b>INTRODUÇÃO</b> .....         | 14 |
| 2. <b>MATERIAL E MÉTODOS</b> ..... | 18 |
| 2.1. PROCESSO GERAL.....           | 18 |
| 2.2. DADOS EMPÍRICOS.....          | 19 |
| 2.3. MODELO.....                   | 21 |
| 2.4. ANÁLISES.....                 | 24 |
| 3. <b>RESULTADOS</b> .....         | 26 |
| 4. <b>DISCUSSÃO</b> .....          | 35 |
| 5. <b>CONCLUSÃO</b> .....          | 38 |
| <b>REFERÊNCIAS</b> .....           | 39 |
| <b>MATERIAL SUPLEMENTAR</b> .....  | 47 |

## 1. INTRODUÇÃO

As interações ecológicas influenciam tanto a ecologia, quanto a evolução das espécies, desempenhando um papel importante na estruturação e funcionamento das comunidades ecológicas (MONTROYA ET AL. 2006, MARTINS, 2013). Entre essas interações, destacam-se as simbióticas, que apresentam um certo grau de dependência das interações entre dois níveis tróficos, seja com benefício mútuo entre os envolvidos ou apenas parte deles (MARGULIS, 2002). Alguns exemplos são as interações entre polinizadores e plantas (GUIMARÃES ET AL. 2006, PETANIDOU ET AL. 2008, SANTOS ET AL. 2010, MARTINS, 2013, OLEQUES, 2016, DA SILVA ET AL., 2020) e parasitos e hospedeiros (CAMPIÃO ET AL., 2014, 2015, 2016, DOS SANTOS ET AL. 2018, D’BASTIANI ET AL., 2021). As espécies e suas interações podem ser representadas por redes. As espécies são representadas por nós/vértices/pontos e suas interações por arestas/conexões (LEWINSOHN ET AL. 2006). Quando as redes envolvem espécies de dois níveis tróficos, são denominadas bipartidas.

As redes de interações bipartidas são frequentemente caracterizadas por sua estrutura aninhada e/ou modular (STOUFFER, 2010, HARTENTHAL ET AL. 2015, CAMPIÃO ET AL. 2016, BRAGA ET AL. 2018, MALUCELLI ET AL. 2018, D’BASTIANI ET AL. 2020). O padrão aninhado é observado quando um pequeno conjunto de espécies especialistas (com poucas interações) interagem com generalistas (com muitas interações). Já as espécies generalistas se relacionam tanto com outras generalistas quanto com as especialistas (JORDANO, 1987, GUIMARÃES, ET AL. 2006). O padrão modular é observado quando as espécies formam subgrupos (ou módulos), de modo que as espécies apresentam mais interações dentro dos módulos e pouca interação entre estes módulos (OLESEN ET AL. 2007, DUPONT E OLESEN 2009, MELLO 2010, MELLO ET AL. 2011).

Por muito tempo acreditou-se que os padrões das redes de interações antagonistas eram predominantemente modulares, devido ao grande grau de especificidade entre o parasito e hospedeiro (POULIN, 2007, KRASNOV ET AL. 2012). Ao contrário, as redes de interações mutualísticas teriam um padrão aninhado, possibilitando maior resiliência das espécies (JORDANO 1987, MELLO 2010). Porém, é crescente o número de trabalhos que relatam ambos os padrões em ambas associações. Além disso, uma única comunidade pode apresentar tanto o padrão modular quanto aninhado, ou seja, apresentar uma estrutura

composta (PINHEIRO, ET AL., 2019). Nesta estrutura é observada uma rede modular, mas observando o interior destes módulos seu agrupamento é aninhado (OLESEN ET AL. 2007, FORTUNA ET AL. 2010, BELLAY ET AL. 2011, BRAGA ET AL. 2013, CAMPIÃO ET AL. 2016, MALUCELLI ET AL. 2018, D’BASTIANI ET AL. 2020).

As interações entre parasito e hospedeiro são relações íntimas (i.e. apresentam certo grau de dependência entre si) em que os parasitos dependem de seu hospedeiro (BELLAY ET AL., KUTZER & ARMITAGE 2016, SINSCH ET AL. 2021). O sucesso da relação de parasitismo dependerá da capacidade do parasito de vencer as barreiras imunes do hospedeiro e da oportunidade de interação (WIKEL, 1996, OLIVEIRA FILHO, 2018). Portanto, as características ecológicas do hospedeiro e sua distribuição geográfica, influenciam na estrutura e composição das comunidades de parasitos (CAMPIÃO ET AL., 2015, DE SOUZA ET AL., 2016, TOLEDO, 2017, PARRA ET AL., 2019).

### *Anuros*

Os anuros são exemplos de hospedeiros que fornecem aos seus parasitos diferentes oportunidades de interação. Isto ocorre pois estas espécies são caracterizadas por serem encontradas em diferentes habitats e com diferentes modos de vida (terrestre, arbóreo, aquático, criptozóico, fossorial e reofílico) (DUARTE-BALLESTEROS, 2021, EUCLYDES, ET AL., 2021, CARVALHO, A.V., 2021). O uso sobreposto de habitats pode propiciar diferentes oportunidades de contato pelo parasito (AGUIAR ET AL., 2015, CAMPIÃO ET AL., 2015, CAMPIÃO ET AL., 2016). No trabalho de Gambale e colaboradores (2014) a diversidade de anuros na região do Cerrado parece ser influenciada pela heterogeneidade horizontal dos habitats, causada por diferentes tipos de vegetação (i.e. áreas de floresta/fechadas e áreas abertas). Isto favorece a incidência tanto de espécies especialistas, quanto de generalistas, mantendo uma alta diversidade de hospedeiros que pode favorecer os encontros com diferentes espécies de parasitos (DOS SANTOS, ET A., 2020, MAYER, ET AL., 2021)

### *Eventos de Troca de Hospedeiro*

As relações parasitárias, devido ao seu grau de intimidade tendem a apresentar espécies especialistas. Porém, ao se especializar em um recurso o parasito pode encontrar diferentes espécies hospedeiras oferecendo o mesmo recurso alimentar. Para melhor entendermos isso as espécies precisam apresentar não somente a capacidade de colonizar

novas espécies hospedeiras, mas também a oportunidade de encontro com as mesmas (BROOKS, ET AL., 2019). A capacidade de infectar um hospedeiro distinto com o mesmo recurso existe, porém é preciso verificar se há oportunidade de encontro entre a espécie parasito e a espécie hospedeira. A troca de hospedeiro inicialmente acontece devido ao aumento da abundância de recursos/hospedeiros. Já a conquista de um novo hospedeiro pode resultar em isolamento reprodutivo, o que ocasiona a diversificação de parasitos (ver NYLIN ET AL., 2018).

A capacidade de utilizar mais de um recurso pode ocorrer devido ao acúmulo de mutações ao longo da vida do parasito. Espécies filogeneticamente mais próximas oferecem recursos similares aos parasitos devido ao conservadorismo filogenético do nicho (FOSTER, C. P. S., 2019). Nota-se, então, que a colonização de parasitos em um novo hospedeiro é comum dentro da linhagem evolutiva dos hospedeiros (DE VIENNE ET AL. 2013).

Eventos de especiação associados a troca de hospedeiro são encontrados com frequência em estudos empíricos envolvendo diferentes interações, como: parasito-hospedeiro (MÜLLER ET AL. 2018, FECCHIO ET AL. 2019; BOYD ET AL. 2022) e inseto-planta (WOOLHOUSE ET AL. 2005, NYLIN E SLOVE, 2014). Foster (2019), analisou eventos de troca de hospedeiro por parasitos, mediadas pela filogenia. Estudos feitos por Engelstädter e Fortuna (2019) testaram o efeito da distância filogenética dos hospedeiros na incorporação de novos parasitos e observaram uma correlação inversa, ou seja, parasitos tendem a incorporar hospedeiros filogeneticamente mais próximos. Os autores concluíram que espécies filogeneticamente próximas oferecem um recurso/hospedeiro mais similar quando comparado a espécies filogeneticamente mais distantes (FOSTER, C. P. S., 2019).

#### *Variações nas Métricas de Rede*

Ao longo do tempo, as interações entre as espécies podem mudar (THOMPSON ET AL., 2006). Fatores ambientais, co-ocorrência espaço-temporal, abundância, fenologia e história evolutiva são exemplos de fatores que podem permitir ou restringir estas interações em diferentes escalas de tempo (BRAGA ET AL. 2013, 2018, PELLISSIER ET AL. 2018, DE VIENNE ET AL. 2013, PEREIRA ET AL. 2018).

Em algumas escalas, a especiação não ocorre mas, há a adaptação das espécies. As novidades evolutivas juntamente com as pressões impostas pelas interações, permitem maior variação das interações. Embora as interações entre as espécies varie, a mudança na estrutura

da rede não é observada (veja: BRAGA ET AL. 2018, DE ALVARENGA ET AL. 2021, DUARTE-BALLESTEROS, 2021). Estudos puramente empíricos em escalas de tempo adaptativo/evolutivo são inexistentes devido à dificuldade de coleta de dados nesta escala. Os estudos aqui descritos fizeram estas análises através da modelagem (DE ALVARENGA ET AL. 2021, DUARTE-BALLESTEROS, 2021).

A criação de modelos com escalas macro-evolutivas possibilitam análises tanto da estrutura filogenética quanto das interações ao longo do tempo evolutivo (veja: BRAGA ET AL. 2021, D’BASTIANI ET AL. 2022). Braga e colaboradores (2021) analisaram a estrutura evolutiva das redes entre borboletas e angiospermas para recuperar as interações ao longo do tempo evolutivo. Estes autores observaram a variação das medidas de aninhamento e modularidade conforme a dinâmica ecoevolutiva destas espécies acontecia.

D’Bastiani e colaboradores (2022) propuseram um modelo baseado em indivíduos que simula as dinâmicas ecológica e evolutiva de indivíduos parasitos influenciada pela troca de hospedeiros, sendo esta medida pela distância filogenética de hospedeiros. Nestas simulações os parasitos podem trocar de hospedeiros (migrar), acumular novidade evolutiva, especiar e/ou extinguir ao longo do tempo. Estes autores observaram que esta dinâmica simplificada é capaz de reproduzir padrões empíricos de interação e estrutura da filogenia dos parasitos. Entretanto, D’Bastiani et al. 2022 não investigaram a evolução das estruturas de interação ao longo do tempo.

Na minha dissertação, buscamos entender como a estrutura das redes de interação parasito-hospedeiro evolui no tempo. Utilizamos o modelo proposto por D’Bastiani e colaboradores (2022) e interações de nove comunidades de anuros e seus parasitos. Visto isto, primeiro identificamos se o modelo é capaz de reproduzir as métricas destas comunidades (Riqueza, Conectância, Aninhamento e Modularidade). Depois olhamos como a rede evoluiu para esse padrão. Com isso, nosso trabalho visou responder a seguinte pergunta: Como a estrutura da rede de interação entre anuros e seus parasitos evolui no tempo?

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1. PROCESSO GERAL

Seguindo o modelo de D’Bastiani e colaboradores (2022), selecionamos dados empíricos (interação e filogenia do hospedeiro) de comunidades de parasitos e hospedeiros (detalhado em 2.2). A filogenia do hospedeiro é utilizada como dado de entrada para o modelo. Neste modelo as espécies de parasitos surgem de acordo com o tempo da filogenia do hospedeiro (detalhado em 2.3). Um dos principais parâmetros do modelo é a intensidade de troca de hospedeiro. Este parâmetro se refere à média da probabilidade dos parasitos migrarem para outra espécie de hospedeiro, obtida ao longo de toda simulação.

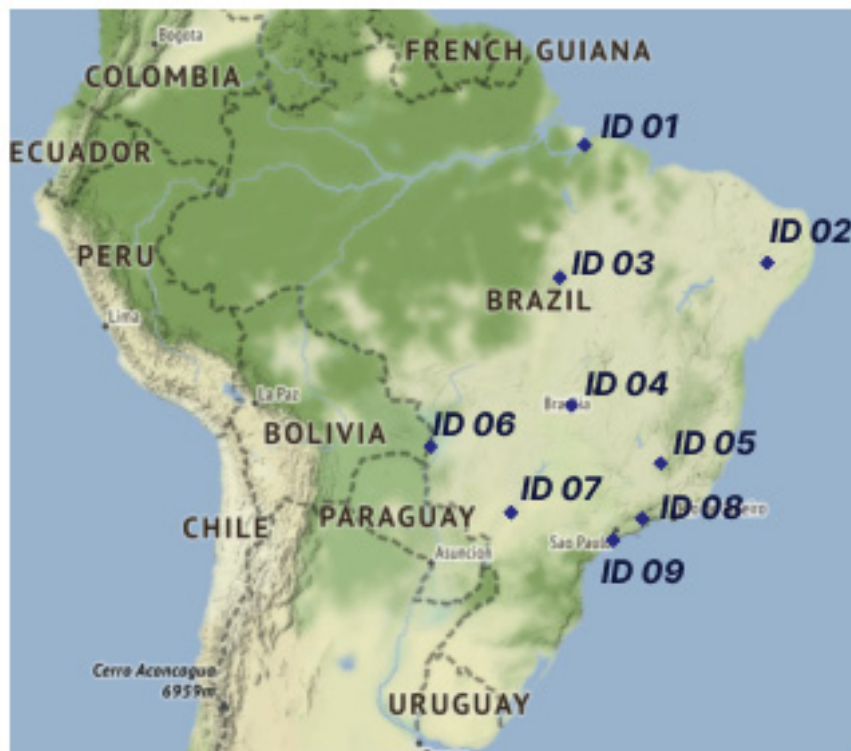
Ao fim da simulação o modelo resulta (*output*) a filogenia simulada dos parasitos, e os dados de interação entre os parasitos e seus respectivos hospedeiros ao longo do tempo simulado. Aqui, utilizamos apenas os dados de interação e a filogenia do hospedeiro que é usada como entrada para gerar as interações. Após estas simulações, dividimos as análises em duas etapas: Etapa 01 - Análise de tempo final e Etapa 02 - Análise temporal. Na Etapa 01, separamos apenas os dados do tempo final de cada comunidade analisada para verificar se existia algum valor de intensidade de troca de hospedeiro que reproduzisse, simultaneamente, as mesmas medidas de estrutura de rede das comunidades empíricas.

Para analisar as medidas de estrutura de rede de interação utilizamos a riqueza, o aninhamento, a conectância e a modularidade. Identificamos o valor de intensidade de troca que conseguiu reproduzir as quatro medidas empíricas. Na Etapa 02, nos restringimos às comunidades que conseguiram reproduzir no tempo final as medidas correspondentes aos dados empíricos e as avaliamos ao longo do tempo. Como a rede muda de tamanho ao longo do tempo (devido aos eventos de especiação dos hospedeiros e parasitos), calculamos o Z-score para o aninhamento e modularidade. O modelo nulo utilizado mantém a conectância e tamanho da rede (riqueza de parasitos e hospedeiros) constante.

### 2.2. DADOS EMPÍRICOS

Utilizamos nove estudos empíricos a nível de comunidade de anuros e endoparasitos da América do Sul (Tabela 01), sendo que seis destes são os mesmos utilizados por D'Bastini, E. e Campião, K. M. (2021). Tais trabalhos correspondem a um banco de dados com relatos sobre a associação de interações entre anuros e endoparasitos da América do Sul. Foram utilizadas para pesquisar estes seis estudos do Brasil, todas as combinações possíveis (parasito de anfíbios, anfíbios, endoparasitos, helmintos, anuras, interações anuro-parasitos) entre os anos de 1925 a 2020. Outros três trabalhos, também selecionados pelas mesmas autoras, foram trabalhos publicados após 2020 (ver TABELA 1) com o mesmo critério citados acima. Depois de selecionado os estudos de interação a nível de comunidade, utilizamos a filogenia proposta por Jetz & Pyron (2018) para obter a filogenia de hospedeiros para cada comunidade. Foram usados apenas dados de presença e ausência das espécies nas comunidades mesmo que estas possuíssem abundância. As nove comunidades são distribuídas no Brasil (FIGURA 1).

FIGURA 1 - MAPA DAS NOVE COMUNIDADES ANALISADAS. CADA ID REPRESENTA UMA COMUNIDADE E ESTÃO ORDENADAS DE ACORDO COM SUA LATITUDE.



FONTE: O autor (2022)

TABELA 1 - BIOMA, LOCALIDADE, VALORES DE RIQUEZA DE PARASITOS E HOSPEDEIROS DAS COMUNIDADES ANALISADAS E REFERÊNCIA DO ESTUDO UTILIZADO.

| <b>ID</b> | <b>Bioma</b>                  | <b>Estado/<br/>Região</b> | <b>Riqueza<br/>Hospedeiros</b> | <b>Riqueza<br/>Parasitos</b> | <b>Referência</b>              |
|-----------|-------------------------------|---------------------------|--------------------------------|------------------------------|--------------------------------|
| ID 01     | Amazônia                      | Belém, PA                 | 8                              | 5                            | Willkens et al. (2021)         |
| ID 02     | Caatinga                      | Pernambuco, PE            | 9                              | 11                           | Martins-Sobrinho et al. (2017) |
| ID 03     | Amazônia                      | Caseara, TO               | 6                              | 8                            | Goldberg et al. (2016)         |
| ID 04     | Cerrado                       | Goiânia, GO               | 25                             | 44                           | Aguiar et al. (2021)           |
| ID 05     | Cerrado/<br>Mata<br>Atlântica | Belo Horizonte,<br>MG     | 11                             | 27                           | Euclides et al. (2021)         |
| ID 06     | Pantanal                      | Corumbá, MS               | 11                             | 16                           | Campião et al. (2016)          |
| ID 07     | Mata<br>Atlântica             | Diamante do<br>Norte, PR  | 6                              | 15                           | da Graça et al. (2017)         |
| ID 08     | Mata<br>Atlântica             | Paraitinga, SP            | 12                             | 12                           | Toledo et al. (2018)           |
| ID 09     | Mata<br>Atlântica             | Anchieta, SP              | 13                             | 8                            | Aguiar et al. (2015)           |

FONTE: O autor (2022)

### 2.3. MODELO

Utilizamos o modelo proposto por D’Bastiani et al. (2022). Este modelo considera: (i) a filogenia empírica do hospedeiro como proxy de oportunidade e capacidade de um

indivíduo trocar de hospedeiro (migrar). Dessa forma, a probabilidade de um indivíduo parasito migrar para uma outra espécie de hospedeiro diminui à medida que a distância filogenética entre as espécies de hospedeiros envolvidas no evento aumenta. (ii) Assume-se que a evolução do parasito ocorre na mesma escala de tempo evolutiva que o hospedeiro. Portanto, as possibilidades de troca de hospedeiro aumentam à medida que a especiação de hospedeiro ocorre. (iii) As espécies hospedeiras impõem uma capacidade de suporte de indivíduos parasitos. (iv) O modelo utilizado não modela pressões recíprocas (coevolução).

Os parasitos são modelados geneticamente e se reproduzem no hospedeiro de forma sexuada. Para a sua reprodução é necessário uma similaridade genética mínima ( $q_{min}$ , medida pela distância dos genomas) para se reconhecerem como possíveis parceiros reprodutivos. A cada passo de tempo da simulação, um indivíduo  $i$  e um parceiro  $j$ , que utilizam o mesmo hospedeiro, são sorteados para reproduzir. Se a similaridade genética entre esses indivíduos for maior do que um limiar ( $q_{min}$ ) a reprodução acontece. Satisfeita esta condição, ocorre o nascimento de um descendente com a formação genética resultante da recombinação dos pais e com probabilidade de mutação  $\mu$  por locus. Caso contrário, novos sorteios (com reposição) de um parceiro  $j$  são feitos até que satisfaça a condição de similaridade mínima, ou que atinja  $M$  (número de parasitos por hospedeiros) sorteios. O processo de reprodução é repetido até que ocorram  $M$  nascimentos. Os descendentes substituem os pais de forma que não há sobreposição de gerações.

A dinâmica se inicia com uma população clonal de  $M$  indivíduos parasitando uma única espécie de hospedeiro (a mais basal). Após a primeira especiação do hospedeiro, os indivíduos parasitos de uma espécie hospedeira podem mudar para outro hospedeiro. Essa probabilidade de eventos de troca de hospedeiro ( $Phs$ ) diminui ao longo do tempo, representando a perda de oportunidade e/ou compatibilidade de parasitos associados à história evolutiva dos hospedeiros. Para cada parasito é sorteado uma espécie de hospedeiro. Se a espécie sorteada for diferente da espécie parasitada, o parasito poderá trocar de hospedeiro. A probabilidade de um indivíduo parasito migrar com sucesso (troca de hospedeiro) de uma espécie hospedeira para outra espécie hospedeira, em uma dada geração  $n$ , é definida como:

$$Phs(n) = \exp[-r * (n - ns)], \quad (1)$$

sendo  $r$  um parâmetro positivo que controla o decaimento da probabilidade de troca de hospedeiro,  $ns$  é a geração em que o ancestral hospedeiro comum especiou (então,  $n - ns$  é o intervalo de tempo quando as duas espécies de hospedeiro divergiram). Se  $r = 0$ , essas

probabilidades são iguais a 1 independentemente do tempo de divergência do hospedeiro, o que significa que não há restrição para troca de hospedeiro (1). No outro extremo, para valores de  $r$  suficientemente grandes ( $r \rightarrow 0$ ), a troca de hospedeiro é ausente, e a coespeciação entre hospedeiros e parasitos é esperada. Para valores intermediários de  $r$ , alguns indivíduos parasitos podem eventualmente trocar de hospedeiro. Isso poderá aumentar o repertório de hospedeiro das espécies de parasitos, além de possibilitar a especiação por efeito fundador (quando ao menos 2 indivíduos migram e acabam fundando uma nova espécie) (FIGURA 2).

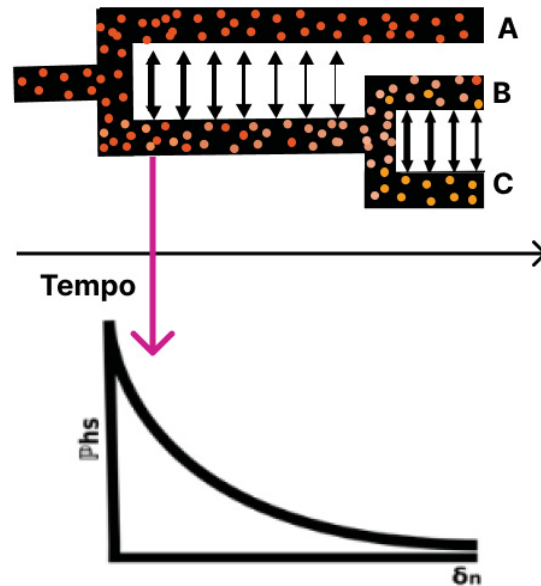
O efeito geral da troca de hospedeiro na comunidade não depende apenas do parâmetro  $r$ , mas também da filogenia do hospedeiro que é usado como entrada do modelo. Com isso, D’Bastiani e colaboradores (2022) propõem a medida de intensidade geral de troca de recursos. Tal medida, daqui em diante, é denominada apenas por **intensidade de troca de hospedeiro**, definida como a porcentagem média de indivíduos de parasitos que trocam de hospedeiro durante toda a simulação.

A especiação do parasito, ou seja, origem de novas espécies de parasitos ocorre quando a possibilidade de fluxo gênico é interrompida. Para identificá-la, construímos uma rede onde os nós representam os indivíduos e o link representa similaridade genética igual ou acima do mínimo, independentemente do hospedeiro que estejam (ou seja, os indivíduos não possuem limitação genética para reproduzir). A especiação ocorre quando um grupo de indivíduos desta rede está completamente isolado de um outro grupo, ou seja, não existe possibilidade de uma mutação de um grupo chegar no outro grupo. Os parâmetros do modelo (TABELA 2) foram fixados de forma a inibir especiação intra-hospedeiro, isto é, é necessário no mínimo duas espécies hospedeiras para especiação do parasito.

Os parâmetros do modelo foram fixados em (TABELA 2):  $\mu=0.025$  (taxa de mutação por locus);  $q_{min}=0.5q_0$  (similaridade genética mínima), sendo  $q_0$  o valor da similaridade média esperada dentro de uma população em equilíbrio que impede a diversificação de parasitos dentro de um único hospedeiro (ver Higgs & Derrida, 1991); e  $M=250$  (capacidade suporte de parasitos por espécie de hospedeiro. Este conjunto de parâmetros se refere aos mesmos utilizados por D’Bastiani e colaboradores (2022). A **intensidade de troca de hospedeiro** foi variada de 0 a 1. Valores próximos a zero sugerem que as espécies parasitos possuem poucas chances de migrar para um novo hospedeiro/recurso. Valores próximos a 1 indicam que os parasitos possuem altas chances de

migrar e colonizar um novo hospedeiro. Para cada conjunto de parâmetros foram realizadas 50 simulações.

FIGURA 2 - REPRESENTAÇÃO DA FILOGENIA DO HOSPEDEIRO E A EVOLUÇÃO DOS PARASITOS (REPRESENTADOS POR CÍRCULOS) MEDIADA PELA HISTÓRIA EVOLUTIVA DE SEUS HOSPEDEIROS (A, B E C).



FONTE: O autor (2022)

\*As flechas indicam a probabilidade de troca de hospedeiro por parte de alguns indivíduos parasitos (Eq. 1), sua espessura e espaçamento representam menor chance de um indivíduo trocar o hospedeiro que está sendo utilizado com o passar da divergência temporal do hospedeiro. A imagem abaixo demonstra o decaimento desta probabilidade de troca conforme o tempo de especiação do hospedeiro.

TABELA 2 - VALORES DOS PARÂMETROS UTILIZADOS NA MODELAGEM.

| Parâmetros do modelo                            | Valores         |
|-------------------------------------------------|-----------------|
| Capacidade de Suporte por espécie de hospedeiro | 250 indivíduos. |
| Réplicas                                        | 50              |
| Similaridade Mínima ( $q_{min}$ )               | $0.5q_0$        |
| Taxa de Mutação ( $\mu$ )                       | 0.025           |
| Intensidade de Troca                            | 0 a 1           |

FONTE: Adaptado de D'Bastiani (2022)

## 2.4. ANÁLISES

Para as análises das redes de interação organizamos os dados em forma de matriz, nas quais os parasitos são listados nas colunas, e os hospedeiros nas linhas. As suas interações são descritas por cada célula da matriz que pode assumir 0 ou 1, mostrando se aquela interação ocorreu ou não respectivamente (binárias). Para caracterizar as comunidades no tempo final e ao longo do tempo utilizamos quatro métricas: a riqueza, a conectância, o aninhamento e a modularidade.

A conectância é o percentual de interações observadas dentre todas as possíveis, ou seja,

$$C = L/(IJ) , \quad (2)$$

onde L corresponde ao número de interações registradas, e I e J são o número de espécies de hospedeiros e parasitos presentes na rede, respectivamente (2) (MAY, 1974). O padrão aninhado é observado quando um pequeno conjunto de espécies especialistas (com poucas interações) interagem com generalistas (com muitas interações). Já as espécies generalistas se relacionam tanto com outras generalistas quanto com as especialistas (JORDANO, 1987, BASCOMPTE ET AL. 2003, 2009, GUIMARÃES, ET AL. 2006, BASCOMPTE & JORDANO 2007, ALMEIDA-NETO ET AL. 2008). A modularidade descreve os agrupamentos da rede, medindo quanto as espécies interagem dentro do módulo e entre os módulos (OLESEN ET AL. 2007). Para o aninhamento foi utilizado a função *nested* método NODF2. E para medir a modularidade usamos o algoritmo de Beckett (2016), implementado na função *computeModules* que cria aleatorizações para preencher a matriz de interação. Os dados foram analisados pelo software R na versão 4.2.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2022), através do pacote “*bipartite*” (DORMANN ET AL. 2008, 2009).

Para a Etapa 02, utilizamos um modelo nulo para normalizar as métricas de aninhamento e modularidade ao longo do tempo. Para cada rede simulada em cada instante de tempo e para a rede empírica realizamos 100 aleatorizações do modelo nulo. O modelo nulo consiste em aleatorizar redes de mesmo tamanho, conectância, e somas marginais (mesmo número de interações para cada espécie). Este modelo nulo foi obtido pela função *nullmodel* do pacote “*bipartite*” com o método “*r2dtable*”. Também consideramos o mesmo modelo nulo em que a conectância e tamanho são mantidos, mas a soma marginal não, selecionando a

opção “shuffle.web”). Optamos por utilizar o método “r2dtable”, por ser um modelo mais restritivo e possibilitar menor variação (material suplementar S3).

Para compararmos os padrões de estruturas das redes, utilizamos o cálculo de z-score, dado por:

$$Z\_score = (x - \langle x_{null} \rangle) / \sigma_{null} \quad (3)$$

onde  $x$  é o valor da medida a ser normalizada (medida empírica ou de cada tempo da simulação do modelo),  $\langle x_{null} \rangle$  é a média das medidas obtida pelo modelo nulo e  $\sigma$  é o desvio padrão das medidas obtidas pelo modelo nulo (3). Os valores de Z-score entre -1,645 e +1,645 englobam 90% das medidas obtidas pelo modelo nulo se a distribuição da métrica nas redes nulas for normal. Valores de Z-score neste intervalo indicam que a medida  $x$  pode ser explicada pelo modelo nulo. Valor acima ou abaixo deste intervalo mostra que a medida  $x$  possui valor maior ou menor do que o esperado ao acaso, respectivamente. Dizemos que uma rede é “aninhada” ou “modular” se seu respectivo Z-score for maior que 1,645.

### 3. RESULTADOS

**Etapa 01 - Análise Tempo Final:** À medida que a intensidade de troca de hospedeiro aumenta, a modularidade e a conectância tendem a, respectivamente, decair e aumentar de uma forma monotônica em todas as simulações. O aninhamento e a riqueza não seguem a mesma tendência monotônica, isto é, existe um valor intermediário de intensidade de troca de hospedeiro que maximiza estas medidas. Estes padrões são observados em todas as comunidades analisadas (Fig. 03).

As diferentes intensidades de troca de hospedeiros podem promover padrões variados. Em todas as simulações quando as comunidades estão próximas de um valor extremo de intensidade de troca de hospedeiro nota-se uma tendência das métricas analisadas. Quando a intensidade de troca é próxima a zero, temos uma alta modularidade, um baixo aninhamento e conectância. Isto ocorre porque, quando a intensidade de troca de hospedeiro é muito baixa (em torno de  $<3\%$ ), o modelo resulta em um processo de coespeciação (Fig. 03). Já quando temos valores de intensidade de troca de hospedeiro próximos a 100%, observamos que as comunidades passam a apresentar uma alta conectividade, baixo aninhamento e modularidade ( $<0.50$ ; Fig. 03).

A tendência da modularidade decair e a conectância aumentar ocorre em torno de um valor de 10% de intensidade de troca para os ID 01, 02, 05, 06 e 09. Este decaimento é bem rápido, ou seja, em um intervalo de intensidade de até 10% (entre 10 a 20%) as métricas de conectância e modularidade mudam drasticamente (Fig. 03). Neste intervalo entre 10% e 30% de intensidade de troca de hospedeiro temos a inversão das métricas de aninhamento e modularidade acompanhadas pelo crescimento do aninhamento e da riqueza. É possível que neste momento nossa rede de interação se apresenta aninhada e modular ao mesmo tempo.

Dentre as nove comunidades analisadas, o modelo estava bem próximo de reproduzir todas as métricas (ver fig 03). As simulações para os ID 01, 03, 06 e 09 conseguiram reproduzir (com diferença menor que 5%) valores das métricas de estrutura de rede (aninhamento, conectância e modularidade) da comunidade empírica respectivamente em valores de intensidade de troca 9 a 11%, porém não conseguiram reproduzir a riqueza para um mesmo valor de intensidade de troca de hospedeiro. Na comunidade ID 04, foi possível reproduzir a riqueza, aninhamento e modularidade, mas não a conectância para o mesmo

valor de intensidade de troca de hospedeiro. Na ID 08 foi possível reproduzir a modularidade e o aninhamento, mas não a conectância e riqueza. Em uma intensidade de troca de hospedeiro próxima a 9%, em ID 01 observamos o padrão de modularidade empírico. Por outro lado, a riqueza desta comunidade só consegue ser reproduzida a uma intensidade próxima a 30%.

As simulações que conseguiram reproduzir simultaneamente as quatro métricas (riqueza, conectância, aninhamento e modularidade) da comunidade empírica foram: ID 02, ID 05 e ID 07 (TABELA 3). Cada comunidade apresenta valores distintos de intensidade de troca de hospedeiro. A comunidade ID 02, apresenta um único valor de intensidade de troca de 14,6% que consegue reproduzir as quatro métricas simultaneamente. A comunidade ID 05 por sua vez, apresentou 12 valores distintos, variando de 11,26% a 14,43%. A comunidade ID 07 apresentou três valores distintos: 7,53%, 6,78%, 6,16%. Na ID 05 e na ID 07, existe uma faixa de valores de intensidade de troca de hospedeiro que conseguem representar as quatro métricas. Entretanto, observando as métricas para cada valor isolado de intensidade de troca de hospedeiro, houve pouca variação das métricas entre as intensidades (ver suplementar S2 e S3).

Nos estudos empíricos, a comunidade ID 01 apresentou valores altos da métrica de modularidade, baixos valores de conectância e aninhamento zero (ver TABELA 3). Em ID 03 há um alto aninhamento (0,61) da comunidade e uma baixa modularidade (0,28). Na comunidade ID 04 e ID 06 temos baixos valores de aninhamento, conectância e modularidade (ver TABELA 3), embora uma alta riqueza de parasitos e hospedeiros (ver TABELA 1). As comunidades ID 08 e ID 09 apresentaram valores altos de aninhamento (ver TABELA 3), nestas comunidades temos um valor de riqueza de parasitos igual ou menor a riqueza de hospedeiros (ver TABELA 1).

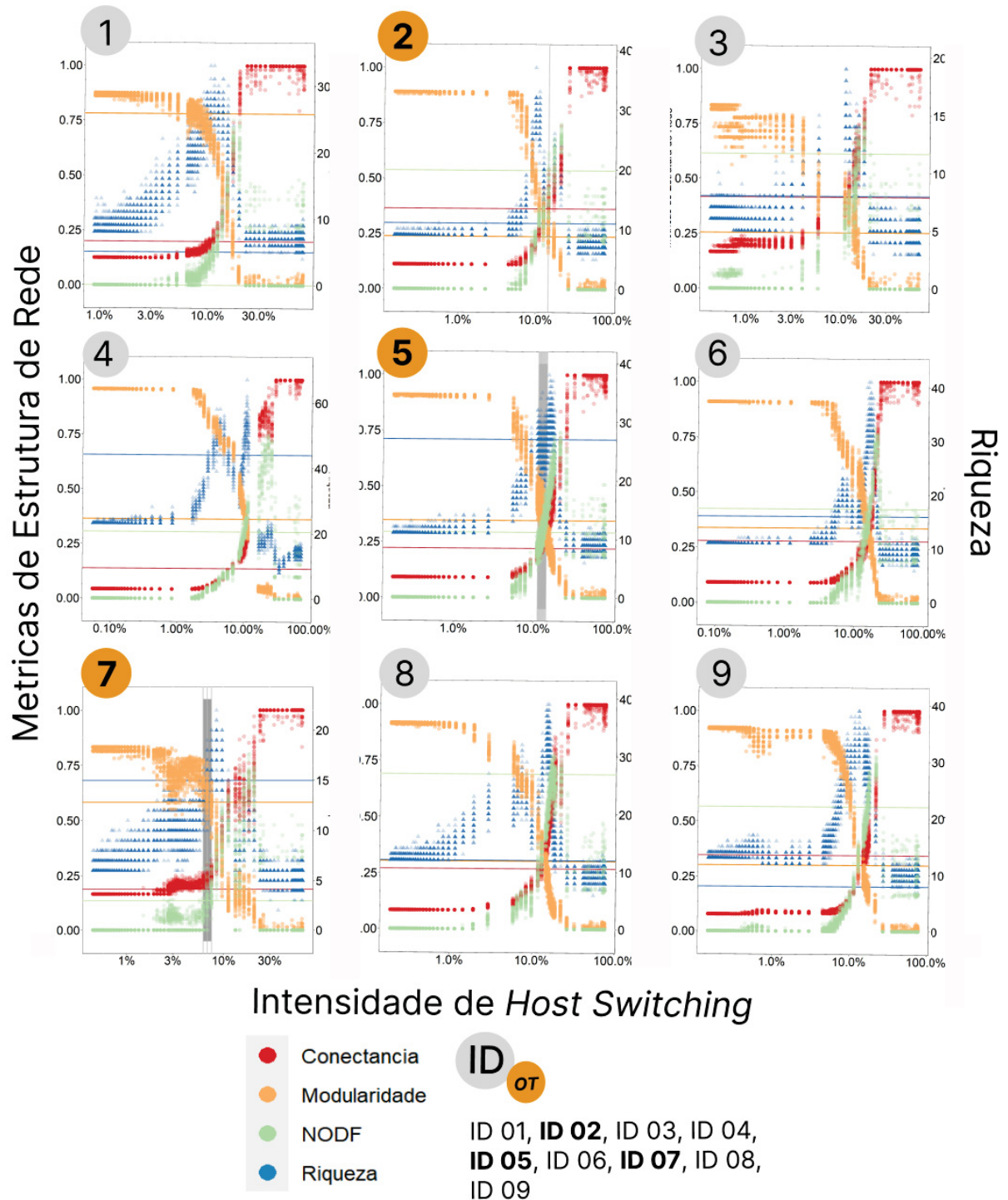
TABELA 3- VALORES DAS MÉTRICAS CALCULADAS POR LOCALIDADE, VALOR DE Z-SCORE E VALOR DE ITH (INTENSIDADE DE TROCA DE HOSPEDEIRO) PARA AS COMUNIDADES QUE FOI AVALIADO O Z-SCORE TEMPORALMENTE. (continua)

| <b>Comunidades</b> | <b>Métricas Calculadas</b> | <b>Valores Métricas Empíricas</b> | <b>Z-score (abs)</b> | <b>Valor de ITH</b> |
|--------------------|----------------------------|-----------------------------------|----------------------|---------------------|
| ID 01              | Aninhamento                | 0                                 | N.A.                 |                     |
|                    | Modularidade               | 0,78                              | N.A.                 | N.A.                |
|                    | Conectância                | 0,2                               | N.A.                 |                     |

|       |              |      |      |                            |
|-------|--------------|------|------|----------------------------|
| ID 02 | Aninhamento  | 0,54 | 0,29 | 14,60%                     |
|       | Modularidade | 0,25 | 0,65 |                            |
|       | Conectância  | 0,36 | N.A. |                            |
| ID 03 | Aninhamento  | 0,61 | 0,36 | N.A.                       |
|       | Modularidade | 0,28 | 0,19 |                            |
|       | Conectância  | 0,42 | N.A. |                            |
| ID 04 | Aninhamento  | 0,31 | 0,35 | N.A.                       |
|       | Modularidade | 0,37 | 1,99 |                            |
|       | Conectância  | 0,14 | N.A. |                            |
| ID 05 | Aninhamento  | 0,31 | 0,94 | 11,26% à<br>14,43%         |
|       | Modularidade | 0,37 | 0,67 |                            |
|       | Conectância  | 0,23 | N.A. |                            |
| ID 06 | Aninhamento  | 0,42 | 1,91 | N.A.                       |
|       | Modularidade | 0,33 | 1,77 |                            |
|       | Conectância  | 0,28 | N.A. |                            |
| ID 07 | Aninhamento  | 0,17 | 0,28 | 6,16%,<br>6,78% e<br>7,53% |
|       | Modularidade | 0,58 | 0,08 |                            |
|       | Conectância  | 0,22 | N.A. |                            |
| ID 08 | Aninhamento  | 0,69 | 0,35 | N.A.                       |
|       | Modularidade | 0,3  | 0,2  |                            |
|       | Conectância  | 0,27 | N.A. |                            |
| ID 09 | Aninhamento  | 0,57 | 0,2  | N.A.                       |
|       | Modularidade | 0,29 | 1,95 |                            |
|       | Conectância  | 0,35 | -    |                            |

\* N.A. Valores Ausentes ou Não Aplicável (i.e. conectância constante no Z-Score)  
 FONTE: O autor (2022)

FIGURA 3 - PAINEL QUE ILUSTRA AS NOVE COMUNIDADES COM AS SUAS MÉTRICAS DE ESTRUTURA DE REDE, RIQUEZA E INTENSIDADE DE TROCA DE HOSPEDEIRO.



FONTE: O autor (2022)

\*Em cada gráfico as simulações são representadas pelos símbolos coloridos (pontos e triângulos). Cada cor representa uma métrica - vermelho: conectância, laranja: modularidade, verde: aninhamento, e azul: riqueza. As linhas horizontais representam os valores das métricas das redes empíricas. A linha ou caixa cinza na vertical mostra os valores de intensidade de troca de hospedeiro que reproduzem todas as métricas empíricas ao mesmo tempo isso foi observado para ID.2, 5 e 7 destacadas em laranja).

**Etapa 02 - Análise Temporal:** Da origem dos hospedeiros até o presente, a dinâmica destas interações variaram bastante. No início da simulação, temos uma rede formada por uma única espécie de hospedeiro com uma única espécie de parasito, gerando uma rede de interação totalmente conectada. Conforme o tempo passa, surgem novas espécies de hospedeiros e então podemos ter novas espécies de parasitos surgindo. À medida que os hospedeiros surgem, há um aumento do repertório dos parasitos, e a probabilidade de espécies de parasitos já existentes migrarem para um novo hospedeiro e o colonizar começam a aparecer (FIGS. 04A, 05A, 06A).

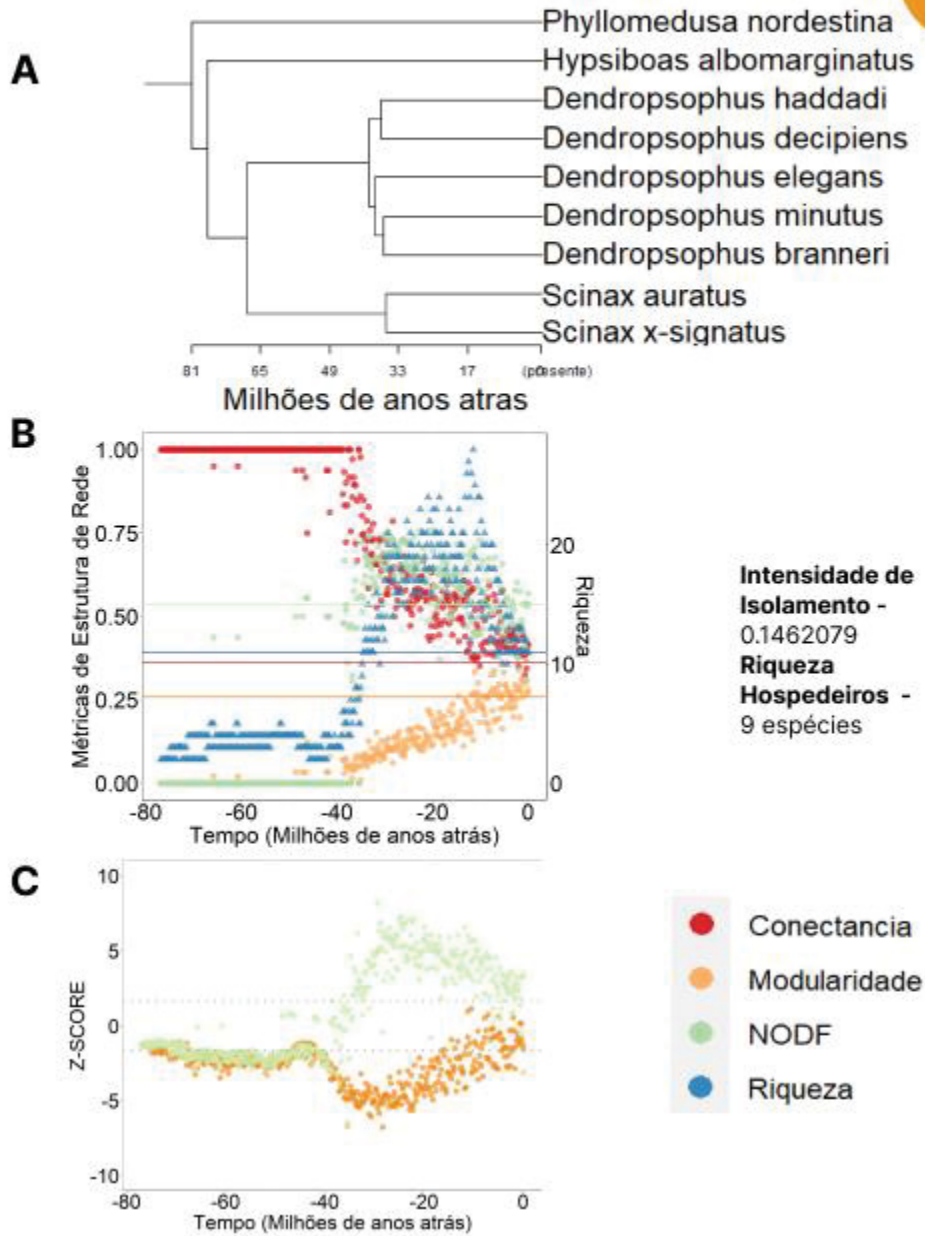
Conforme as espécies hospedeiras surgem (FIGS. 04A, 05A, 06A) há um aumento gradual da riqueza de parasitos e oscilações das métricas de estrutura de rede (FIGS. 04B, 05B, 06B). Quando todas as espécies de hospedeiros surgem (FIGS. 04A, 05A, 06A) em cada comunidade há uma grande diversificação de parasitos, uma queda no padrão da conectância e um aumento do padrão da modularidade e do aninhamento.

Existe um intervalo de tempo (10 a 30 milhões de anos atrás) que permite que as médias das métricas de rede oscilem - com uma variação de 5% acima ou abaixo (FIGS. 04B, 05B, 06B). Inicialmente, temos uma baixa modularidade, aninhamento e riqueza, contrastando com uma alta conectância. Com o passar do tempo a modularidade sobe e a conectância decai (FIGS. 04B, 05B, 06B). A evolução das métricas ao longo do tempo nestas comunidades, nos mostra que as métricas de rede não são estáticas, bem como a riqueza de parasitos varia conforme surgem novas espécies de hospedeiros (FIGS. 04A, 05A, 06A).

Ao olharmos para os padrões de aninhamento e modularidade ao longo do tempo, vemos que para cada comunidade existe uma variação do padrão da estrutura da rede, maior e/ou menor do que esperado ao acaso (observe FIGS. 04 C, 05 C, 06 C). As redes começam com valores próximos ao acaso mas, ao longo da simulação as redes começam a se apresentar mais aninhadas do que esperadas ao acaso e menos modulares do que esperadas ao acaso. Cada comunidade apresenta este cenário em um tempo distinto: A ID 02 apresenta os padrões distinguindo do acaso a aproximadamente 40 milhões de anos atrás (FIG. 04 C), a ID 05 há 90 milhões de anos atrás (FIG. 05 C). Na comunidade ID 07, por sua vez, tanto o aninhamento quanto a modularidade são menores do que o esperado ao acaso a aproximadamente 20 milhões de anos atrás (FIG. 06 C).

FIGURA 4 - EVOLUÇÃO TEMPORAL COMUNIDADE ID 02.

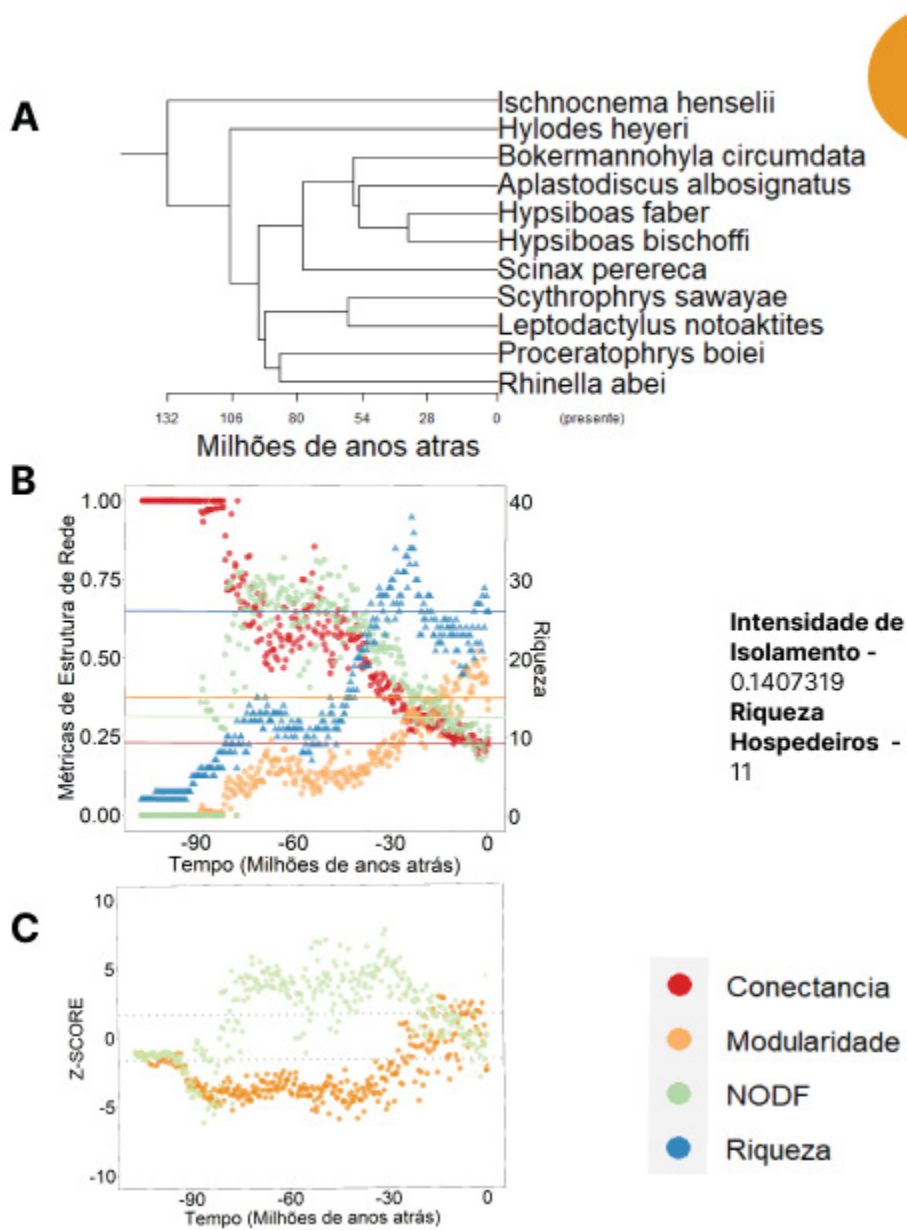
2



FONTE: O autor (2022)

\*A: filogenia das espécies de hospedeiros utilizada como dado de entrada do modelo. B: Métricas analisadas ao longo do tempo. C: Z-Score do aninhamento e modularidade permitindo a comparação da estrutura da rede ao longo do tempo. À direita temos a filogenia empírica com seus hospedeiros em roxo e os parasitos em amarelo.

FIGURA 5 - EVOLUÇÃO TEMPORAL COMUNIDADE ID 05.

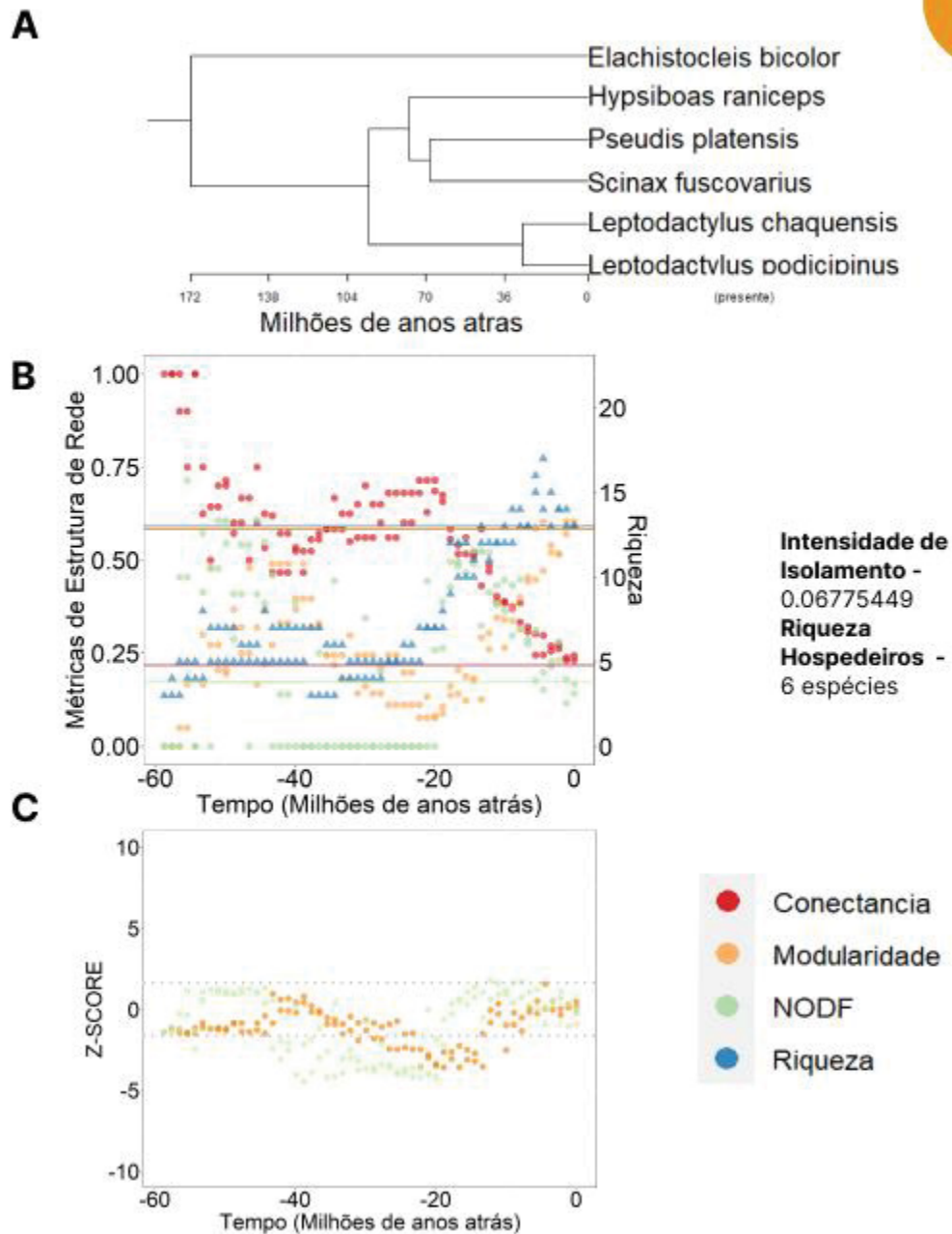


FONTE: O autor (2022)

\*A: filogenia das espécies de hospedeiros utilizada como dado de entrada do modelo. B: Métricas de estrutura de rede e riqueza ao longo do tempo. C: Z-Score do aninhamento e modularidade permitindo a comparação da estrutura da rede ao longo do tempo. À direita temos a filogenia empírica com seus hospedeiros em roxo e os parasitos em amarelo.

FIGURA 06 - EVOLUÇÃO TEMPORAL COMUNIDADE ID 07.

7



FONTE: O autor (2022)

\*A: filogenia das espécies de hospedeiros utilizada como dado de entrada do modelo. B: Métricas analisadas ao longo do tempo. C: Z-Score do aninhamento e modularidade permitindo a comparação da estrutura da rede ao longo do tempo. À direita temos a filogenia empírica com seus hospedeiros em roxo e os parasitos em amarelo.

Estes resultados foram obtidos através da análise do modelo nulo pelo método “r2dtable”. Esta análise também foi feita utilizando o método “shuffle.web”. Ambos métodos são do pacote *null model* e mantêm a conectância e o número de interações constantes. O método "shuffle.web" mostrou uma tendência qualitativamente similar do método “r2dtable”.

Nas simulações por “r2dtable” é possível observar os padrões de aninhamento e modularidade desde a origem da rede até o presente (ver coluna à direita da FIG. S1). A comunidade ID 02 começa a apresentar valores diferentes do que esperado ao acaso apenas após a diversidade de hospedeiros estar completa (FIGS. 04 A). Este resultado indica que a estrutura da rede é sensível à filogenia dos hospedeiros que compõem esta comunidade.

Na ID 05 é possível perceber que os padrões de aninhamento e modularidade destoam do acaso por um longo tempo (FIG 05 B), Mas ao olharmos junto com a evolução da filogenia dos hospedeiros (FIG 05 A), vemos que depois que a comunidade de hospedeiro se estabelece, há uma tendência destas métricas se aproximarem de zero. Este cenário nos mostra que, embora haja variação ao longo do tempo, conforme as comunidades se aproximam do presente tendem a ter uma estrutura de rede equivalente à gerada ao acaso.

#### 4. DISCUSSÃO

Neste trabalho avaliamos como a rede de interação evolui no tempo. Analisamos 09 comunidades de anuros e seus hospedeiros na América do Sul e buscamos o valor de intensidade de troca de hospedeiro que consegue simultaneamente reproduzir quatro métricas empíricas: riqueza de parasitos, conectância, aninhamento e modularidade (Etapa 01). A variação na intensidade de troca de hospedeiro promove grande variação das métricas, entretanto, o modelo pôde reproduzir simultaneamente as métricas de 3 das 9 comunidades. O modelo utilizado não conseguiu reproduzir simultaneamente todas as métricas de todas as comunidades, Porém, algumas simulações apresentaram valores próximos aos das métricas empíricas. Para as 3 comunidades que atenderam ao requisito da Etapa 01, avaliamos a variação das métricas ao longo do tempo e percebemos novamente que a riqueza e estrutura da rede sofre variações que parecem estar associadas aos eventos de especiação dos hospedeiros.

Observamos que valores intermediários de intensidade de troca de hospedeiro favoreceram a diversificação de parasitos. Esta tendência também foi vista no trabalho de D’Bastiani em 2022. Estudos de ilhas avaliaram, a partir de modelagem matemática, o efeito da migração contínua na especiação de indivíduos e observaram que a riqueza de espécies nas ilhas aumenta para um valor intermediário de migração (PRÍNCIPE ET AL., 2022, CZARNOBAI. S. ET AL., 2022). Podemos fazer uma analogia entre estes estudos e nossos resultados: as ilhas se comportam como os hospedeiros e os indivíduos como os parasitos. Neste estudo de ilhas observaram que a especiação ocorre tanto por efeito fundador (colonização seguida de diferenciação) como por especiação simpátrica favorecida pela migração. Na especiação simpátrica, os indivíduos imigrantes trazem novidades evolutivas que não ocorrem na ilha de destino que acaba por propagar em alguns indivíduos e proporcionar especiação simpátrica sendo beneficiadas pela migração. Apesar de não termos avaliado os mecanismos de especiação, pela similaridade e analogia com o modelo de ilhas, acreditamos que estes dois mecanismos estejam também presentes em nosso modelo. Ou seja, a dinâmica de troca de hospedeiro pode ocasionar especiação tanto via colonização seguida de especiação quanto especiação intra-hospedeiro, mesmo que este último seja controlado no modelo para não ocorrer. De fato, especiação via colonização e especiação intra-hospedeiro são dois processos alternativos aos eventos de coespeciação, que por muito

tempo se esperava da associação entre parasito e hospedeiro (BRUNNER & EIZAGUIRRE, 2016).

Três das nove comunidades analisadas conseguiram reproduzir as quatro métricas simultaneamente para um mesmo valor de intensidade de troca. As comunidades que não atenderam a esse requisitos conseguiram reproduzir três das quatro métricas. A riqueza do parasito pode ter sido subestimada nas comunidades analisadas, devido a dificuldade de coleta e análise das espécies parasitos (MORAND, 2015). A dificuldade de descrever e identificar espécies de parasitos em estágios larvais, por exemplo, também pode ter subestimado a riqueza parasitária das comunidades (CAMPIÃO, ET AL., 2014, 2016). Nos estudos de comunidade analisados neste trabalho as espécies parasitárias foram descritas em sua maioria por análise morfológica (AGUIAR, ET AL., 2015, GOLDBERG, ET AL., 2016, CAMPIÃO, ET AL., 2016, MARTINS-SOBRINHO, ET AL., 2017, EUCLYDES, ET AL., 2021) e não genética (WILLKENS, ET AL., 2021). Assim, é possível que nosso modelo não tenha sido capaz de reproduzir seis das nove comunidades devido a falta de informação empírica destas comunidades. Considerando esta limitação, nosso modelo seria capaz de superestimar a riqueza das comunidades analisadas.

Existe uma variação ao longo do tempo dos padrões de estrutura de rede como o aninhamento e a modularidade. Olesen e colaboradores (2007), em contrapartida ao encontrado em nosso trabalho, argumentam que as pressões seletivas impostas pelas interações podem ser determinantes na estruturação da rede e em sua estabilidade. Isto significa que, mesmo se as interações mudarem, a estrutura da rede tende a se manter estável ao longo do tempo (OLESEN ET AL. 2007). De fato, trabalhos que utilizam modelagem matemática mostraram uma estabilidade do padrão da estrutura da rede (DE ALVARENGA, ET AL., 2021). Entretanto, este trabalho considera uma escala de tempo adaptativa, em que adaptações das espécies podem ocorrer, porém, não propiciavam especiação. No trabalho de Andreatzi e colaboradores (2017), por exemplo, observaram adaptações das espécies a curto prazo ligadas à pressão de seleção. Quando a pressão de seleção ecológicas/evolutivas foi maior nos consumidores do que nos recursos, observou-se adaptações das espécies consumidoras, alterando a dinâmica da rede, com o pressuposto do modelo: a rede era mantida constante ao longo do tempo mas, mesmo assim as métricas apresentaram variação da modularidade. Futuramente em 2021 os autores utilizaram um modelo que permitia a troca de hospedeiro por parte do parasito, o que promoveu a variação da métrica no tempo (ANDREAZZI, ET AL., 2017). Em analogia com nosso trabalho, embora não avaliemos a

pressão de seleção sobre os parasitos, observamos que à medida que a filogenia do hospedeiro se altera, as espécies parasitárias se alteram também. Isso mostra que as métricas de aninhamento e modularidade sofrem variação no tempo evolutivo.

O trabalho de Braga e colaboradores (2021), analisando as interações em escala evolutiva, traz informações das variações das métricas de rede. Observou-se que à medida que novas espécies surgiram a organização dos módulos da rede borboleta-planta foi sendo alterada (por volta de 35 milhões de anos atrás). O aninhamento auxiliou na conexão dos módulos da rede, permitindo em dado tempo uma topologia composta, com rede modular com presença de aninhamento dentro dos módulos. Em nossas comunidades, por sua vez, não foi possível observar alto aninhamento e alta modularidade.

Nosso modelo sugere não apenas simular as variações das interações no tempo, mas também simular a evolução da filogenia do parasito com diferentes intensidades de troca de hospedeiro. Embora todos os resultados mencionados acima, nosso modelo possui algumas limitações. O modelo não considera as extinções dos hospedeiros - pois não temos esta informação. Outro ponto é que nosso modelo considera todos os hospedeiros equivalentes, Em relações parasito-hospedeiro a filogenia aparenta ser um bom proxy de seleção de possíveis hospedeiros (ver em LIMA, ET AL, 2012 E CARVALHO, E. F., 2019). Porém, o tamanho dos hospedeiros, variações na capacidade de suporte dentre as espécies hospedeiras, sua distribuição espacial são pontos determinantes na estruturação das interações (NOVOSOLOV, ET AL., 2017).

## 5. CONCLUSÃO

Neste trabalho podemos observar que na análise das nove comunidades no tempo final - recorte do presente, todas apresentam características semelhantes. Os valores intermediários de intensidade de troca de recurso favoreceram a diversificação de parasitos. Valores menores de intensidade de troca limitam as chances do parasito migrar para outro hospedeiro e valores maiores aumentam as chances proporcionalmente. Ao analisar as redes ao longo do tempo observamos que as redes de interação não são estáveis e sofrem variações ao longo do tempo. Eventos de especiação aumentam o repertório dos parasitos e alteram a dinâmica evolutiva da rede de interação.

Por fim, concluímos que o nosso trabalho possibilitou uma análise temporal importante para descrever e entender a dinâmica evolutiva das métricas de estrutura de rede de interação tendo como proxy a filogenia. A escala de tempo evolutiva testada neste trabalho permite observar eventos de especiação junto com a troca de hospedeiro. Esses resultados nos permitem melhor entender a dinâmica ecoevolutiva das interações parasito-hospedeiro, podendo ser aplicado a outros tipos de interação entre sistemas biológicos. Poder simular as possíveis trocas de hospedeiro podem fornecer dados importantes sobre a dinâmica das comunidades mediante a fatores ambientais e antrópicos.

Com base nos estudos realizados neste trabalho imaginamos que ainda há um grande caminho para compreensão das interações parasito-hospedeiro no ecossistema. Nossos resultados trazem novidades de como analisar possíveis cenários de como a interação parasito-hospedeiro se estabeleceu com o passar dos anos e também como a troca de hospedeiro influencia tanto na diversificação de parasito e hospedeiros como nas estruturas das redes de interação.

## REFERÊNCIAS

- AGUIAR, A. ET AL. 2015. **Helminth parasite communities of two *Physalaemus cuvieri* Fitzinger, 1826 (Anura: Leiuperidae) populations under different conditions of habitat integrity in the Atlantic Rain Forest of Brazil.** Brazilian Journal of Biology, v. 75, n. 4, p. 963-968.
- AGUIAR, A. ET AL., 2021. **Biodiversity of anuran endoparasites from a transitional area between the Atlantic Forest and Cerrado biomes in Brazil: new records and remarks.** ZOOTAXA (ONLINE) , v. 4948, p. 1-41, 2021.
- ALMEIDA-NETO M. et al. 2008. **A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement.** Oikos 117: 1227-1239.
- ANDREAZZI, C. S., THOMPSON, J. N., & GUIMARAES JR, P. R. 2017. **Network structure and selection asymmetry drive coevolution in species-rich antagonistic interactions.** The American Naturalist, 190(1), 99-115.
- BASCOMPTE, J. ET AL. 2003. **The nested assembly of plant-animal mutualistic networks.** - Proc. Natl. Acad. Sci. 100: 9383–9387.
- BASCOMPTE, J., & JORDANO, P. 2007. **Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity.** Annual review of ecology, evolution, and systematics, 567-593.
- BASCOMPTE, J. 2009. **Mutualistic networks.** - Front. Ecol. Environ. 7: 429–436
- BECKETT, S. J. 2016. **Improved community detection in weighted bipartite networks.** Royal Society
- BELLAY, S. ET AL. 2011. **A host–endoparasite network of Neotropical marine fish: are there organizational patterns?** – Parasitology 138: 1945–1952.
- BOYD B. M., NGUYEN N. P., ALLEN J. M., WATERHOUSE R. M., VO K. B., SWEET A. D., JOHNSON K. P. 2022. **Long-distance dispersal of pigeons and doves generated new ecological opportunities for host-switching and adaptive radiation by their parasites.** Proceedings of the Royal Society B, 289(1970), 20220042.
- BRAGA, M. P. ET AL. 2013. **Padrões de interação e diversificação dos Monogenoidea parasitos de brânquias de peixes dulcícolas na Região Neotropical.** Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) - Universidade Federal do Paraná. 2013
- BRAGA, M. P. ET AL. 2018. **Unifying host-associated diversification processes using butterfly–plant networks.** - Nat. Commun. 9: 5155.
- BRAGA, M.P., ET AL. 2021. **Phylogenetic reconstruction of ancestral ecological networks through time for pierid butterflies and their host plants.** Ecology Letters, 24, 2134–2145. <https://doi.org/10.1111/ele.13842>
- BROOKS, DANIEL R., ERIC P. HOBERG, AND WALTER A. BOEGER. ***The Stockholm Paradigm: Climate Change and Emerging Disease.*** University of Chicago Press, 2019. Chicago Scholarship Online, 2020.

<https://doi.org/10.7208/chicago/9780226632582.001.0001>.

BRUNNER, F. S., & EIZAGUIRRE, C. 2016. **Can environmental change affect host/parasite-mediated speciation?**. *Zoology*, 119(4), 384-394.

CAMPIÃO, K. M., ET AL., 2014. **Checklist of Helminth parasites of Amphibians from South America**. *Zootaxa* 30:3843(1):1–93

CAMPIÃO, K. M., ET AL. 2015. **How Many Parasites Species a Frog Might Have? Determinants of Parasite Diversity in South American Anurans**. *PLoS ONE* 10(10): e0140577. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140577>

CAMPIÃO, K. M., ET AL. 2016. **Helminth Parasites of 11 Anuran Species from the Pantanal Wetland, Brazil**. - *Comp. Parasitol.* 83: 92–100.

CARVALHO, A. V.; NERES, J. C. I. **Inventariamento da anurofauna encontrada na área experimental da Faculdade Guarai: um estudo retrospectivo**. *Nature and Conservation*, v.14, n.1, p.32-40, 2021. DOI: <http://doi.org/10.6008/CBPC2318-2881.2021.001.0004>

CARVALHO, E. F. F. 2019. **O gradiente latitudinal influencia os padrões de redes de interação parasito-hospedeiro?**. 48 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2019.

CALATAYUD, J. ET AL. 2016. **Geography and major host evolutionary transitions shape the resource use of plant parasites**. – *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 113: 9840–9845

CZARNOBAL, S. ET AL. 2022. **Padrões e processos de especiação em um modelo de duas ilhas/ Simone Czarnobal**. Tese (Doutorado). Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação. Curitiba, 2022

DA SILVA, E. L. P. ET AL. 2020. **Interação planta-polinizador em praças públicas da cidade de Morretes (Paraná)**. *Meio Ambiente (Brasil)*, v. 2, n. 3, 2020.

D’BASTIANI, E. ET AL. 2020. **Influence of the ecological opportunity of interaction on the structure of host-parasite networks**.

D’BASTIANI, E.; CAMPIÃO, KARLA M. 2021. **Disentangling the beta-diversity in anuran parasite communities**. *PARASITOLOGY (CAMBRIDGE. ONLINE)*, v. March, p. 1-6-6, 2021.

D’BASTIANI, E., PRINCEPE, D., CAMPIÃO, K. M., MARQUITTI, F. M., BOEGER, W. A., & ARAUJO, S. L. 2022. **Effect of host-switching on the eco-evolutionary patterns of parasites**. *bioRxiv*.

DE ALVARENGA, A. M. S. B. 2021. **Consumers' active choice behaviour promotes coevolutionary units in antagonistic networks**. *Journal of Evolutionary Biology*, 00, 1–12. <https://doi.org/10.1111/jeb.13956>

DE SOUZA, F. C., FORSTER, O. C., DE SOUZA QUEIROZ, M., & DOS ANJOS, L. A. 2016. **Primer Registro de Rhabdias (Nematoda: Rhabdiasidae) En Hypsiboas Raniceps, Cerrado, Brasil**. *Neotropical Helminthology*, 10(2).

DE VIENNE D. M., ET AL., 2013. **Cospeciation vs host-shift speciation: methods for testing, evidence from natural associations and relation to coevolution**. *New Phytologist*,

198, 347-385.

DORMANN, C.F., GRUBER B. & FRUEND, J. 2008. **Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks**. R news Vol 8/2, 8 - 11.

DORMANN, C.F., FRÜND, J., BLÜTHGEN, N. AND GRUBER, B. 2009. **Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks**. The Open Journal of Ecology, 2, 7-24. <http://dx.doi.org/10.2174/1874213000902010007>

DOS SANTOS, AN, DE OLIVEIRA RODRIGUES, AR, DOS SANTOS ROCHA, FJ ET AL. 2018 **Neocosmocercella fisherae n. sp. (Nematoda: Cosmocercidae), parasito do intestino grosso de Phyllomedusa bicolor (Boddaert) (Anura: Phyllomedusidae) da Amazônia brasileira**. Sistema Parasitol 95, 293-300 (2018). <https://doi.org/10.1007/s11230-017-9770-0>

DOS SANTOS, L. E.. 2020. **Como aspectos ecológicos dos anuros influenciam a infecção por parasitos?** / Lorena Euclides dos Santos. – Curitiba, 2020. 38 p.: il.

DUARTE-BALLESTEROS, L., URBINA-CARDONA, J. N., & SABOYÁ-ACOSTA, L. P. 2021. **Ensamblajes de anuros y heterogeneidad espacial en un ecosistema de páramo de Colombia**. caldasia, 43(1), 126-137.

DUPONT, Y. L. AND OLESEN, J. M. 2009. **Ecological modules and roles of species in heathland plant–insect flower visitor networks**. – J. Anim. Ecol. 78: 346–353.

ENGELSTÄDTER, J. E NZ FORTUNA . 2019 . **A dinâmica da troca de hospedeiros preferenciais: filogenia de hospedeiros como um preditor chave da distribuição de parasitos** . Evolução . 73 : 1330 - 1340 .

EUCLYDES, L., DUDCZAK, A. C., & CAMPIÃO, K. M. 2021. **Anuran's habitat use drives the functional diversity of nematode parasite communities**. Parasitology Research, 120(3), 993-1001.

FECCHIO A., WELLS K., BELL, J.A., TKACH V. V., LUTZ H. L., WECKSTEIN J. D. CLARK N. J. 2019. **Climate variation influences host specificity in avian malaria parasites**. Ecology Letters, 22, 547-557.

FORTUNA, M. A. ET AL. 2010. **Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin?** – J. Anim. Ecol. 79: 811–817.

FOSTER C.S.P. 2019. **DIGEST: The phylogenetic distance effect: Understanding parasite host switching\***. Evolution. 73:1494–1495.

GAMBALE ET AL., 2014. **Composição e riqueza de anfíbios anuros em remanescentes de Cerrado do Brasil Central**. Iheringia, Série Zoologia, Porto Alegre, 104(1):50-58,

GOLDBERG, S. R.; BURSEY, C. R.; KRAUS, F. **Helminths of 13 species of microhylid frogs (Anura: Microhylidae) from Papua New Guinea**. Journal of Natural History, v. 50, n. 31-32, p. 2005-2020, 2016.

GOTELLI, NICHOLAS J. AND GRAVES, GARY R. 1996. **Null Models in Ecology**. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

GUIMARÃES, P. R. ET AL. 2006. **Asymmetries in specialization in ant–plant mutualistic**

**networks.** - Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 273: 2041–2047.

HARTENTHAL, F. W. V. ET AL. **O papel da coevolução e do comportamento de seleção de recurso na arquitetura de redes de interações antagonistas.** Orientador: Prof.a Dr.a Sabrina L. B. Araujo. 2015. 99 f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2015.

HIGGS P. G., DERRIDA B. 1991. **Stochastic models for species formation in evolving populations.** Journal of Physics A: Mathematical and General, 24(17), L985.

JETZ, W., PYRON, R.A. **The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life.** Nat Ecol Evol 2, 850–858 (2018). <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0515-5>

JORDANO, P. 1987. **Patterns of Mutualistic Interactions in Pollination and Seed Dispersal: Connectance, Dependence Asymmetries, and Coevolution.** - Am. Nat. 129: 657–677.

KRASNOV, B. R. ET AL. 2012. **Phylogenetic signal in module composition and species connectivity in compartmentalized host–parasite networks.** – Am. Nat. 179: 501–511.

KUTZER, M. A. M. & ARMITAGE, S. A. O. 2016. **Maximizando a aptidão em face de parasitos: uma revisão da tolerância do hospedeiro.** Zoologia , 119, 281-289.

LEWINSOHN, T. M. ET AL. 2006. **Matrizes, redes e ordenações: a detecção de estrutura em comunidades interativas.** - Oecologia Bras. 10: 90–104.

CARVALHO, E. F. F. 2019. **O gradiente latitudinal influencia os padrões de redes de interação parasito-hospedeiro?** 2019. 48 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2019.

MALUCELLI, T. S. ET AL. **Interação entre plantas e beija-flores em diferentes escalas espaciais.** Orientador: Prof.a Dr.a Isabela Galarda Varassin. 2018. 152 f. Dissertação (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2018.

MARGULIS, L. 2002. **Planeta simbiótico - Un nuevo punto de vista sobre la evolución.** Editora Debate. 1o ed.

MARTINS, A. C. 2013. **Abordagens históricas no estudo das interações planta-polinizador.** OecologiaAustralis, 7(7 (2), 229-242.

MARTINS-SOBRINHO, P. M. ET AL., 2017. **Helminths of some tree frogs of the families Hylidae and Phyllomedusidae in an Atlantic rainforest fragment, Brazil,** Journal of Natural History, 51:27-28, 1639-1648, DOI: 10.1080/00222933.2017.1337945

MAY, R. M. 1974. **Stability and complexity in model ecosystems** (Princeton University Press).

MAYER, M., ET AL., 2021. **Host defense or parasite cue: Skin secretions mediate interactions between amphibians and their parasites.** Ecology Letters. 24, 1955– 1965. <https://doi.org/10.1111/ele.13832>

MELLO, M. 2010. **Redes mutualistas: pequenos mundos de interações entre animais e**

**plantas.** - *Ciência Hoje* 47: 32–37.

MELLO, M. A. R. ET AL. 2011. **The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks.** – *Oecologia* 167: 131–140.

MONTOYA, J. M. ET AL. 2006. **Ecological networks and their fragility.** - *Nature* 442: 259–264.

MÜLLER M. I., MORAIS D. H., COSTA-SILVA G. J., AGUIAR A., AVILA R.W. DA SILVA R. J. 2018. **Diversity in the genus *Rhabdias* (Nematoda, Rhabdiasidae): Evidence for cryptic speciation.** *Zoologica Scripta*, 47, 595-607.

NYLIN S., SLOVE J. JANZ N. 2014. **Host plant utilization, host range oscillations and diversification in nymphalid butterflies: a phylogenetic investigation.** *Evolution*, 68, 105-124

NYLIN S., ET AL., 2018. **Embracing colonizations: a new paradigm for species association dynamics.** *Trends in ecology evolution*, 33, 4-14

OLEQUES, S. S. 2016. **Fenologia reprodutiva e redes de interações planta-polinizador em uma comunidade campestre do Rio Grande do Sul.**

OLESEN, J. M. ET AL. 2007. **The modularity of pollination networks.** - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104: 19891–19896.

OLIVEIRA FILHO, J. G. D. 2018. **Uso de compostos repelentes produzidos por cães resistentes ao *Rhipicephalus sanguineus* sensu lato para o seu controle em cães susceptíveis.**

PARRA ET AL. 2019. **Helminths of *Chiasmocleis* and *Dendropsophus* - Neotropical Helminthology**, 2019, 13(2), jul-dic.

PELLISSIER, L. ET AL. 2018. **Comparing species interaction networks along environmental gradients: Networks along environmental gradients.** - *Biol. Rev.* 93: 785–800.

PEREIRA, C. C. ET AL. 2018. **Fenologia, herbivoria e dinâmica de redes em *Malpighiaceae*.**

PETANIDOU, T. ET AL. 2008. **Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization: High plasticity in plant-pollinator networks.** - *Ecol. Lett.* 11: 564–575.

PINHEIRO, R.B.P., ET AL., 2019. **A new model explaining the origin of different topologies in interaction networks.** *Ecology*, 100, 1–30. <https://doi.org/10.1002/ecy.2796>.

POULIN, R., 2007. **Are there general laws in parasite ecology?** *Parasitology*, vol. 134, no. Pt 6, pp. 763-776. <http://dx.doi.org/10.1017/S0031182006002150>. PMID:17234043.

PRINCEPE, D., ET AL. 2022. **Diversity patterns and speciation processes in a two-island system with continuous migration.** arXiv preprint arXiv:2202.11510.

R CORE TEAM (2022). **R: A language and environment for statistical computing.** R

Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

SANTOS, G. M. DE M. ET AL. 2010. **Flower-visiting guild associated with the Caatinga flora: trophic interaction networks formed by social bees and social wasps with plants.** - *Apidologie* 41: 466–475.

SINSCH U, BALCZUN C, SCHEID P, DEHLING JM. 2021. **Component Endoparasite Communities Mirror Life-History Specialization in Syntopic Reed Frogs (*Hyperolius spp.*)**. *Diversity*. 2021; 13(12):669. <https://doi.org/10.3390/d13120669>

STOUFFER, D. B. 2010. **Scaling from individuals to networks in food webs.** - *Funct. Ecol.* 24: 44–51.

THOMPSON, J. N. 2006. **Mutualistic webs of species.** *Ecology*, v. 312, n. 5772, p. 372-373.

TOLEDO, G. M. 2017. **Estudo Biodiversidade de helmintos parasitos de anuros procedentes de diferentes fitofisionomias no Peru.** Teses de Doutorado. Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, UNESP. Botucatu-SP

TOLEDO GM, SCHWARTZ HO, NOMURA HAQ, AGUIAR A, VELOTA RAMV, DA SILVA RJ AND ANJOS LA 2018. **Helminth community structure of 13 species of anurans from Atlantic rainforest remnants, Brazil.** *Journal of Helminthology* 92, 438–444.

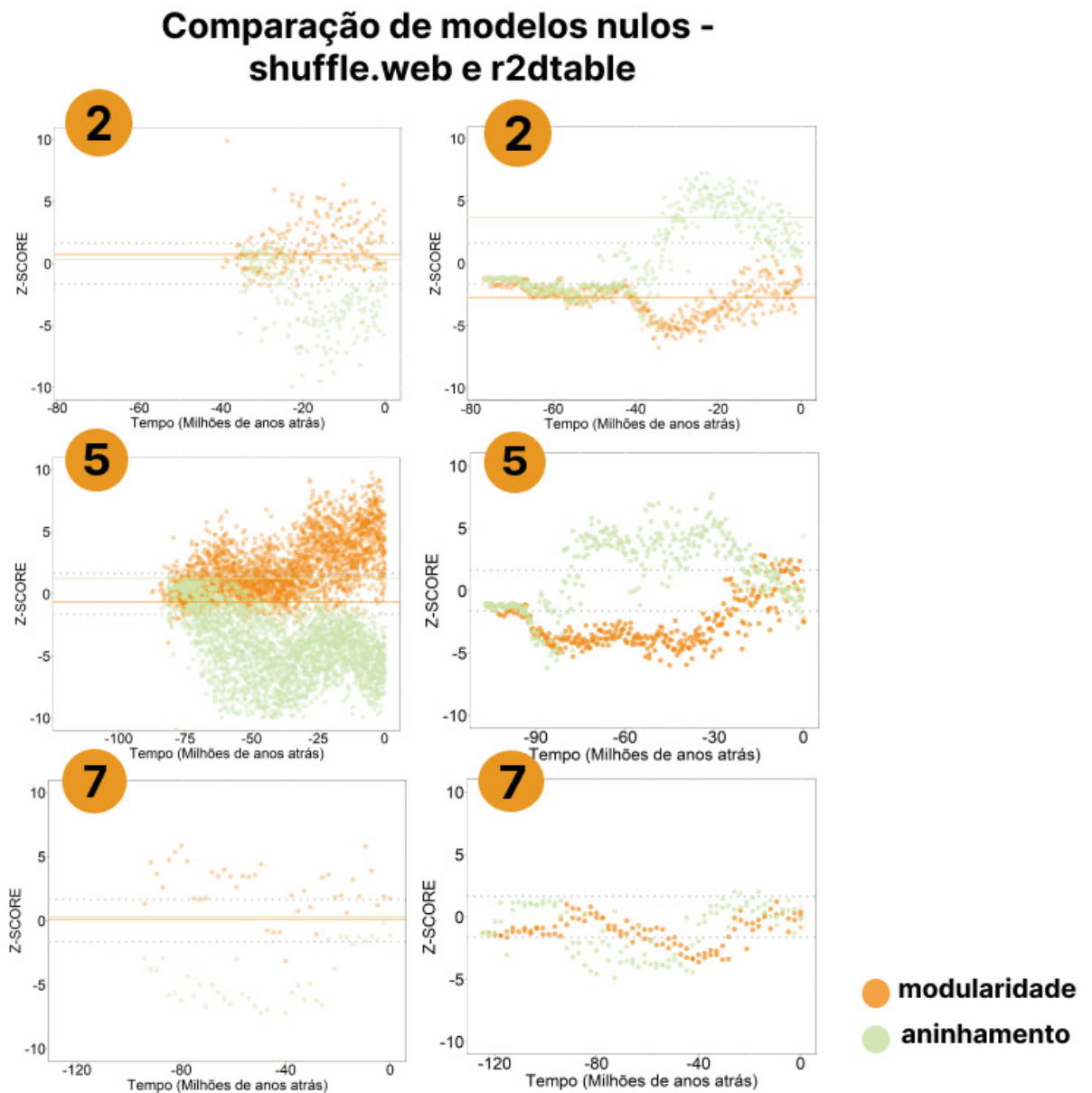
WIKEL, S. K. 1996. **Host immunity to ticks.** *Annual review of entomology*, 41(1), 1-22.

WILLKENS, Y, ET AL., 2021. **Do host habitat use and cospeciation matter in the evolution of *Oswaldocruzia* (Nematoda, Molineidae) from neotropical amphibians?** *J Helminthol* 2021;95:e33. [PMID: 34227463 DOI: 10.1017/S0022149X21000250]

WOOLHOUSE M. E., HAYDON D. T., ANTIA R. 2005. **Emerging pathogens: the epidemiology and evolution of species jumps.** *Trends in ecology & evolution*, 20(5), 238-244.

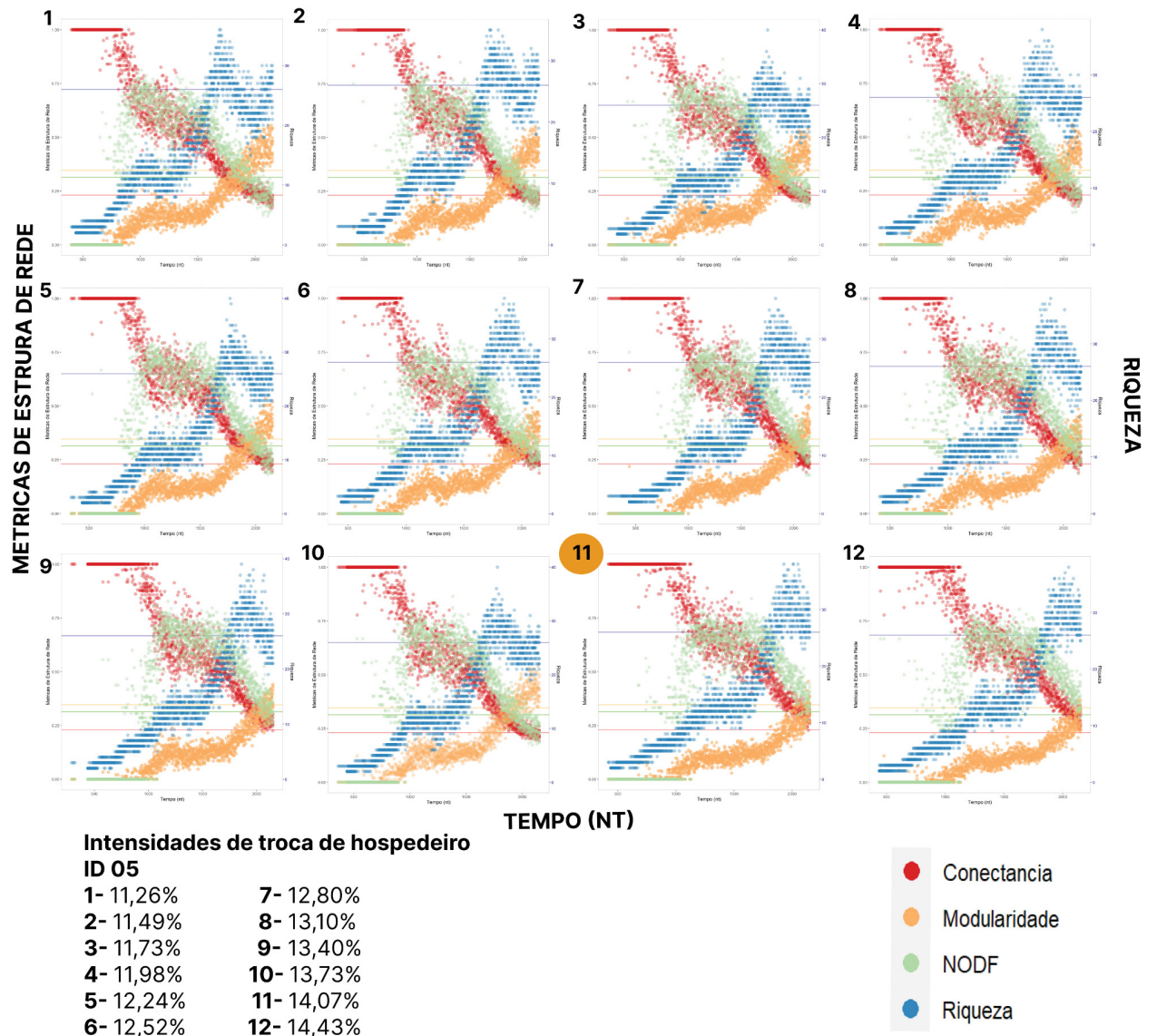
## MATERIAL SUPLEMENTAR

### MODELOS NULOS TESTADOS

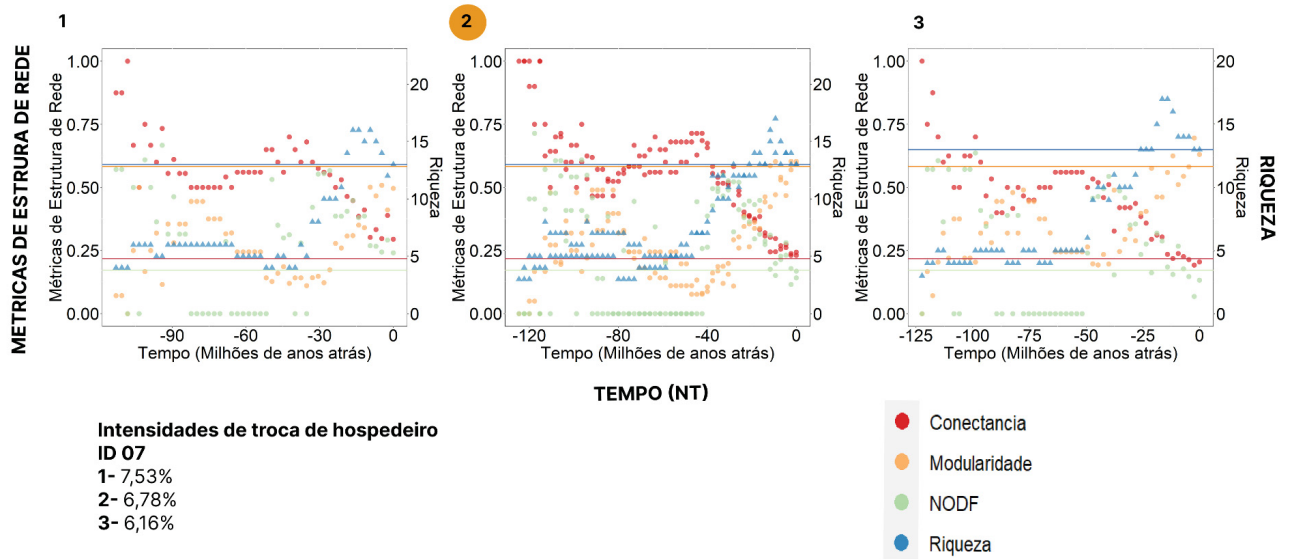


**Figura S1- Comparação dos modelos nulos testados.** A esquerda o modelo nulo pelo método "shuffle.web" e a direita o modelo nulo pelo método "r2dtable". Em ambos modelos a conectância e número de interações é mantida. No modelo "r2dtable", o número de interações de cada espécie também é mantido.

INTENSIDADE DE TROCA DE RECURSO QUE CONSEGUIRAM REPRODUZIR RIQUEZA, ANINHAMENTO, CONECTÂNCIA E MODULARIDADE DAS COMUNIDADES EMPÍRICAS



**Figura S2 - Intensidades de troca de hospedeiro da comunidade ID 05.** Presença de 12 valores de intensidade de troca de hospedeiro que conseguiram reproduzir os padrões empíricos de riqueza, conectância, aninhamento e modularidade. A intensidade de troca marcada de laranja é a que analisamos nos resultados.



**Figura S3 - Intensidades de troca de hospedeiro da comunidade ID 07.** Presença de 03 valores de intensidade de troca de hospedeiro que conseguiram reproduzir os padrões empíricos de riqueza, conectância, aninhamento e modularidade. A intensidade de troca marcada de laranja é a que analisamos nos resultados.