

A ESTRUTURA E A DINÂMICA EVOLUTIVA DE REDES MUTUALÍSTICAS

Paulo R. Guimarães Jr.

Interações ecológicas entre indivíduos de espécies diferentes estão entre os principais componentes da biodiversidade. Atualmente, há um conjunto de teorias bem desenvolvido que visa compreender como interações ecológicas, como os mutualismos, moldam e são moldadas por processos evolutivos. Este corpo teórico se concentra no estudo de interações entre pares de espécies. Todavia, mesmo as interações interespecíficas mais íntimas são influenciadas por outras espécies na mesma localidade. De fato, a maior parte das interações interespecíficas envolve dezenas de espécies, resultando na formação de redes de interações. Recentemente, a estrutura das redes formadas por diferentes mutualismos começou a ser descrita por meio de métricas derivadas da teoria de grafos e da mecânica estatística. A despeito do estudo sobre a estrutura das redes mutualísticas estar apenas começando, um padrão geral parece emergir: a estrutura das redes mutualísticas está associada a poucos aspectos básicos da história natural dos mutualismos. Neste sentido, o grau de intimidade observado na interação entre indivíduos de espécies diferentes parece estar associado à estrutura das redes mutualísticas. Simulações numéricas sugerem que estas diferenças estruturais associadas ao grau de intimidade da interação, por sua vez, influenciam a dinâmica evolutiva de interações mutualísticas.

LA STRUCTURE ET LA DYNAMIQUE ÉVOLUTIVE DES RÉSEAUX MUTUALISTES

Les interactions écologiques d'individus d'espèces différentes se trouvent parmi les composants les plus importants de la biodiversité. Il existe actuellement un ensemble de théories bien développées qui cherchent à expliquer la manière dont les interactions écologiques, telles que les mutualismes, déterminent et sont déterminées par des procès évolutifs. Ce corps théorique se consacre à l'étude des associations entre des paires d'espèces. Toutefois, même les interactions inter-spécifiques plus intimes sont influencées par d'autres espèces dans la même localité. En fait, la plupart des associations entre deux espèces met en cause des dizaines d'autres espèces, d'où la formation des réseaux d'interactions. Il n'était que récemment que la structure des réseaux formés de différents mutualismes a commencé à être décrite, à l'aide de certaines métriques dérivées de la théorie des graphes et de la mécanique statistique. En dépit de ces études de fraîche date, il paraît s'imposer un patron général: la structure des réseaux mutualistes est associée à un nombre bien réduit d'aspects de l'histoire naturelle des mutualismes. Dans ce sens, le degré d'intimité qui se dégage de l'interaction des individus d'espèces différentes semble associé à la structure des réseaux mutualistes. Des simulations numériques ont suggéré que les différences structurales résultant du degré d'intimité de telles associations ont des effets importants sur la dynamique de l'évolution des interactions mutualistes.

Introdução

Mutualismos são interações entre indivíduos de espécies diferentes em que todos se beneficiam¹. Em todos os ambientes, indivíduos de uma determinada espécie podem depender de interações mutualísticas com indivíduos de outras espécies para alimentação, proteção ou reprodução². Por exemplo, em muitos ambientes, formigas consomem néctar produzido por plantas que, por sua vez, elas protegem contra inimigos naturais³. Em recifes de coral, peixes limpadores sobrevivem quase exclusivamente do consumo de parasitas removidos de outras espécies de peixes, os clientes⁴. Em florestas tropicais, até 94% das espécies de plantas produzem sementes que são dispersas por animais frugívoros⁵. Consequentemente, mutualismos formam um componente central da biodiversidade, influenciando diferentes processos ecológicos e evolutivos⁶.

Nas últimas décadas, desenvolveu-se um conjunto de teorias que permitiu uma compreensão mais profunda da dinâmica evolutiva em pares de espécies ou em grupos pequenos de espécies que interagem⁷. Por exemplo, estas teorias predizem que a coevolução, definida como mudança fenotípica recíproca entre espécies⁸, depende, fundamentalmente, da história natural das interações, da estrutura geográfica das espécies, dos processos de adaptação local e da história evolutiva dos grupos envolvidos⁹. Todavia, uma série de estudos empíricos compreendendo mutualismos, como a polinização por insetos¹⁰, e outras interações interespecíficas, como a predação de sementes por aves¹¹ e de anfíbios por serpentes¹², demonstraram que as pressões seletivas associadas a uma interação são influenciadas pela presença de outras espécies em uma mesma localidade¹³. Estes pequenos grupos de espécies que interagem estão quase sempre imersos em redes de interações ainda maiores¹⁴, potencialmente envolvendo dezenas de espécies em uma mesma comunidade. Recentemente, um conjunto de estudos explorou os padrões estruturais observados em redes de interações entre espécies, principalmente através do uso de métricas derivadas da teoria de grafos e da mecânica estatística de redes complexas¹⁵ na caracterização de mutualismos¹⁶.

Mutualismos como redes complexas

Mutualismos, assim como teias tróficas¹⁷, populações de animais¹⁸, metabolismo celular¹⁹, a Internet²⁰ e sociedades humanas²¹, são sistemas formados por muitos elementos (por exemplo, espécies em mutualismos) interconecta-

- ¹ BRONSTEIN, J. L. Our current understanding of mutualism. *The Quarterly Review of Biology*, 69:31-51, 1994.
- ² THOMPSON, J. N. *The Geographic Mosaic of Coevolution*. Chicago: The University of Chicago Press, 2005.
- ³ DIAZ-CASTELAZO, C. *et al.* Extrafloral nectary-mediated ant-plant interactions in the coastal vegetation of Veracruz, Mexico: Richness, occurrence, seasonality and ant foraging patterns. *Ecoscience*, 11:472-481, 2004.
- ⁴ CÔTE, I. M. Evolution and ecology of cleaning symbioses in the sea. *Oceanography and Marine Biology*, 38:311-355, 2000.
- ⁵ JORDANO, P. Fruits and frugivory. In: FENNER, M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in natural plant communities*. Wallingford: CAB International, 2000.
- ⁶ THOMPSON, J. N. *Op. cit.*
- ⁷ GOMULKIEWICZ, R. *et al.* Hot spots, cold spots, and the geographic mosaic theory of coevolution. *American Naturalist*, 156(2):156-174, 2000.
- NUISMER, S. L. Parasite local adaptation in a geographic mosaic. *Evolution*, 60(1):24-30, 2006.
- NUISMER, S. L. & OTTO, S. P. Host-parasite interactions and the evolution of ploidy. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(30):11036-11039, 2004.
- CASE, T. J. & TAPER, M. L. Interspecific competition, environmental gradients, gene flow, and the coevolution of species borders. *American Naturalist*, 155(5):583-605, 2000.
- GANDON, S. & MICHALAKIS, Y. Local adaptation, evolutionary potential and host-parasite coevolution: interactions between migration, mutation, population size and generation time. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(3):451-462, 2002.

- ⁸ EHRLICH, P. R. & RAVEN, P. H. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution*, 18:586-608, 1965.
- ⁹ THOMPSON, J. N. & CUNNINGHAM, B. M. Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection. *Nature*, (417):735-738, 2002.
- ¹⁰ THOMPSON, J. N. & CUNNINGHAM, B. M. *Op. cit.* GOMEZ, J. M. *et al.* A geographic selection mosaic in a generalized plant-pollinator-herbivore system. *Ecological Monographs*, 79(2):245-263, 2009.
- ¹¹ PARCHMAN, T. L. & BENKMAN, C. W. The geographic selection mosaic for ponderosa pine and crossbills: A tale of two squirrels. *Evolution*, 62(2):348-360, 2008.
BENKMAN, C. W.; HOLIMON, W. C. & SMITH, J. W. The influence of a competitor on the geographic mosaic of coevolution between crossbills and lodgepole pine. *Evolution*, 55(2):282-294, 2001.
- ¹² GEFFENEY, S.; BRODIE, E. D. & RUBEN, P. C. Mechanisms of adaptation in a predator-prey arms race: TTX-resistant sodium channels. *Science*, 297(5585):1336-1339, 2002.
BRODIE, E. D. & RIDENHOUR, B. J. The evolutionary response of predators to dangerous prey: Hotspots and coldspots in the geographic mosaic of coevolution between garter snakes and newts. *Evolution*, 56(10):2067-2082, 2002.
- ¹³ THOMPSON, J. N. *Op. cit.*
- ¹⁴ OLESEN, J. M. *et al.* The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104(50):19891-19896, 2007.
- ¹⁵ ALBERT, R. & BARABASI, A. L. Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of Modern Physics*, 74(1):47-97, 2002.
GUIMERÀ, R. & AMARAL, L. A. N. Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature*, 433(7028):895-900, 2005.

dos por interações (por exemplo, interações mutualísticas), compondo redes complexas²². Estas redes são chamadas de complexas em referência à ciência da complexidade²³, que estuda sistemas caracterizados por propriedades emergentes, isto é, padrões observados que resultam das interações entre os elementos do sistema e que não podem ser antecipados pelas propriedades individuais de cada elemento²⁴. Em redes complexas, a estrutura das interações entre elementos do sistema deve ser uma propriedade emergente, contendo informação sobre processos envolvendo os elementos do sistema²⁵. Caso a premissa de que mutualismos formam redes complexas seja verdadeira, então o estudo da estrutura dos mutualismos pode ajudar a inferir quais processos ecológicos e evolutivos organizam essas interações²⁶. Dessa forma, a descrição da estrutura é um passo fundamental no estudo das redes mutualísticas.

Uma rede pode ser descrita por meio de um grafo, uma coleção de pontos e linhas que conectam alguns destes pontos²⁷. Em redes mutualísticas, assim como em muitas redes ecológicas como teias tróficas²⁸, os pontos representam espécies e as linhas descrevem interações entre espécies²⁹. Redes mutualísticas, em geral, formam um tipo particular de grafo, conhecido como grafo bipartido. Em um grafo bipartido, há dois conjuntos de pontos e as linhas conectam apenas pontos de conjuntos diferentes³⁰, como em redes de polinização, nas quais há dois conjuntos de pontos (espécies de plantas e polinizadores) e as interações só ocorrem entre plantas e polinizadores³¹.

As redes mutualísticas podem também ser descritas por meio de matrizes³², em que linhas e colunas representam diferentes conjuntos de espécies (por exemplo: plantas e polinizadores) e os elementos da matriz representam possíveis interações. É importante notar que a informação contida na descrição de uma rede mutualística por meio de matrizes de interações e grafos bipartidos é idêntica³³. Em geral, um valor zero em um elemento da matriz indica que a interação não ocorreu. Por outro lado, valores positivos em um elemento da matriz descrevem a força da interação entre as duas espécies. Idealmente, essa força de interação deveria refletir a dependência ecológica entre as duas espécies. Na prática, são usados aspectos das interações possivelmente associados com a dependência ecológica como, por exemplo, o número de visitas de uma espécie de polinizador a uma espécie de planta³⁴. Mais frequentemente, no entanto, a única informação disponível é a simples ocorrência da interação entre duas espécies.³⁵

COSTA, L. d. F. *et al.* Characterization of complex networks: A survey of measurements. *Advances in Physics*, 56(1):167-242, 2007.
HARARY, F. *Graph Theory*. Reading: Addison-Wesley, 1969.

A estrutura das redes mutualísticas é, à primeira vista, muito complicada, podendo envolver dezenas de espécies e centenas de interações em um mesmo local (figura 1). No entanto, métricas simples permitem caracterizar, de forma quantitativa, diferentes aspectos da estrutura das redes mutualísticas³⁶.

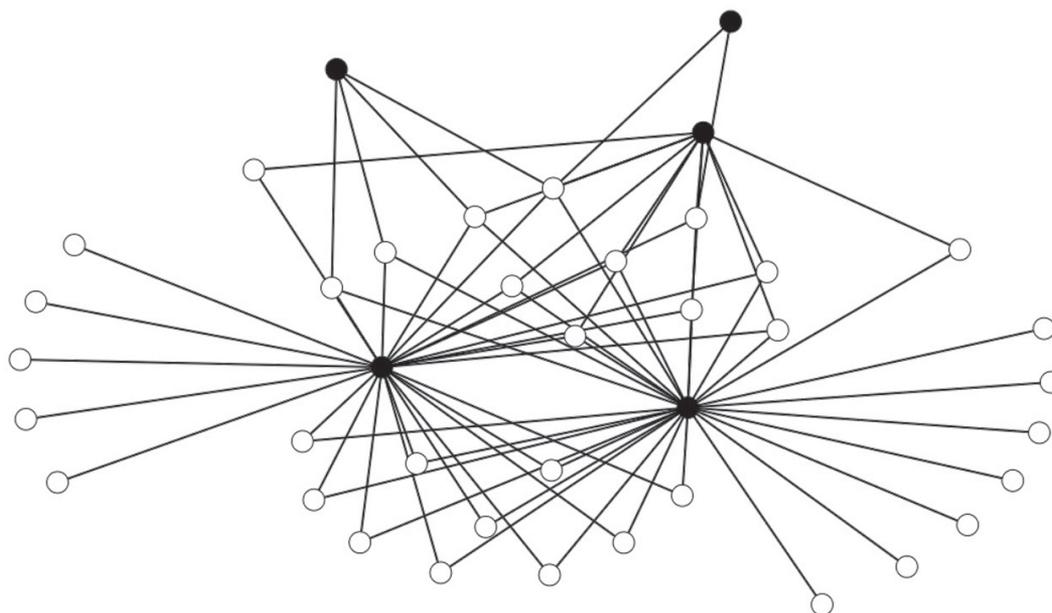


Figura 1: Grafo descrevendo a rede de interações (linhas) entre espécies de animais limpadores (pontos pretos) e clientes (pontos brancos) em Abrolhos, Brasil. Nesta interação, os peixes limpadores removem parasitas dos clientes em recifes de coral³⁷.

¹⁶ OLESEN, J. M. *et al.* The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA, 104(50):19891-19896, 2007.
GUIMARÃES, P. R. *et al.* The nested structure of marine cleaning symbiosis: is it like flowers and bees? *Biology Letters*, 3(1):51-54, 2007.
LEWINSOHN, T. M. *et al.* Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos*, 113(1):174-184, 2006.
BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. & OLESEN, J. M. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312:431-433, 2006.

Neste contexto, mutualismos variam de forma marcante nos benefícios para as espécies participantes, ocorrem nos mais diferentes ecossistemas e incluem uma enorme variedade de espécies³⁸. Portanto, seria natural esperar que as propriedades estruturais das redes mutualísticas variassem consideravelmente com o tipo de mutualismo (por exemplo, polinização ou dispersão de sementes) e com as características do local onde a interação ocorre (por exemplo, composição de espécies ou características ambientais). No entanto, uma das maiores descobertas recentes sobre redes mutualísticas foi que a sua estrutura varia pouco e de forma previsível entre mutualismos³⁹. Tal generalidade na estrutura pode indicar que a organização dos padrões de interação observados em mutualismos está associada a poucos aspectos básicos da história natural dos mutualismos, e não a particularidades de cada tipo de interação.

A estrutura das redes mutualísticas

- JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6(1):69-81, 2003.
- BASCOMPTE, J. *et al.* The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 100(16):9383-9387, 2003.
- BLÜTHGEN, N. *et al.* Specialization, constraints, and conflicting Interests in mutualistic networks. *Current Biology*, 17:341-346, 2007.
- GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. *Current Biology*, 17:1797-1803, 2007.
- GUIMARÃES, P. R. *et al.* Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 273:2041-2047, 2006.
- OLLERTON, J. *et al.* Finding NEMO: nestedness engendered by mutualistic organization in anemonefish and their hosts. *Proceedings of The Royal Society, B-Biological Sciences*, 274(1609): 591-598, 2007.
- ¹⁷ PASCUAL, M. & DUNNE, J. A. *Ecological Networks: linking dynamics in food webs*. Oxford: Oxford University Press, 2006.
- PIMM, S. L. *Food Webs*. Chicago: University Of Chicago Press, 2002.
- ¹⁸ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Vulnerability of a killer whale social network to disease outbreaks. *Physical Review E*, 76, 2007.
- LUSSEAU, D. *et al.* Quantifying the influence of sociality on population structure in bottlenose dolphins. *Journal of Animal Ecology*, 75(1):14-24, 2006.
- ARAÚJO, M. S. *et al.* Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. *Ecology*, 89(7):1981-1993, 2008.

Diferentes padrões estruturais podem ser observados em redes complexas, permitindo a inferência sobre os processos que organizam as redes estudadas e auxiliando na predição de como a estrutura das interações entre os elementos do sistema modulam processos de interesse⁴⁰. Por conseguinte, o estudo das redes complexas levou à criação de uma série de métricas que permitem a caracterização de diferentes padrões estruturais observados nestas redes.⁴¹ Em mutualismos, muitas pesquisas têm-se concentrado em alguns poucos padrões estruturais, principalmente porque tais padrões têm sido observados em diferentes redes, o que pode indicar que há princípios de organização gerais a todos os mutualismos⁴². Nesta parte do texto, eu reviso quatro dos padrões estruturais observados em redes mutualísticas. Todos os padrões estruturais que descrevo são caracterizados em redes binárias e eu os escolhi (1) por estarem entre os mais investigados em mutualismos, (2) por serem relativamente simples e (3) por estarem associados a conceitos de ecologia e evolução de mutualismos, incluindo especialização, coevolução difusa e compartimentalização. Outros estudos fornecem detalhes sobre métricas usadas para caracterizar redes quantitativas⁴³.

O aspecto fundamental do padrão de interação de uma espécie é o número de interações que a espécie estabelece com outras espécies na localidade (figura 2A). Em um grafo descrevendo as interações mutualísticas entre espécies, o número de interações de uma espécie i é dado pelo grau (em geral representado por k), definido como o número de linhas que incidem sobre o ponto que representa i ⁴⁴. O grau é, possivelmente, a medida mais simples de especialização⁴⁵. Uma espécie pode ser descrita como especialista se apresenta um grau baixo quando comparado aos graus das demais espécies na rede ou ao número de potenciais parceiros mutualísticos. Por exemplo, um beija-flor que visita apenas uma espécie de planta (grau igual a 1), em uma rede com uma centena de plantas com flores, é, em princípio, mais especialista que um outro polinizador que visita 20 espécies de plantas (grau igual a 20). Todavia, essa interpretação é baseada na premissa de que todas as interações são igualmente prováveis. Neste contexto, diferenças em abundância podem comprometer esta interpretação. Por exemplo, uma espécie pode ter um grau baixo simplesmente porque é pouco abundante⁴⁶. Neste caso, espécies com poucas interações não são necessariamente especialistas, mas podem ser apenas espécies que, por serem raras, interagem com poucas espécies⁴⁷.

- ¹⁹ RAVASZ, E. *et al.* Hierarchical organization of modularity in metabolic networks. *Science*, 297(5586):1551-1555, 2002.
- ²⁰ ALBERT, R.; JEONG, H. & BARABASI, A. L. Internet – Diameter of the World-Wide Web. *Nature*, 401 (6749): 130-131, 1999.
- ²¹ LILJEROS, F.; EDLING, C. R. & AMARAL, L. A. N. Sexual networks: implications for the transmission of sexually transmitted infections. *Microbes and Infection*, 5(2):189-196, 2003.
- BARABASI, A. L. *et al.* Evolution of the social network of scientific collaborations. *Physica A*, 311(3-4): 590-614, 2002.
- WATTS, D. J. & STROGATZ, S. H. Collective dynamics of ‘small-world’ networks. *Nature*, 393(6684):440-442, 1998.
- ²² ALBERT, R. & BARABASI, A. L. *Op. cit.*
- ²³ ALBERT, R. & BARABASI, A. L. *Op. cit.*
- AMARAL, L. A. N. & OTTINO, J. M. Complex networks – Augmenting the framework for the study of complex systems. *European Physical Journal B*, 38(2): 147-162, 2004.
- ²⁴ AMARAL, L. A. N. & OTTINO, J. M. *Op. cit.*
- ²⁵ ALBERT, R. & BARABASI, A. L. *Op. cit.*
- ²⁶ VAZQUEZ, D. P. *et al.* Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, 103(9):1445-1457, 2009.
- BASCOMPTE, J. & JORDANO, P. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38:567-593, 2007.
- ²⁷ HARARY, F. *Op. cit.*
- ²⁸ PIMM, S. L. *Food Webs*. Chicago: University Of Chicago Press, 2002.
- ²⁹ MEMMOTT, J. The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters*, 2:276-280, 1999.

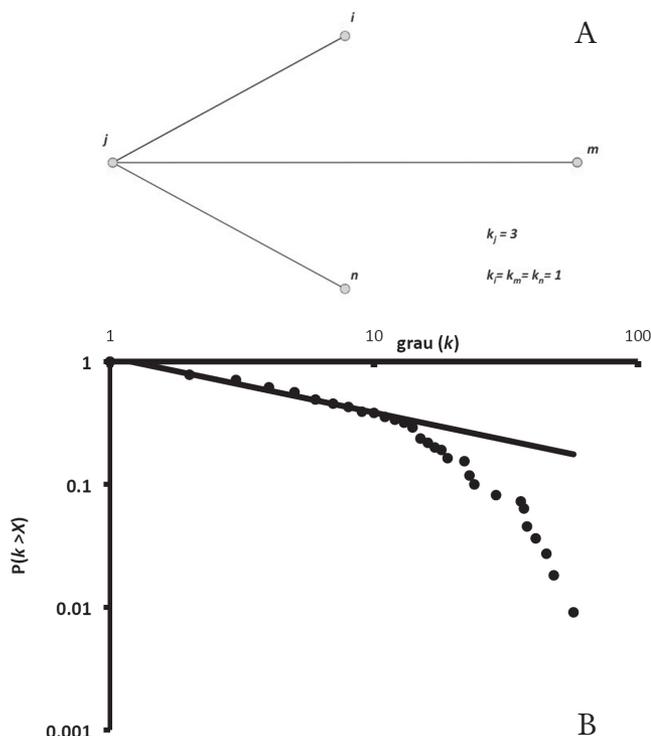


Figura 2: (A) Grau (k) é definido como o número de linhas que incide sobre um ponto. Em interações mutualísticas entre espécies de animais frugívoros e plantas produtoras de frutos, o grau representa o número de interações que uma espécie estabelece com outras espécies na rede. (B) Distribuição acumulativa do grau de 110 espécies de animais frugívoros (pontos pretos) em uma localidade de Mata Atlântica⁴⁸. A linha representa o decaimento esperado caso a distribuição seguisse uma lei de potência. Note que a probabilidade de se encontrar um frugívoro com grau alto decai mais rapidamente do que o previsto pela lei de potência, indicando truncagem na distribuição do grau. Veja o texto para detalhes adicionais.

Em redes mutualísticas, os valores de grau variam muito entre espécies, indicando uma grande *heterogeneidade no número de interações*. Essa heterogeneidade pode ser caracterizada por distribuições do grau⁴⁹, isto é, funções que caracterizam a frequência relativa de pontos com determinados valores de grau, e que podem ser interpretadas como descritoras da probabilidade de se encontrar uma espécie com um certo número de interações⁵⁰. Redes mutualísticas são, em geral, pequenas quando comparadas com outras redes complexas⁵¹. Por exemplo, a maior rede de interações entre plantas e dispersores de sementes é formada por menos de 400 espécies⁵², enquanto a Internet, há dez anos atrás (1999), tinha o tamanho estimado de 8×10^8

- JORDANO, P. Patterns of Mutualistic Interactions in Pollination and Seed Dispersal – Connectance, Dependence Asymmetries, and Coevolution. *American Naturalist*, 129(5):657-677, 1987.
- ³⁰ HARARY, F. *Op. cit.*
- ³¹ JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2003.
- ³² JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2003.
- ³³ HARARY, F. *Op. cit.*
- ³⁴ BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2006.
- ³⁵ JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2003.
- ³⁶ BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2006.
JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2003.
BASCOMPTE, J. *et al.* *Op. cit.*, 2003.
- ³⁷ GUIMARÃES, P. R. *et al.* The nested structure of marine cleaning... *Op. cit.*, 2007.
- ³⁸ THOMPSON, J. N. *Op. cit.* BRONSTEIN, J. L.; ALARCON, R. & GEBER, M. The evolution of plant-insect mutualisms. *New Phytologist*, 172(3):412-428, 2006.
- ³⁹ GUIMARÃES, P. R. *et al.* The nested structure of marine cleaning... *Op. cit.*, 2007.
BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2006.
JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2003.
BASCOMPTE, J. *et al.* *Op. cit.*, 2003.
BLÜTHGEN, N. *et al.* *Op. cit.*
GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure... *Op. cit.*, 2007.
GUIMARÃES, P. R. *et al.* *Op. cit.*, 2006.
VAZQUEZ, D. P. & AIZEN, M. A. Asymmetric specialization: A pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*, 85(5):1251-1257, 2004.

documentos⁵³. Como forma de reduzir os efeitos das flutuações estatísticas causadas pelo número pequeno de elementos, as distribuições do grau em redes mutualísticas são usualmente representadas como distribuições acumulativas do grau⁵⁴, que podem ser interpretadas como descritoras da probabilidade de se encontrar um grau igual ou maior do que um dado valor (figura 2B). Em redes de polinização e dispersão de sementes, a distribuição acumulativa, $P(k>K)$, em geral segue uma lei de potência, $P(k>K) \sim k^{-g}$, ou uma lei de potência truncada, $P(k>K) \sim k^{-g}e^{-k/k_x}$, em que K é um valor de grau, e é o número neperiano, g é a constante que descreve como a curva decai e k_x é a constante que determina o truncamento da distribuição. Três implicações importantes são derivadas da observação de que as redes de polinização e dispersão de sementes apresentam distribuições do grau que seguem leis de potência e leis de potência truncadas. Em primeiro lugar, redes mutualísticas apresentam uma grande quantidade de espécies com valores de grau pequenos (potencialmente especialistas), mas também uma quantidade não desprezível de espécies com valores de grau muito altos (generalistas)⁵⁵. Em segundo lugar, padrões similares foram observados em outras redes bióticas e abióticas⁵⁶. Modelos simples sugerem que estas distribuições de grau estão associadas a processos que favorecem o acúmulo de interações pelos pontos atualmente mais conectados (*anexo preferencial*)⁵⁷. Contudo, não está claro quais são os mecanismos que levam à ocorrência deste processo em redes mutualísticas. Por fim, mesmo sem a elucidação dos mecanismos subjacentes, a generalidade observada na ocorrência das leis de potência e de potência truncada sugere que redes mutualísticas são organizadas por processos similares e não relacionados a particularidades de cada rede mutualística.

A invariância na estrutura de redes mutualísticas é ainda melhor estabelecida para um outro padrão estrutural, o *aninhamento*⁵⁸. Aninhamento é, originalmente, um conceito usado em ecologia para descrever um dos possíveis padrões de distribuição de espécies entre ambientes discretos⁵⁹. Por exemplo, suponha duas ilhas com diferentes riquezas de espécies. A riqueza da ilha A, com menos espécies, está aninhada na riqueza da ilha B, com mais espécies, se as espécies que ocorrem em A também ocorrem em B. De forma análoga, uma rede de interações é dita aninhada quando, em geral, espécies com menor grau interagem com um subconjunto das espécies que interagem com as espécies dotadas de maior grau (figura 3). Consequentemente,

⁴⁰ ALBERT, R. & BARABASI, A. L. *Op. cit.*

⁴¹ Para detalhes adicionais veja COSTA, L. F. *et al.* *Op. cit.*, 2007.

⁴² BASCOMPTE, J. & JORDANO, P. *Op. cit.*

⁴³ BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2006.

em uma rede aninhada, espécies generalistas (com valores de grau altos) em geral interagem entre si e com especialistas (com valores de grau baixos), mas especialistas raramente interagem entre si⁶⁰. O aninhamento pode ser medido por diferentes métricas⁶¹ e, neste sentido, a métrica mais popular – a temperatura da matriz⁶² – tem sido severamente criticada⁶³, principalmente por não ser consistente com o conceito de aninhamento⁶⁴.

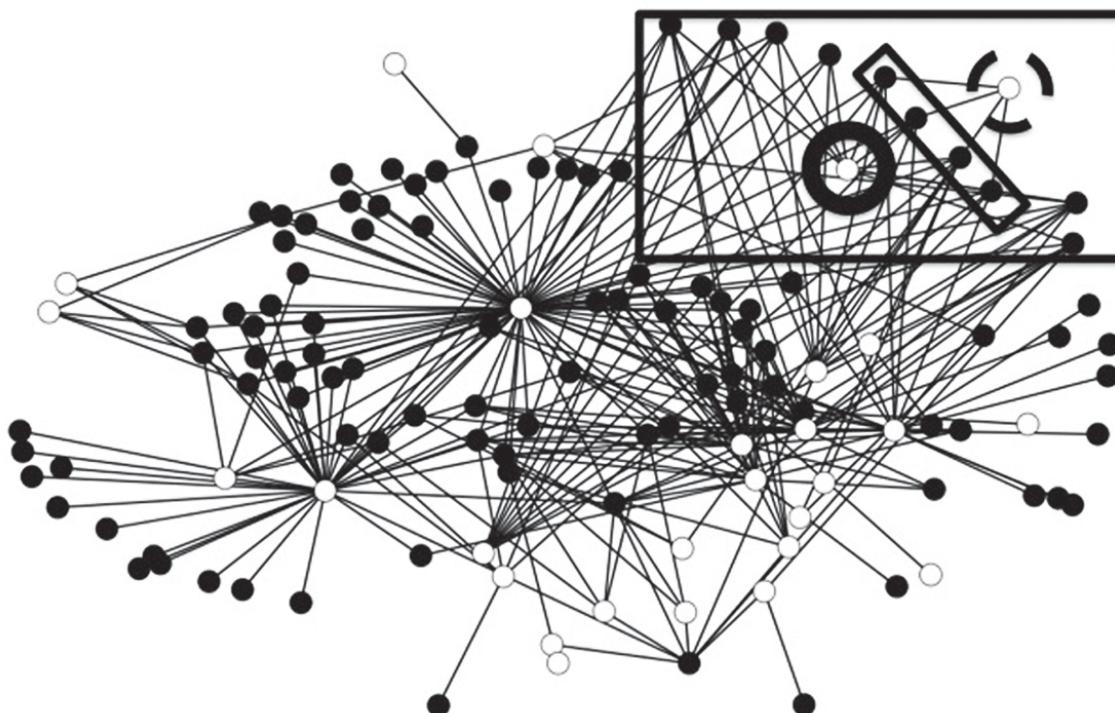


Figura 3: Grafo descrevendo a rede de interações entre plantas produtoras de néctar extra-floral (pontos pretos) e formigas protetoras (pontos brancos) em La Mancha, México⁶⁵. A espécie de formiga marcada com um círculo tracejado, uma espécie não-identificada de *Zacryptocerus*, interage com um subconjunto (retângulo menor) das espécies de planta que interage com a espécie marcada com um círculo contínuo, *Camponotus mucronatus* (retângulo maior). Logo, *Zacryptocerus* sp. está aninhada em *Camponotus mucronatus*.

⁴⁴ JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2003.

⁴⁵ Para uma discussão mais detalhada veja: OLESEN, J. M. & JORDANO, P. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology*, 83(9):2416-2424, 2002.

⁴⁶ JORDANO, P. *Op. cit.*, 1987.

Redes aninhadas são muito comuns em diferentes tipos de mutualismos, incluindo a polinização⁶⁶, a dispersão de sementes por vertebrados⁶⁷ e por formigas⁶⁸, a proteção de plantas produtoras de néctar extrafloral por formigas⁶⁹, a limpeza de clientes por animais limpadores⁷⁰ e interações entre anêmonas e peixes-palhaço⁷¹. Portanto, o processo que gera este padrão estrutural deve ser simples⁷², dada a grande variedade de mutualismos nos quais o aninhamento foi observado. Várias hipóteses foram propostas para expli-

- ⁴⁷ LEWINSOHN, T. M. *et al.* *Op. cit.*, 2006.
 VAZQUEZ, D. P. & AIZEN, M. A. *Op. cit.*
 KRISHNA, A. *et al.* A neutral-niche theory of mutualistic networks. *Oikos*, 2008. (in press).
- ⁴⁸ SILVA, W. S. *et al.* *Op. cit.*
- ⁴⁹ BARABASI, A. L. & ALBERT, R. Emergence of scaling in random networks. *Science*, 286(5439):509-512, 1999.
- ⁵⁰ JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2003.
- ⁵¹ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Random initial condition in small Barabasi-Albert networks and deviations from the scale-free behavior. *Physical Review E*, 71(3):037101, 2005.
 GUIMARÃES, P. R. *et al.* Build-up mechanisms determining the topology of mutualistic networks. *Journal of Theoretical Biology*, 249(2): 181-189, 2007.
- ⁵² SILVA, W. S. *et al.* Investigating fragility in plant-frugivore networks: a case study for the Atlantic Forest in Frugivory and seed dispersal: theory and applications in a changing world. In: DENNIS, A. *et al.* (Editors). *Commonwealth Agricultural Bureau International*. London: Wallingford, 2006. p. 561-578.
- ⁵³ LAWRENCE, S. & GILES, C. L. Accessibility of information on the web. *Nature*, 400(6740):107-109, 1999.
- ⁵⁴ JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2003.
- ⁵⁵ JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2003.
- ⁵⁶ BARABASI, A. L. & ALBERT, R. *Op. cit.*
 MOSSA, S. *et al.* Truncation of power law behavior in "scale-free" network models due to information filtering. *Physical Review Letters*, 88(13):138071, 2002.
- ⁵⁷ BARABASI, A. L. & ALBERT, R. *Op. cit.*
 MOSSA, S. *et al.* *Op. cit.*

car o aninhamento, incluindo diferenças nas abundâncias das espécies que compõem a rede⁷³, processos coevolutivos⁷⁴, e a extinção preferencial de especialistas que interagem com outros especialistas⁷⁵. Todavia, apenas agora se está começando a testar as previsões das hipóteses acima. Por exemplo, um estudo recente descreveu que uma grande parte do padrão aninhado (60-70%) pode ser explicado por diferenças de abundância entre as espécies⁷⁶. Porém, uma grande parte do aninhamento em redes mutualísticas continua sem explicação.

Sabe-se, todavia, que o aninhamento é bastante comum em mutualismos conhecidos como facultativos (ou não-simbióticos), nos quais os indivíduos de uma determinada espécie podem interagir com muitos indivíduos de várias espécies durante a sua vida. Diferentemente, mutualismos simbióticos, em que indivíduos de espécies diferentes passam grande parte da vida associados, tais como nas interações entre plantas mirmecófitas e formigas protetoras que residem na planta, não apresentam aninhamento⁷⁷. A ocorrência de aninhamento demonstra que mutualismos facultativos estão estruturados de uma forma previsível e invariante⁷⁸. Por sua vez, este seria o primeiro passo para o abandono da idéia de coevolução difusa – uma descrição geral do processo coevolutivo que não permite hipóteses específicas – e para sua substituição por modelos de evolução baseados na estrutura aninhada e que levem a hipóteses testáveis e específicas sobre o processo evolutivo⁷⁹.

O fato de redes simbióticas não serem aninhadas, não implica que elas não possuam uma estrutura. De fato, redes simbióticas apresentam um padrão estrutural extremamente modular⁸⁰. *Modularidade* ocorre quando há grupos de espécies em uma rede que interagem mais entre si do que com outros grupos de espécies (figura 4). Tal padrão estrutural pode ser caracterizado por meio de várias métricas. No caso de redes simbióticas, o padrão é tão extremo que pode ser caracterizado por meio da simples contagem do número de sub-redes isoladas (também componentes da rede) que formam a rede simbiótica (figura 4). Há uma série de outras métricas que permitem a detecção de graus menos evidentes de modularidade⁸¹. É importante notar que há evidência de modularidade em redes mutualísticas facultativas, como as redes de polinização⁸². Todavia, essa modularidade nunca é tão extrema como nas redes simbióticas. A diferença estrutural entre redes de mutualismos facultativos e simbióticos sugere que um fator fundamental da história natural – o grau de intimidade entre os indivíduos das es-

- ⁵⁸ BASCOMPTE, J. *et al.* *Op. cit.*, 2003.
- ⁵⁹ ATMAR, W. & PATTERSON, B. D. The Measure of Order and Disorder in the Distribution of Species in Fragmented Habitat. *Oecologia*, 96(3):373-382, 1993.
- ⁶⁰ BASCOMPTE, J. *et al.* *Op. cit.*, 2003.
GUIMARÃES, P. R. *et al.* *Op. cit.*, 2006.
- ⁶¹ ALMEIDA-NETO, M. *et al.* A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117:1227-1239, 2008.
- ⁶² ATMAR, W. & PATTERSON, B. D. *Op. cit.*
- ⁶³ ALMEIDA-NETO, M. *et al.* *Op. cit.*, 2008.
ALMEIDA-NETO, M.; GUIMARÃES, P. R. & LEWINSOHN, T. M. On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness. *Oikos*, 116:716-722, 2007.
RODRÍGUEZ-GIRONÉS, M. A. & SANTAMARÍA, L. A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. *Journal of Biogeography*, 33: 924-935, 2006.
- ⁶⁴ Para maiores detalhes veja: ALMEIDA-NETO, M. *et al.* *Op. cit.*, 2008.
- ⁶⁵ GUIMARÃES, P. R. *et al.* *Op. cit.*, 2006.
- ⁶⁶ BASCOMPTE, J. *et al.* *Op. cit.*, 2003.
- ⁶⁷ BASCOMPTE, J. *et al.* *Op. cit.*, 2003.
- ⁶⁸ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure... *Op. cit.*, 2007.
- ⁶⁹ GUIMARÃES, P. R. *et al.* *Op. cit.*, 2006.
- ⁷⁰ GUIMARÃES, P. R. *et al.* The nested structure of marine cleaning... *Op. cit.*, 2007.
- ⁷¹ OLLERTON, J. *et al.* *Op. cit.*, 2007.
- ⁷² GUIMARÃES, P. R. *et al.* The nested structure of marine cleaning... *Op. cit.*, 2007.
- ⁷³ LEWINSOHN, T. M. *et al.* *Op. cit.*, 2006.

pécies que interagem – está associado a diferenças na organização dos mutualismos⁸³. Nesse contexto, hipóteses de como se dá a dinâmica evolutiva em mutualismos preveem que mutualismos simbióticos favorecem especialização extrema, enquanto mutualismos facultativos favorecem o surgimento de convergência entre espécies (por exemplo, plantas produtoras de frutos convergem na forma e composição química de frutos)⁸⁴. Assim, é possível propor a hipótese de que diferenças na intimidade dos mutualismos favorecem diferentes dinâmicas evolutivas que acabam por deixar assinaturas em um outro nível de organização: a rede de interações de espécies em uma localidade. No entanto, a estrutura da rede não é apenas influenciada por processos ecológicos e evolutivos. Os padrões de interação observados nas redes mutualísticas podem por si só modular processos evolutivos⁸⁵.

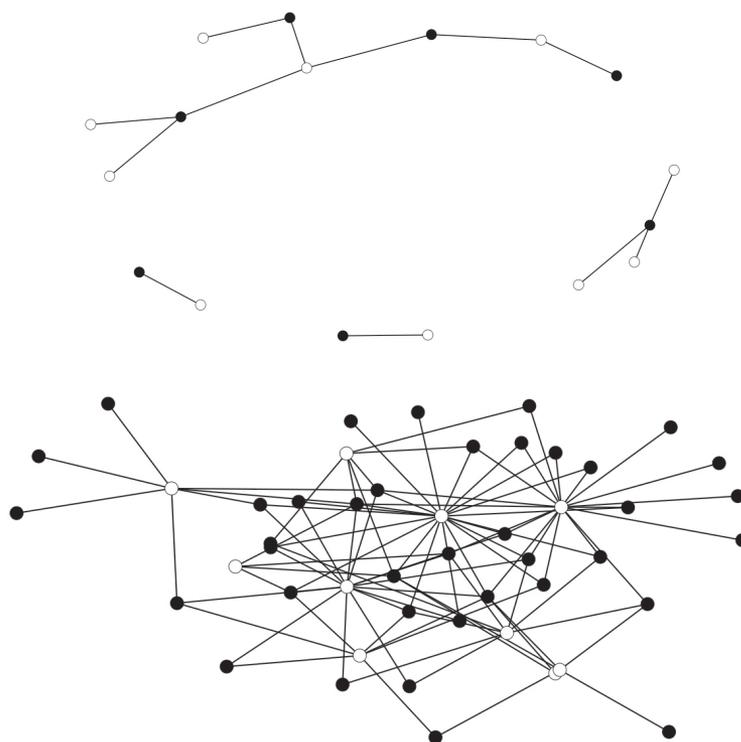


Figura 4: (A) Grafo descrevendo a rede de interações simbióticas entre plantas mirmecófitas (pontos pretos) e formigas (pontos brancos) na Amazônia, Brasil⁸⁶. O grande número de sub-redes isoladas revela o grau extremo de modularidade. (B) Diferentemente, em interações facultativas entre plantas produtoras de néctar extra-floral (pontos pretos) e formigas (pontos brancos) em San Benito, México⁸⁷ não se verificam sub-redes isoladas.

A dinâmica evolutiva das redes mutualísticas

Uma questão fundamental para o estudo de redes mutualísticas é entender como as propriedades estruturais da rede influenciam na dinâmica evolutiva⁸⁸. Tal compreensão permitirá avançar além de descrições mais simples do processo coevolutivo, como a coevolução difusa, para um entendimento de como a estrutura das interações multiespecíficas modula o processo evolutivo⁸⁹. Como a escala temporal dos processos evolutivos dificulta o estudo em campo⁹⁰, simulações numéricas podem ajudar a criar previsões sobre como a dinâmica evolutiva é influenciada pela estrutura da rede⁹¹.

Recentemente, uma série de estudos explorou as consequências da estrutura das redes mutualísticas para processos ecológicos, como extinções locais de populações⁹² e destruição de habitat⁹³. Todavia, o estudo dos processos coevolutivos ainda está no seu início. Neste sentido, em um estudo recente⁹⁴, simulações numéricas foram usadas para explorar a probabilidade de espécies apresentarem respostas evolutivas. *Resposta evolutiva* é um elemento fundamental do processo coevolutivo e ocorre quando uma mudança fenotípica observada em uma espécie é consequência de uma mudança fenotípica prévia em um parceiro. De fato, um evento de coevolução é o resultado de pelo menos dois eventos de respostas evolutivas. As simulações numéricas foram baseadas em modelos epidemiológicos simples e a probabilidade de uma espécie i responder a uma mudança em um parceiro mutualístico j , foi definida como $P(r_{ij}) = 1/k_i$, no qual k_i é o grau da espécie i . Dessa forma, espécies generalistas eram, em geral, menos propensas a responder à mudança de um parceiro mutualístico, enquanto especialistas extremos sempre responderam. As simulações consistiam em escolher uma espécie aleatoriamente para apresentar uma mudança evolutiva e contar quantas espécies respondiam a esta mudança.

Os resultados das simulações indicaram que as diferenças na estrutura das redes de mutualismos simbióticos e facultativos influenciam de forma marcante a dinâmica de resposta evolutiva. Mutualismos simbióticos, por apresentarem uma estrutura extremamente modular, favoreceram dinâmicas evolutivas mais previsíveis, em que cada mudança evolutiva quase sempre implicava pelo menos uma resposta evolutiva na rede. Todavia, a modularidade extrema das redes simbióticas restringiu o número máximo de espécies que respondia evolutivamente.

⁷⁴ THOMPSON, J. N. *Op. cit.*

⁷⁵ OLLERTON, J. *et al.* The pollination ecology of an assemblage of grassland asclepiads in South Africa. *Annals of Botany*, 92(6):807-834, 2003.

⁷⁶ KRISHNA, A. *et al.* A neutral-niche theory of mutualistic networks. *Oikos*, 2008. (in press).

⁷⁷ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure... *Op. cit.*, 2007.

⁷⁸ BASCOMPTE, J. *et al.* *Op. cit.*, 2003.

⁷⁹ THOMPSON, J. N. *Op. cit.* BASCOMPTE, J. *et al.* *Op. cit.*, 2003.

⁸⁰ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure... *Op. cit.*, 2007.

FONSECA, C. R. & GANADE, G. Asymmetries, compartments and null interactions in an Amazonian ant-plant community. *Journal of Animal Ecology*, 65(3):339-347, 1996.

⁸¹ ARAÚJO, M. S. *et al.* *Op. cit.*, 2008.

NOOY, W. de; MRVAR, A. & BATAGELJ, V. *Exploratory social network analysis with Pajek*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.

GUIMERA, R. & AMARAL, L. A. N. Cartography of complex networks: modules and universal roles. *Journal of Statistical Mechanics-Theory and Experiment*, 2005.

⁸² OLESEN, J. M.; BASCOMPTE, J.; DUPONT, Y. L. & JORDANO, P. *Op. cit.*, 2007.

⁸³ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure... *Op. cit.*, 2007.

⁸⁴ THOMPSON, J. N. *Op. cit.*

⁸⁵ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure... *Op. cit.*, 2007.

⁸⁶ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure... *Op. cit.*, 2007.

⁸⁷ GUIMARÃES, P. R. *et al.* *Op. cit.*, 2006.

⁸⁸ THOMPSON, J. N. *Op. cit.*

⁸⁹ THOMPSON, J. N. *Op. cit.*

- ⁹⁰ Veja ainda GOMEZ, J. M. *et al.*. *Op. cit.*, 2009.
- ⁹¹ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure... *Op. cit.*, 2007.
- ⁹² MEMMOTT, J.; WASER, N. M. & PRICE, M. V. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B-Biological Sciences*, 271 (1557):2605-2611, 2004.
- REZENDE, E. *et al.* Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature*, 448:925-929, 2007.
- ⁹³ FORTUNA, M. A. & BASCOMPTE, J. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology Letters*, 9(3):278-283, 2006.
- ⁹⁴ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure... *Op. cit.*, 2007.

Agradecimentos a Flávia M. D. Marquitti e Mariana M. Vidal por revisarem o manuscrito. As idéias apresentadas são resultado de discussões com pesquisadores, como John N. Thompson, Pedro Jordano, Jordi Bascompte, Sérgio F. dos Reis, Victor Rico-Gray e Marcus A. M. de Aguiar. Merece referência, ainda, a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo apoio financeiro.

Paulo R. Guimarães Jr. é graduado em Ciências Biológicas, doutor em Ecologia e professor do Departamento de Ecologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
prguima@ib.usp.br

Nas redes de mutualismos facultativos, diferentemente, a maior parte das mudanças evolutivas não apontava nenhuma resposta evolutiva, mas, ocasionalmente, um grande número de espécies respondia simultaneamente à mudança em um único parceiro mutualístico. Tal resultado é uma consequência do aninhamento dos mutualismos facultativos. Como redes mutualísticas são aninhadas, as espécies que tinham poucas interações quase sempre interagiam com espécies com muitas interações e, conseqüentemente, com baixa probabilidade de apresentar uma resposta evolutiva. Por outro lado, nas ocasiões em que um generalista apresentava mudança evolutiva, muitos dos seus parceiros mutualísticos eram especialistas e, logo, apresentavam grande probabilidade de responder evolutivamente.

Esses resultados levaram a hipóteses específicas sobre como se dá o processo evolutivo em redes mutualísticas e também sobre como ele depende do grau de intimidade das interações. Em interações simbióticas, espera-se que a dinâmica evolutiva previsível e independente das sub-redes favoreça a diferenciação de características entre espécies em diferentes sub-redes. Em contrapartida, espera-se que o processo evolutivo das redes de mutualismos facultativos seja governado pelas espécies “supergeneralistas” que apresentam um grande número de interações.

Conclusão

Após décadas de estudo de teias tróficas, o estudo de outros tipos de redes ecológicas está apenas começando. Com a descoberta recente de alguns padrões gerais, é o momento de tentar investigar a origem e as implicações da estrutura das redes mutualísticas. Neste sentido, a abordagem de redes complexas é mais do que uma ferramenta para descrição de dados comunitários de mutualismos. Associada às teorias previamente desenvolvidas para entender ecologia e evolução de espécies, a descrição da estrutura e dinâmica de redes mutualísticas poderá nos ajudar a compreender como essas interações, tão fundamentais para a manutenção da biodiversidade, estão organizadas e evoluem.