

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

SYBELLE BELLAY

Estrutura e robustez de redes de interação parasito-hospedeiro peixe

Maringá
2013

SYBELLE BELLAY

Estrutura e robustez de redes de interação parasito-hospedeiro peixe

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutora em Ciências Ambientais.

Área de Concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Dr. Ricardo Massato Takemoto

Coorientador: Prof. Dr. Edson Fontes de Oliveira

Maringá
2013

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

B437e Bellay, Sybelle, 1984-
Estrutura e robustez de redes de interação parasito-hospedeiro peixe / Sybelle Bellay.
-- Maringá, 2013.
73 f. : il. (algumas color.).

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2013.
Orientador: Dr. Ricardo Massato Takemoto.
Coorientador: Prof. Dr. Edson Fontes de Oliveira.

1. Peixes de água doce - Redes ecológicas - Relação parasito-hospedeiro. 2. Redes ecológicas - Relação parasito-hospedeiro - Estrutura e robustez. 3. Metazoários - Redes ecológicas. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -597.17857
NBR/CIP - 12899 AACR/2

SYBELLE BELLAY

Estrutura e robustez de redes de interação parasito-hospedeiro peixe

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutora em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Dr. Ricardo Massato Takemoto
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof. Dr. José Luis Fernando Luque Alejos
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ)

Prof. Dr. Mário Almeida-Neto
Universidade Federal de Goiás (UFG)

Prof. Dr. Gilberto Cezar Pavanelli
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 16 de dezembro de 2013.

Local da defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

*Dedico este trabalho a todos aqueles que
são flores no meu jardim...*

AGRADECIMENTOS

Dentre todos os agradecimentos, primeiramente está aquele a Deus, sem o qual eu não teria o que agradecer nesta vida... então agradeço...

Aos meus pais, Miguel e Fatima, sem os quais eu não estaria aqui, e que me deram todo suporte aos meus estudos e que junto a minha irmã, Regiane, suportaram também todas as minhas dificuldades ao longo deste trajeto e vibraram com as minhas conquistas...

Ao Prof. Dr. Ricardo M. Takemoto por todos os ensinamentos, orientações e compreensão ao longo dos meus mais de 10 anos de vida acadêmica no Laboratório de Ictioparasitologia, e especialmente pela liberdade que me possibilitou para conduzir os vários estudos ao longo deste período.

Ao Prof. Dr. Edson F. de Oliveira por todos os incentivos para os trabalhos e a vida. Obrigada pelas orientações, mas principalmente pela amizade e paciência com as minhas tantas “*perguntas*” dos mais variados assuntos. Estendo aqui o agradecimento à Lú e aos meninos, Miguel e Pedro... obrigada por todo carinho.

Ao Prof. Dr. José Luis Luque por toda a confiança em meu trabalho, disponibilizado bancos de dados, os quais permitiram o meu aprofundamento nos estudos sobre ecologia de parasitos e incentivaram a busca de mais e mais conhecimento.

Ao Prof. Dr. Marco Mello pela ajuda fundamental ao meu engatinhar com as redes ecológicas, incentivos e disposição ao me esclarecer sempre em tantas dúvidas sobre o assunto.

Ao Prof. Dr. Mário Almeida-Neto por todos os incentivos, ensinamentos e por auxiliar na organização e desenvolvimento dos meus estudos sobre redes de interação.

À minha amiga Vanessa M. Algarte! Obrigada amiga por tudo... todos os ensinamentos, cumplicidade, tagarelices e incentivos! Muitas felicidades minha amiga em todos os seus caminhos!

À minha amiga Patrícia G. Ramos... menina quantas histórias, não?... Obrigada por tudo, horas de tagarelices e muitos “*kkkkkk*” fundamentais ao longo do doutorado, muitas felicidades Paty!

Ao meu amigo André Bozza! Obrigada por toda amizade, risos das mais variáveis teorias, sempre... como as musicais nas boas e velhas bancadas do *Peld* até as ecológicas! Sucesso meu amigo e muitas conquistas para você!

Ao meu amigo Bruno, ou melhor... *Brunovsky*! Obrigada por toda ajuda... além da tentativa de me converter ao rock... *kkkk*... lhe desejo muito sucesso e felicidades sempre!

Ao meu amigo Fabrício! Obrigada por todos os ensinamentos... essenciais para a vida. Que Deus cuide sempre do seu caminhar!

Aos amigos pós-graduandos, pós-graduados e profissionais do PEA, PGB, Nupélia e outras instituições. São muitos os nomes daqueles que me ajudaram e/ou ensinaram tantos valores ao longo destes anos de doutorado, e certamente ainda estarão faltando muitos... *mas*... obrigada Rosimeire “*Rosi*”, João “*Joãozinho*”, Camila, Letícia, Fábio Yamada, Caroline, Sue Ellen, Vivien Rissato, Wagner Vicentin, Juliana Saragiotto, Rômulo, Márcio, Juliana Dias, Nadson, Fábio Fogaça, Dilermando, Natália, Érika,

Anielly, Andréa, Liliana, Luiz, Claudinha, Rosemara, Samuel, Wladimir, Valdir “Tato”, Harumi, Marlene, Érica, Giovana, Cíntia, Aldenir, Jocemara, Salete, João...

Aos amigos do GEPRHEA (Grupo de Estudos e Pesquisa em Recursos Hídricos e Ecologia Aplicada) da UENP - Jacarezinho que sempre me incentivam, alegram-se com as minhas conquistas e proporcionam tantos risos e oportunidades. Agradeço primeiramente à Cristina Pisicchio “Mamis”, pela qual tenho carinho e amizade enormes, e foi quem me apresentou a toda esta turminha. Dentre todos os membros agradeço especialmente: ao Rafael, meu “Maninho”, menino com busca incessante pelo conhecimento, mas que não se perde dos princípios e verdadeiros valores da vida... continue sempre assim Rafinha; ao Dyego, que dentre o seu brincar e o falar sério levo belas lições e aprendizados para a vida; à Helen, com seu jeito de observar, cuidar dos amigos e sempre de ter uma palavra certa para as horas incertas; e à Verônica, que com toda sua espontaneidade e determinação nos mostra “que em tempos bons e ruins TUDO VAI FICAR BEM”. Em nome do Grupo também agradeço à Jussara, por todo o carinho com os membros desta equipe e não medir esforços para nos ver bem.

Aos amigos do laboratório de *Ictioparasitologia*. Mencionando os professores Ricardo e Pavanelli, agradeço a todos com quem convivi ao longo destes mais de 10 anos e que foram fundamentais para a minha formação acadêmica.

Ao CNPq, à CAPES/PROEX e ao Nupélia pelo apoio financeiro e infra estrutura.

*Nas lágrimas e risos traçados aos pontos e costuras da vida é
desenhado um caminho novo, um caminho bom ao lado daqueles que
amamos e com as muitas saudades daqueles que marcaram nossos
corações...*

Obrigada a todos por tudo! Deus lhes abençoe!

Que foi isso, de repente? Nada; dez anos se passaram. Não diga! Se somaram? Se perderam? Algumas relações se aprofundaram? Se esgarçaram? Onde estávamos? Onde estamos? E... aonde vamos? O tempo, em lugar nenhum e em silêncio, passa. É inegável - todos temos mais dez anos agora. Ainda bem, poderíamos ter menos dez. Tudo nos aconteceu. Amamos, disso temos certeza. E fomos amados - onde encontrar a certeza? Avançamos aqui materialmente, ali não, nos realizamos neste ponto, em outros queríamos mais, algumas coisas tivemos mais do que pretendíamos ou merecíamos - mas isso é difícil de reconhecer. Perdemos alguém - "Viver é perder amigos". No meio do feio e do amargo, no tumulto e no desgaste, tivemos mil diminutos de felicidade, no ar, no olhar, na palavra de afeto inesperado, que sei? Espera, eu sei. É a única lição que tenho a dar; a vida é pequena, breve, e perto. Muito perto - é preciso estar atento.

(Millôr Fernandes)

Estrutura e robustez de redes de interação parasito-hospedeiro peixe

RESUMO

A organização das interações interespecíficas em redes ecológicas parasito-hospedeiro reflete principalmente a biologia e ecologia das espécies, além de processos co-evolutivos. Analisaram-se especificamente aspectos da organização e robustez de redes de interação parasito-hospedeiro peixe. Foram avaliadas separadamente as interações binárias de ecto- e endoparasitos com seus hospedeiros para 22 distintos ambientes aquáticos e observadas diferenças significativas entre parâmetros relacionados com a organização das redes. Sendo que os endoparasitos tendem a apresentar maiores valores de riqueza de espécies por hospedeiro, conectância residual e aninhamento, assim como menores valores de modularidade. A composição de espécies de hospedeiros nos módulos de redes de ecto- e endoparasitos apresentou baixa similaridade, e os ectoparasitos se mostraram mais sensíveis às perdas de espécies de hospedeiros, com menor contribuição para a robustez das redes. Além disso, foram analisadas quantitativamente as interações da rede parasito-hospedeiro do rio Guandu, localizado na Mata Atlântica brasileira. Os hospedeiros tenderam a apresentar baixa susceptibilidade aos parasitos, enquanto estes normalmente apresentaram elevados valores de dependência. A assimetria e a força de interação (FI) relacionaram-se com a filogenia dos hospedeiros. Embora estes parâmetros não se relacionem com a filogenia dos parasitos, houve tendências de valores de FI diferirem entre os grupos taxonômicos de parasitos. Esta diferenciação também foi observada entre os grupos para a especialização complementar (d'), embora esta medida não tenha apresentado relações com a filogenia das espécies. Não foi observada correlação entre d' e FI dos hospedeiros, entretanto para os parasitos foi verificada uma correlação positiva. Foram observados altos valores de especialização complementar para a rede e de modularidade e baixos valores de conectância e aninhamento, características esperadas para redes com muitas interações específicas. Além disso, foi verificado que a remoção de um hospedeiro com elevado número de interações (grau) ou FI pode causar efeitos maiores do que a remoção de uma espécie com alta abundância de parasitos ou d' , refletindo a influência da especificidade e da dependência das interações na organização da rede ecológica.

Palavras-chave: Metazoários. Parasitismo. Estrutura de rede ecológica. Extinções secundárias. Ambiente aquático.

Structure and robustness of parasite-host fish interaction networks

ABSTRACT

The organization of interspecific interactions in ecological networks of host-parasite reflects mainly the biology and ecology of species, well as coevolutionary processes. Aspects of the organization and robustness of interaction of parasite-host fish networks were analysed. Binary interactions of ecto- and endoparasites with their hosts for 22 different aquatic environments were evaluated. Significant differences were observed between organizational network parameters, which endoparasites tend to have higher values of species richness per host, residual connectance and nestedness, as well as lower values of modularity. The composition of host species in modules of ecto- and endoparasites networks presented low similarity, and the ectoparasites were more sensitive to the loss of host species, with low contribution to the network robustness. Besides, interactions of parasite-host network of the Guandu River, located in the Brazilian Atlantic Forest, were quantitatively analyzed. Hosts tended to present low susceptibility to parasites, while these usually present elevated levels of dependency. The asymmetry and the interaction strength (IS) were related to the host phylogeny. Although these parameters are unrelated to the parasite phylogeny, there was a tendency for differences among values of IS for taxonomic groups of parasites. This difference was also observed among the groups for complementary specialization (d'), however this was unrelated with the species phylogeny. No correlation was observed between d' and IS of the hosts, however for the parasites there was a positive correlation. High values of complementary specialization of the network and modularity, besides low values of connectance and nestedness were observed, which are expected for networks with many specific interactions. Furthermore, in this study was verified that the removal of a host with many interactions (degree) or high IS might cause greater effects than the removal of a species with high abundance of parasites or d' , reflecting the influence of specificity and dependence of the interactions in the ecological network organization.

Keywords: Metazoans. Parasitism. Ecological network structure. Secondary extinctions. Aquatic environment.

Tese elaborada (exceto idioma) e formatada conforme as normas das publicações científicas:

**Oikos*.

Disponível em:

<<http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/%28ISSN%2916000706/homepage/ForAuthors.html>>

***Journal of Animal Ecology*.

Disponível em:

<<http://www.journalofanimalecology.org/view/0/authorGuideline.html>>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	12
	REFERÊNCIAS	17
2	PADRÕES DE INTERAÇÃO DE ENDOPARASITOS E ECTOPARASITOS EM REDES PARASITO – PEIXE	20
	RESUMO	20
2.1	INTRODUÇÃO	21
2.2	MATERIAIS E MÉTODOS	23
2.2.1	Redes estudadas.....	23
2.2.2	Organização das redes	23
2.2.3	Robustez das redes	25
2.2.4	Análises de dados	26
2.3	RESULTADOS	27
2.3.1	Organização das redes	27
2.3.2	Robustez das redes	28
2.4	DISCUSSÃO.....	28
2.4.1	Considerações finais.....	31
	AGRADECIMENTOS	31
	REFERÊNCIAS	31
	FIGURAS	35
	TABELAS	37
3	ESTRUTURA DE INTERAÇÕES E SUAS IMPLICAÇÕES PARA A CO - EXTINÇÃO DE ESPÉCIES EM UMA REDE QUANTITATIVA PARASITO- PEIXE DE UM RIO NEOTROPICAL	41
	RESUMO	41
3.1	INTRODUÇÃO	42
3.2	MATERIAIS E MÉTODOS	45
3.2.1	Área de estudo, amostragem e organização da rede.....	45
3.2.2	Distâncias taxonômicas	45
3.2.3	Frequência das interações.....	46
3.2.4	Especialização complementar das espécies.....	47
3.2.5	Padrões de organização da rede	47
3.2.6	Robustez.....	48

3.2.7	Análise de dados.....	49
3.3	RESULTADOS.....	50
3.3.1	Frequência das interações.....	50
3.3.2	Especialização complementar das espécies.....	51
3.3.3	Padrões de organização da rede	51
3.3.4	Robustez.....	52
3.4	DISCUSSÃO.....	52
3.4.1	Frequência das interações.....	52
3.4.2	Especialização complementar das espécies.....	53
3.4.3	Padrões de organização da rede	55
3.4.4	Robustez.....	55
3.4.5	Considerações finais.....	56
	AGRADECIMENTOS	57
	REFERÊNCIAS	57
	FIGURAS	62
	APÊNDICE A – Material Suplementar	68
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS	73

1 INTRODUÇÃO GERAL

Um grafo é um objeto matemático descrito por um conjunto de nós (vértices) conectados por *links* (arestas) (Figura 1A). Ao se atribuir propriedades aos nós e *links* de um grafo temos a representação informal de uma rede de interações (Figura 1B) (Schreiber, 2008). Representações bipartidas (i.e. representação do modo como os nós de dois grupos interagem entre si, Figura 1C) ou unipartidas (i.e. representação do modo como os nós de um determinado grupo interagem, Figura 1D) podem auxiliar na compreensão da organização de redes (Schreiber, 2008).

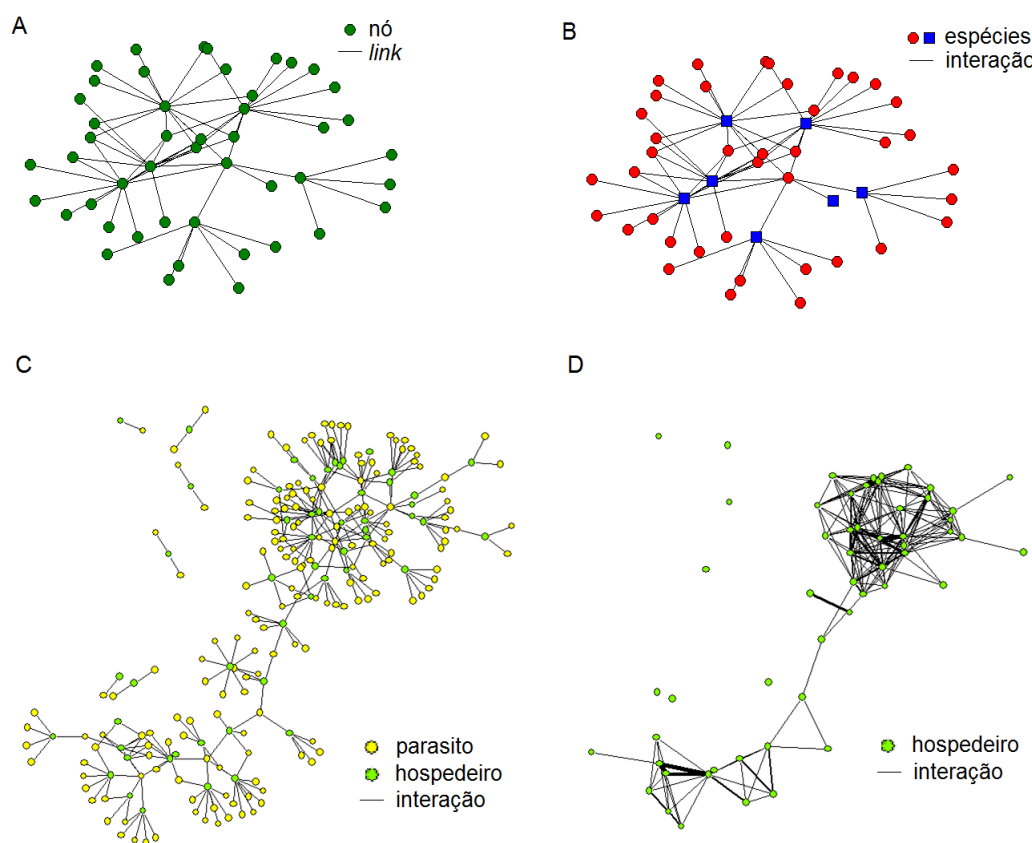


Figura 1. Representações hipotéticas. (A) grafo formado por um conjunto de nós e *links*; (B) rede ecológica, na qual os nós representam as espécies e os *links* suas interações; (C) rede ecológica bipartida das interações parasito-hospedeiro; (D) rede unipartida das interações parasito-hospedeiro, nesta rede as interações entre os hospedeiros indicam que estes compartilham parasitos e a espessura do *link* neste caso equivale ao número de espécies de parasitos compartilhadas.

A complexidade em redes parasito-hospedeiro apresenta relações com a diversidade de espécies, ciclos de vida, sítios de infecção dos parasitos e com os distintos graus de especificidade por seus hospedeiros (ver Thatcher 2006; Poulin 2010). Além disso, a presença ou ausência de parasitos pode fornecer informações sobre os hospedeiros e refletir as condições ambientais nas quais ambos vivem, sendo extremamente úteis como ferramentas no manejo e na conservação de ecossistemas (Landsberg *et al.*, 1998; Marcogliese, 2004).

Análises de redes são utilizadas em diversas áreas da Ciência, permitindo a avaliação de interações entre os componentes de um sistema, sendo este constituído, por exemplo, por moléculas, células, espécies, empresas ou informações da internet (Barabási & Oltvai, 2004; Junker & Schreiber, 2008; Estrada *et al.*, 2010; Newman, 2010). Representações na forma de redes são importantes ferramentas, por exemplo, na pesquisa sobre relações sociais (de Nooy *et al.*, 2011) e têm se revelado estratégicas na detecção e compreensão de mecanismos que regem a organização de comunidades biológicas, avaliando a forma como as espécies (nós) estão conectadas e as implicações destas interações (*links*) para o sistema (Pascual & Dunne, 2006a). Grande parte dos estudos sobre redes ecológicas contemplam grupos mutualísticos ou tratam sobre predadores e presas. Segundo Poulin (2010), ainda são restritos os estudos sobre a relação parasito-hospedeiro, o que é contraditório se considerarmos a elevada diversidade de espécies de parasitos observada na natureza.

As análises aplicadas às redes ecológicas possibilitam avaliar tanto características próprias do todo (i.e padrões gerais decorrentes das interações de todas as espécies), como aspectos do papel de cada espécie na organização da rede. A medida de organização mais simples que pode ser avaliada em uma rede é o *grau* que corresponde ao número de interações de cada espécie em uma rede qualitativa, ou seja, em uma rede construída com base na matriz de presença e ausência de interações (Jordano *et al.*, 2003; Bascompte *et al.*, 2006). Dentre as medidas que caracterizam a estrutura das redes e que são frequentemente avaliadas nesses estudos destacamos:

(a) *Conectância* que corresponde ao número de interações realizadas em relação ao número total de interações possíveis na rede (Pimm, 1982) (Figuras 2A e 2B, com a rede de 2A apresentando conectância maior do que a rede de 2B);

(b) *Aninhamento* que se caracteriza como um gradiente na variação do número de interações entre as espécies, onde as espécies com menos interações tendem a interagir com um subconjunto das espécies conectadas às espécies de seu grupo com muitas interações (Ulrich & Almeida-Neto, 2012) (Figura 2C); e

(c) *Modularidade* que avalia a presença de subgrupos (módulos) e quantifica quanto as espécies interagiriam mais entre membros do mesmo subgrupo do que com as espécies de outros subgrupos da rede (Guimerà & Amaral, 2005a,b) (Figura 2D, com cores diferentes identificando os diferentes módulos da rede).

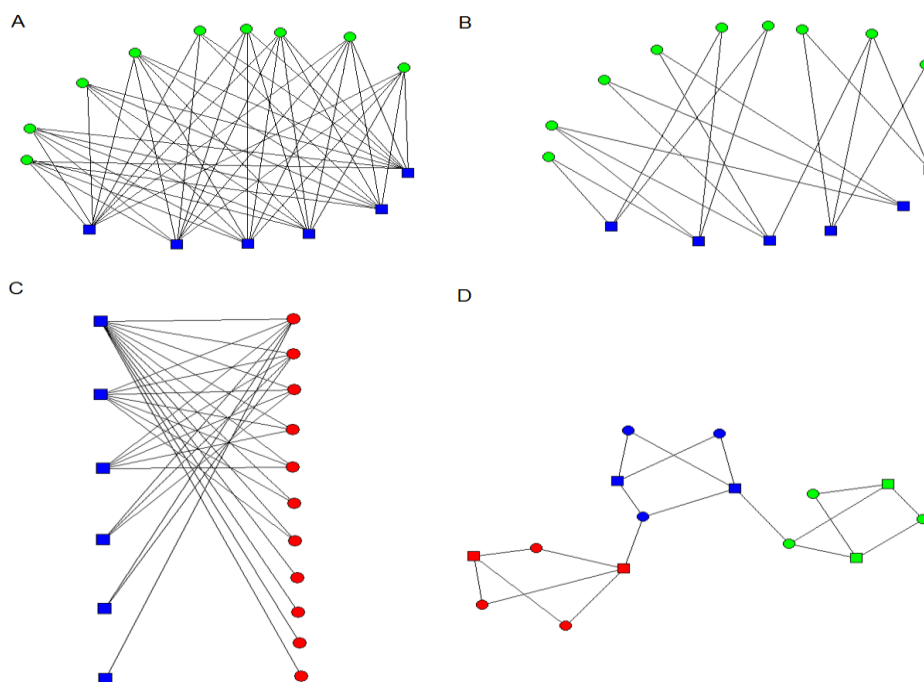


Figura 2. Características estruturais em redes bipartidas. Rede (A) com alta conectância; (B) com o mesmo número de elementos para os grupos analisados em A, mas com conectância inferior; (C) aninhada; (D) modular. Símbolos representam hipoteticamente hospedeiros (quadrados) e parasitos (esferas).

Estudos indicam que redes mutualísticas apresentam-se como mais aninhadas e menos modulares, enquanto que com as redes antagonísticas ocorreria o inverso, em função de tenderem a apresentar interações mais especializadas na formação de módulos (Lewinsohn *et al.*, 2006; Thompson, 2005, 2006; Olesen *et al.*, 2007; Fortuna *et al.*, 2010; Thébault & Fontaine, 2010; Stouffer & Bascompte, 2011). Esta especialização em redes antagonísticas também contribui para uma redução da conectância (Pires & Guimarães, 2013).

O aninhamento e modularidade podem ser avaliados considerando dados binários ou quantitativos (Guimarães Jr & Guimarães, 2006; Almeida-Neto & Ulrich, 2011; Dormann & Strauss, 2013). O uso de dados quantitativos em redes nos permite avaliar com maior precisão e realismo diferentes aspectos das interações, tais como:

- (a) *Dependência* a qual se refere a proporção que as interações entre duas espécies representa em relação ao total de interações realizadas na rede por uma dessas espécies (Dormann, 2011);
- (b) *Assimetria por dependência* que avalia a reciprocidade da intensidade da interação entre duas espécies (Bascompte *et al.*, 2006; Vázquez *et al.*, 2005);
- (c) *Força de interação* que pode ser quantificada somando-se as dependências que as espécies de um grupo apresentam em relação a uma espécie em particular do outro grupo na rede bipartida (Bascompte *et al.*, 2006); e
- (d) *Especialização complementar* que é uma medida que permite a comparação do quanto às interações se distanciam da neutralidade, avaliando a partição de nichos (Blüthgen *et al.*, 2006; Blüthgen, 2010).

O grau de especialização dos parasitos por seus recursos (p.e. espécies de hospedeiros ou seus micro-habitats disponibilizados) é tão pronunciado, que, mesmo parasitos ditos como generalistas dentro de um grupo de hospedeiros (i.e com várias espécies de hospedeiros), podem ser extremamente especialistas por um sítio de infecção (Thompson, 1994; Poulin, 2007). Os parasitos recebem diferentes pressões do meio ao explorar o interior (endoparasitos) ou o exterior (ectoparasitos) do corpo de um hospedeiro, o que pode conduzir a padrões diferenciados na organização das comunidades, as quais passam a ser compostas por grupos que apresentaram as melhores adaptações ao modo de vida (ver Combes & Morand, 1999). Além disso, há uma grande variação na distribuição e intensidade de suas interações entre as possíveis espécies de hospedeiros (Thompson, 1994; Poulin, 2007) e estas variações normalmente relacionam-se com aspectos biológicos, ecológicos e/ou filogenéticos (Lima Jr *et al.*, 2012; Poulin *et al.*, 2013).

Estudos sobre redes ecológicas auxiliam na compreensão do papel da biodiversidade para funcionamento do ecossistema. Além disso, o modo com que as espécies interagem é estratégico para a reorganização das redes em função de distúrbios que possam levar à extinção de espécies (Pascual & Dunne, 2006b). Em redes ecológicas podemos avaliar a intensidade do efeito da remoção de uma espécie por meio dos seus parâmetros estruturais. Por exemplo, efeitos distintos são esperados quando ocorre a remoção de uma espécie generalista, com elevada força de interação e que conecte módulos (alto impacto sobre a rede), quando comparado ao efeito decorrente da perda de uma espécie especialista, com baixa força de interação e com poucas interações dentro e entre os módulos (baixo impacto sobre a rede). A robustez da rede é um dos parâmetros que pode ser utilizado para esta finalidade, a qual mede a probabilidade de ocorrência de uma cascata de extinções

secundárias resultante da perda primária de biodiversidade na rede (Dunne *et al.*, 2002). A perspectiva é que a alta especificidade que os parasitos apresentam aos seus hospedeiros contribui para que redes parasito-hospedeiro sejam indicadas como sistemas frágeis à remoção de hospedeiros.

Os temas abordados avaliaram padrões de interação entre parasitos e seus hospedeiros peixes no contexto de redes ecológicas. Os hospedeiros alvos neste estudo são os peixes, os quais apresentam uma vasta riqueza de espécies e para os quais é esperado um número ainda maior de espécies de parasitos. Isto em função de muitas espécies de peixes apresentarem faunas parasitárias exclusivas e com variações intrínsecas entre diferentes localidades. Inicialmente verificamos padrões gerais de organização das interações parasito-hospedeiro utilizando redes binárias provenientes de 22 ambientes (Figura 3), avaliando separadamente as propriedades para ecto- e endoparasitos. Investigamos também as similaridades na organização desses dois tipos de redes, além de medir o quanto ecto- e endoparasitos contribuem para a robustez em sistemas parasito-hospedeiro. Além disso, caracterizamos uma rede parasito-hospedeiro avaliando as propriedades de suas espécies assim como de sua estrutura, e discutimos como as propriedades das espécies podem influenciar na robustez da rede. Esses estudos somam-se aos poucos estudos que utilizam análises de redes para a compreensão especificamente das interações entre parasitos e hospedeiros peixes (Bellay *et al.*, 2011; 2013; Lima *et al.*, 2012; Braga *et al.*, 2014; Poulin *et al.*, 2013) preenchendo lacunas importantes sobre o entendimento acerca desses sistemas.

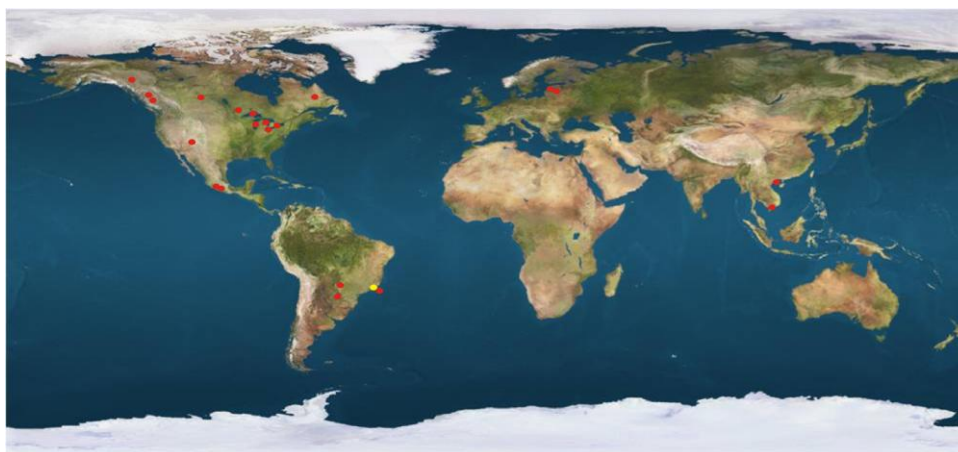


Figura 3. Distribuição geográfica das redes analisadas nesta tese. Em amarelo observamos a localização do ambiente cujos dados foram utilizados em ambos os estudos (Rio Guandu). (fonte mapa: Google imagens)

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA-NETO, M. & ULRICH, W. (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software* **26**, 173–178.
- BARABÁSI, A.-L. & OLTVAI, Z.N. (2004) Network biology: understanding the cell's functional organization. *Nature Reviews. Genetics* **5**, 101–113.
- BASCOMPTE, J., JORDANO, P. & OLESEN, J.M. (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* **312**, 431–433.
- BELLAY, S., LIMA JR., D.P., TAKEMOTO, R.M. & LUQUE, J.L. (2011) A host-endoparasite network of Neotropical marine fish: are there organizational patterns? *Parasitology* **138**, 1945–1952.
- BELLAY, S., OLIVEIRA, E.F., ALMEIDA-NETO, M., LIMA JUNIOR, D.P., TAKEMOTO, R.M. & LUQUE, J.L. (2013) Developmental stage of parasites influences the structure of fish-parasite networks. *PloS One* **8**, e75710.
- BRAGA, M.P., ARAÚJO, S.B.L. & BOEGER, W.A. (2014) Patterns of interaction between Neotropical freshwater fishes and their gill Monogenoidea (Platyhelminthes). *Parasitology Research* **113**, 481–490.
- BLÜTHGEN, N. (2010) Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology* **11**, 185–195.
- BLÜTHGEN, N., MENZEL, F. & BLÜTHGEN, N. (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* **6**, 9.
- COMBES, C. & MORAND, S. (1999) Do parasites live in extreme environments? Constructing hostile niches and living in them. *Parasitology* **119**, S107–S110.
- DORMANN, C.F. (2011) How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Network Biology* **1**, 1–20.
- DORMANN, C.F. & STRAUSS, R. (2013) Detecting modules in quantitative bipartite networks: the QuaBiMo algorithm, 19. Quantitative Methods; Populations and Evolution, (arxiv: 1304.3218).
- DUNNE, J.A., WILLIAMS, R.J. & MARTINEZ, N.D. (2002) Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* **5**, 558–567.
- ESTRADA, E., FOX, M., HIGHAM, D.J. & OPPO, G.-L. (eds) (2010) *Network science complexity in nature and technology*. p. 245. Springer London, London.
- FORTUNA, M.A., STOUFFER, D.B., OLESEN, J.M., JORDANO, P., MOUILLOT, D., KRASNOV, B.R., POULIN, R. & BASCOMPTE, J. (2010) Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology* **79**, 811–817.

- GUIMARÃES JR, P.R. & GUIMARÃES, P.R. (2006) Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software* **21**, 1512–1513.
- GUIMERÀ, R. & AMARAL, L.A.N. (2005a) Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature* **433**, 895–900.
- GUIMERÀ, R. & AMARAL, L.A.N. (2005b) Cartography of complex networks: modules and universal roles. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, P02001.
- JORDANO, P., BASCOMPTE, J. & OLESEN, J.M. (2003) Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters* **6**, 69–81.
- JUNKER, B.H. & SCHREIBER, F. (eds) (2008) *Analysis of biological networks*. p. 346. Wiley Interscience, Hoboken.
- LANDSBERG, J.H., BLAKESLEY, B.A., REESE, R.O., MCRAE, G. & FORSTCHEN, P.R. (1998) Parasites of fish as indicators of environmental stress. *Environmental Monitoring and Assessment* **51**, 211–232.
- LEWINSOHN, T.M. & PRADO, P.I. (2006) Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos* **113**, 174–184.
- LIMA JR, D.P., GIACOMINI, H.C., TAKEMOTO, R.M., AGOSTINHO, A.A. & BINI, L.M. (2012) Patterns of interactions of a large fish–parasite network in a tropical floodplain. *Journal of Animal Ecology* **81**, 905–913.
- MARCOGLIESE, D.J. (2004) Parasites: Small Players with Crucial Roles in the Ecological Theater. *EcoHealth* **1**, 151–164.
- NEWMAN, M.E.J. (2010) *Networks An Introduction*. p. 772. Oxford University Press, New York.
- DE NOOY, W., MRVAR, A. & BATAGELJ, V. (2011) *Exploratory social network analysis with Pajek*. p. 420 Second Edition. Cambridge University Press, New York.
- OLESEN, J.M., BASCOMPTE, J., DUPONT, Y.L. & JORDANO, P. (2007) The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**, 19891–19896.
- PASCUAL, M. & DUNNE, J.A. (eds) (2006a) *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*. p. 386. Oxford University Press, New York.
- PASCUAL, M. & DUNNE, J.A. (2006b) From small to large ecological networks in a dynamic world. In *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs* (eds M. PASCUAL & J.A. DUNNE), pp. 3 – 24. Oxford University Press, New York.
- PIMM, S.L. (1982) *Food Webs*. p. 219. Chapman & Hall, London.

- PIRES, M.M. & GUIMARÃES, P.R. (2013) Interaction intimacy organizes networks of antagonistic interactions in different ways. *Journal of the Royal Society, Interface* **10**, 1–7.
- POULIN, R. (2007) *Evolutionary ecology of parasites*. p. 332 Second Edition. Princeton University Press, Princeton.
- POULIN, R. (2010) Network analysis shining light on parasite ecology and diversity. *Trends in Parasitology* **26**, 492–498.
- POULIN, R., KRASNOV, B.R., PILOSOV, S. & THIELTGES, D.W. (2013) Phylogeny determines the role of helminth parasites in intertidal food webs. *Journal of Animal Ecology*. prelo.
- SCHREIBER, F. (2008) Graph Theory. In *Analysis of Biological Networks* (eds B.H. JUNKER & F. SCHREIBER), pp. 15 – 28. Wiley Interscience, Hoboken.
- STOUFFER, D.B. & BASCOMPTE, J. (2011) Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **108**, 3648–3652.
- THATCHER, V.E. (2006) *Aquatic Biodiversity in Latin America: Amazon Fish Parasites Volume 1*. Second Edition p. 496. Pensoft, Sofia.
- THOMPSON, J.N. (1994) *The Coevolutionary Process*. p. 376. University of Chicago Press, Chicago.
- THOMPSON, J.N. (2005) *The Geographic Mosaic of Coevolution*. p. 400. University of Chicago Press, Chicago.
- THOMPSON, J.N. (2006) Ecology. Mutualistic webs of species. *Science* **312**, 372–373.
- THÉBAULT, E. & FONTAINE, C. (2010) Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* **329**, 853–856.
- ULRICH, W. & ALMEIDA-NETO, M. (2012) On the meanings of nestedness: back to the basics. *Ecography* **35**, 865–871.
- VÁZQUEZ, D.P., POULIN, R., KRASNOV, B.R. & SHENBROT, G.I. (2005) Species abundance and the distribution of specialization in host–parasite interaction networks. *Journal of Animal Ecology* **74**, 946–955.

2 PADRÕES DE INTERAÇÃO DE ECTOPARASITOS E ENDOPARASITOS EM REDES PARASITO – PEIXE

RESUMO

A organização das interações interespecíficas em redes ecológicas parasito-hospedeiro reflete principalmente a biologia das espécies e processos co-evolutivos. Estudamos 22 redes de interação parasito metazoário-hospedeiro peixe. Avaliamos para cada rede possíveis diferenças na organização das interações de ecto- e endoparasitos, estudando as mesmas separadamente, perfazendo o total de 44 redes analisadas. Para isso verificamos a proporção de espécies de parasito por espécie de hospedeiro, ao efeito da filogenia dos hospedeiros e ao valor de conectância, aninhamento e modularidade das interações. Além disso, avaliamos a similaridade da composição de espécies de hospedeiros entre os módulos de redes de ecto- e endoparasitos, bem como a robustez de ambas separadamente e suas contribuições relativas para a robustez das redes completas. Observamos que endoparasitos tendem a apresentar maiores valores de riqueza de espécies por hospedeiro, conectância residual e aninhamento, assim como menores valores de modularidade em relação aos ectoparasitos. Apesar das espécies de hospedeiros aparentadas tenderem a compartilhar espécies de parasitos, a composição de espécies de hospedeiros nos módulos de redes de ecto- e endoparasitos apresentou baixa similaridade. Os ectoparasitos se mostraram mais sensíveis às perdas de espécies de hospedeiros e com uma menor contribuição para a robustez da rede por ambiente, provavelmente relacionada à sua elevada especificidade no uso de hospedeiros em relação aos endoparasitos. Dessa forma, esses resultados sugerem diferenças na importância relativa dos processos evolutivos e ecológicos responsáveis pela organização das redes de interações formadas pelos ecto- e endoparasitos, sustentadas especialmente na especialização da relação parasito-hospedeiro.

2.1 INTRODUÇÃO

Parasitos comumente apresentam elevada especificidade em suas interações, esta por um órgão e/ou espécie de hospedeiro (Thompson 1994, Poulin 2007). É notável a grande diversidade de espécies de parasitos, os quais se distinguem pela complexidade de seus ciclos de vida, destacando a necessidade ou não de hospedeiros intermediários, bem como pelo uso de micro-hábitat em seus hospedeiros. Todos os órgãos de hospedeiros são sítios potenciais de

infecção para parasitos, e a exploração destes micro-habitats reflete, em geral, a história de vida das espécies ancestrais que encontraram nestes ambientes as condições propícias para a manutenção de suas populações, levando a seleção e adaptações dos descendentes a tais ambientes. Em relação aos micro-habitats utilizados, o tipo de contato dos parasitos com o ambiente externo ao corpo do hospedeiro determina a classificação dos mesmos em dois grupos: ectoparasitos (com contato direto com o meio externo) e endoparasitos (sem contato direto com o meio externo) (Thatcher 2006).

A relação entre a elevada diversidade apresentada pelas comunidades de ecto- e endoparasitos com as diferenças no padrão de exposição ao parasitismo observado entre as espécies de hospedeiros conduz à formação de faunas parasitárias singulares, refletindo na estruturação das redes parasito-hospedeiro. Dentre os aspectos relacionados aos hospedeiros, a densidade, o tamanho do corpo, a dieta e a distribuição biogeográfica são alguns exemplos de fatores que podem contribuir diretamente para a diversidade de parasitos (Takemoto et al. 2005, Timi et al. 2011, Poulin e Leung 2011). Restrições filogenéticas também podem ser detectadas em redes parasito-hospedeiro (Krasnov et al. 2012, Lima Jr et al. 2012), revelando indicativos de processos co-evolutivos (ver Wiens e Graham 2005) entre parasitos e hospedeiros e promovendo aumento da similaridade entre as faunas parasitárias de hospedeiros aparentados (Bellay et al. 2011). Além disso, a convergência de traços ecológicos entre espécies hospedeiras não aparentadas também pode gerar aumento da similaridade das faunas parasitárias (Krasnov et al. 2012).

Dentre os parâmetros estruturais de redes ecológicas, a conectância, o aninhamento e a modularidade têm sido frequentemente avaliados. A conectância relaciona o número de interações realizadas entre todas as espécies com o número total de interações possíveis na rede (Pimm 1982). O aninhamento é observado quando as interações daquelas espécies que apresentem menos conexões na rede representam um subconjunto das interações das espécies mais conectadas (Almeida-Neto e Ulrich 2011), enquanto uma estrutura modular ocorre quando existem subgrupos de espécies que interagem mais entre si do que com as demais espécies da mesma rede, os quais são denominados como módulos (Olesen et al. 2007, Mello et al. 2011a). Baixa conectância é frequente em redes parasito-hospedeiro peixe em função da esperada elevada especificidade das interações, assim como baixo aninhamento e alta modularidade, os quais podem mostrar-se relacionados com a estratégia de vida dos parasitos e com a filogenia de hospedeiros (Bellay et al. 2011, 2013, Lima Jr et al. 2012, Braga et al. 2014, Poulin et al. 2013).

Interações diretas e evidentes entre as espécies de ecto- e endoparasitos não sejam comuns em seus hospedeiros, normalmente apresentando modos distintos de infecção (Dobson et al. 2008), entretanto, podem existir fatores que se sobreponham no processo de infecção de seus hospedeiros. Por exemplo, formas infectantes que estejam presentes em uma mesma escala espaço/temporal, podem permitir que espécies de hospedeiros que compartilhem endoparasitos também compartilhem certas espécies de ectoparasitos, e vice-versa.

A informação sobre como as espécies interagem nas redes parasito-hospedeiro é de elevada importância, pois contribui para a compreensão de como essas redes suportam alterações ambientais, como as extinções de hospedeiros, revelando, por exemplo, características sobre a robustez e a estabilidade das mesmas. A robustez avalia a probabilidade de ocorrência de uma cascata de extinções secundárias de parasitos resultante da perda primária de espécies de hospedeiros (ver Pascual e Dunne 2006). Alterações ambientais, como a poluição ou até mesmo a sobrepesca, podem ocasionar extinções locais de hospedeiros e influenciar de modo distinto a estrutura das comunidades de ecto- e endoparasitos.

Nosso objetivo neste estudo é avaliar se os modos de vida de ecto- e endoparasitos implicam em diferenças no grau de especialização dos mesmos em relação aos seus hospedeiros e, conseqüentemente na estrutura da rede de interações parasito-peixe. Para isso, propomos as seguintes questões específicas: (i) Redes ectoparasito-peixe e endoparasito-peixe apresentam padrões distintos em relação à proporção de espécies de parasito por espécie de hospedeiro, à filogenia dos hospedeiros e à conectância, aninhamento e modularidade das interações? (ii) Para um determinado ambiente, ao avaliarmos separadamente as interações de ecto- e endoparasitos, as espécies de hospedeiros que compartilham um módulo devido às interações com seus ectoparasitos também compartilham um módulo em função dos endoparasitos? (iii) Quais as contribuições de ecto- e endoparasitos para a robustez das redes parasito-peixe? Nós esperamos que variações na especificidade dos grupos taxonômicos que compõem os ecto- e endoparasitos expressem no número e na composição de hospedeiros, promovendo variações na organização das redes. Por outro lado, esperamos que aspectos ecológicos dos hospedeiros (p.e. uso de um local para obtenção de presas, ou seja, os hospedeiros intermediários de espécies de endoparasitos, onde também são encontradas as formas infectantes de ectoparasitos) tendam a aumentar a similaridade entre a composição dos módulos para ecto- e endoparasitos, em função de uma infecção simultânea de ecto- e endoparasitos nos ambientes. Quanto à robustez esperamos também que a especificidade dos

ecto- e endoparasitos seja um fator importante, pois pode aumentar a chance de extinções secundárias de parasitos, reduzindo a robustez da rede e alterando significativamente a estrutura das redes estudadas.

2.2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.2.1 Redes estudadas

Vinte e duas redes de interação metazoário parasito-peixe foram obtidas na literatura, sem considerar restrições biogeográficas e variações espaço-temporal entre as redes (Tabela 1). Estas redes foram selecionadas por apresentarem ecto- e endoparasitos, de modo que análises considerando estes separadamente pudessem ser realizadas, perfazendo um total de 44 redes avaliadas.

Organizamos as listas de interações entre parasitos metazoários e peixes em matrizes binárias com as espécies de hospedeiros nas linhas e as espécies de parasitos nas colunas. Analisamos metazoários parasitos pertencentes aos seguintes grupos taxonômicos: ectoparasitos - Acari, Branchiura, Copepoda, Hirudinea, Isopoda, Mollusca, Monogenea e Myxosporea; e endoparasitos - Acanthocephala, Aspidobothrea, Cestoda, Digenea, Nematoda e Pentastomida. Algumas redes constavam espécies de Monogenea e Myxosporea endoparasitos. Os estágios larvais e adultos de espécies de parasitos apresentam nichos diferenciados quando presentes na mesma rede, assim foram considerados como nós distintos nas redes, como já foi demonstrado por Vázquez et al. (2005) e Bellay et al. (2013).

2.2.2 Organização das redes

Para cada rede avaliamos a conectância (C), a qual corresponde ao número de interações registradas em relação ao número total de interações teoricamente possíveis na rede (Pimm 1982). Para controlar o efeito do tamanho da rede (riqueza de espécies) sobre a conectância, foi usada a medida conhecida como conectância residual, a qual é dada pelos resíduos da regressão simples, que foi realizada no programa Statistica 7.0 (Statsoft 2005), entre os valores logaritmizados de interações possíveis e observadas nas redes (Thébault e Fontaine 2008). Para verificar evidência da influencia da filogenia das espécies nas interações, avaliamos a relação entre a distância taxonômica dos peixes e a matriz de dissimilaridade na composição da fauna parasitária através do teste de correlação de matrizes de Mantel, pela função mantel do pacote vegan para o programa R 2.12 (R Development Core Team 2010). Para a construção da matriz de dissimilaridade utilizada nesta análise usamos o índice de

Jaccard disponível na função *vegdist*, também do pacote *vegan*. Foram utilizadas 1000 aleatorizações para verificar a significância do teste. Obtivemos a matriz de distância taxonômica (*MDT*) de cada rede analisada pela equação:

$$MDT = dM - (pC + pO + pF + pG + pE),$$

onde *dM* é distância máxima da comunidade de peixes (distância máxima = 5, referente à categoria taxonômica classe); *pC*, *pO*, *pF*, *pG* e *pE* são matrizes geradas pela função *weight.taxo* do pacote *ape* do programa R para cada categoria taxonômica (classe, ordem, família, gênero e espécie, respectivamente), as quais estão de acordo com as informações disponíveis no Fish Base (Froese e Pauly 2013). Dessa forma, espécies do mesmo gênero apresentam o valor de distância taxonômica (*dt*) igual a “1”, gêneros distintos apresentam *dt* igual a “2”, famílias distintas *dt* igual a “3”, ordens distintas *dt* igual a “4” e classes distintas *dt* igual a “5”, considerando o valor “0” para a diagonal principal (ver Rezende et al. 2007).

Analisamos o grau de aninhamento das redes através do índice NODF (*Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill*; Almeida-Neto et al. 2008), disponível no programa ANINHADO (Guimarães Jr e Guimarães 2006). Avaliamos a aleatoriedade do aninhamento por matrizes nulas geradas pelo rearranjo das interações observadas entre as células através do modelo CE, no qual a probabilidade da célula a_{ij} exibir o valor “1” (presença) é obtida através da seguinte equação:

$$P_{a_{ij}} = \left(P_i / C_o + P_j / R_o \right) / 2,$$

onde P_i é o número de presenças da linha i ; P_j é o número de presenças na coluna j ; C_o é o número de colunas; e R_o é o número de linhas. Assim, uma dada célula recebe uma interação de forma proporcional à média dos valores totais marginais de uma linha ou coluna. Para cada rede a significância do índice NODF (valor de p) foi obtida através da proporção do número de matrizes nulas que apresentaram valor de NODF igual ou superior ao valor de NODF da matriz real dividido pelo número de matrizes nulas (1000).

Para investigar a existência de módulos nas redes parasito-hospedeiro foi empregada a rotina de otimização conhecida como *simulated annealing* (SA), a qual retorna valores de modularidade (M) para cada rede analisada. Valores de $M = 0$ indicam ausência de subgrupos na rede, enquanto valores próximos do valor máximo ($M = 1$) indicam redes fortemente divididas em subgrupos (Newman e Girvan 2004). A modularidade foi calculada no programa

NETCARTO (Guimerà e Amaral 2005a, b), o qual gera matrizes nulas considerando apenas a estrutura unipartida das redes. Como o NETCARTO não apresenta modelos de aleatorização similares ao CE, utilizamos uma função para o R (desenvolvida por Nadson RS da Silva), por meio da qual foram geradas 1000 matrizes nulas bipartidas através do modelo CE para cada rede analisada. Realizamos o cálculo de M para cada uma destas matrizes no programa NETCARTO por intermédio de um código Fortran (desenvolvido por Flávia M. D. Marquitti; Mello et al. 2011a) para automatização do cálculo e compilação dos valores de M . Através dos valores de M das matrizes nulas testamos a hipótese nula de aleatoriedade de M . Para cada rede a significância da métrica M (valor de p) foi obtida através do número de matrizes nulas que apresentaram valor de M igual ou superior ao valor de M da matriz real dividido pelo número de matrizes nulas.

2.2.3 Robustez das redes

Calculamos a robustez (R) das redes considerando a extinção secundária das espécies de parasitos resultantes das extinções primárias das espécies de peixes hospedeiros. Para cada rede local parasito-peixe, calculamos a robustez total obtida considerando ecto- e endoparasitos juntos e também a robustez calculada apenas para ecto- e endoparasitos. Para isso, utilizamos um procedimento baseado na remoção aleatória cumulativa de espécies das redes (Burgos et al. 2007), pelo qual, ao remover uma espécie de hospedeiro, a espécie de parasito que interagiu apenas com o hospedeiro removido também é removida. Realizamos esse processo sem a reposição das espécies removidas até que todos os hospedeiros fossem removidos. Assim, geramos curvas de extinção através da função *second.extinct* (com 100 aleatorizações) do pacote bipartite do programa R.

Para cada rede obtivemos a robustez através do cálculo da área abaixo da curva de extinção gerada (Burgos et al. 2007) com a função *robustness* do pacote bipartite. Este índice varia de 0 a 1, considerando $R = 1$ para as redes nas quais a maioria dos parasitos permanece após a remoção da maioria das espécies de hospedeiros e $R = 0$ para aquelas que entram em colapso com a remoção de poucos hospedeiros (Burgos et al. 2007). As espécies de hospedeiros removidas nas simulações não necessariamente levam a extinções locais de parasitos na natureza, uma vez que parasitos podem apresentar processos dinâmicos com hospedeiros alternativos e as redes apresentarem hospedeiros não amostrados (ver Mello et al. 2011 para redes mutualísticas). Entretanto, quanto maior o grau de especificidade do parasito em relação ao hospedeiro, maior a chance de extinção local.

2.2.4 Análises de dados

Para testar as diferenças entre a proporção de parasitos por hospedeiro, efeito da filogenia (coeficiente de correlação de r de Mantel; obtido entre a matriz taxonômica do hospedeiro e a matriz de interação parasito-hospedeiro, considerando apenas valores estatisticamente significantes), a conectância residual, aninhamento e modularidade entre redes de ectoparasitos e endoparasitos aplicamos o teste Wilcoxon para amostras pareadas (Zar 2010).

Aplicamos um teste de permutação pareado (TPP), no qual comparamos a diferença na frequência de aninhamento ou modularidade significativos entre redes de ectoparasitos e de endoparasitos das mesmas localidades. Nos casos onde nenhuma das redes ou ambas apresentam estruturas significativas não há como descartar que esta seja uma característica do local. Dessa forma, somente as localidades onde apenas uma das redes, de ectoparasitos ou de endoparasitos, apresentou estrutura significativa para a estrutura de rede investigada (aninhamento ou modularidade) contribuem de fato para a aleatorização adicionando espaço de possibilidades para as diferenças esperadas ao acaso. Para cada teste foram geradas 10000 diferenças aleatorizando os valores numéricos 1 (redes com valores significativos) e 0 (redes com valores não significativos) dentro de cada localidade. O teste foi realizado usando o programa Resampling Stats (Blank et al. 2001).

Quando as redes de ectoparasitos e de endoparasitos provenientes do mesmo ambiente apresentaram modularidade significativa, avaliamos a similaridade na constituição dos módulos das redes considerando as espécies de hospedeiros que estão presentes em ambas, aplicando o teste de Mantel por meio do pacote `vegan` do R. Para isso, identificamos as espécies de hospedeiros em cada módulo da rede por meio do programa NETCARTO e construímos matrizes com as espécies de hospedeiros nas linhas e nas colunas, nas quais o valor “1” foi atribuído para as espécies que ocorriam no mesmo módulo e “0” para as que não ocorriam.

Utilizamos o teste Wilcoxon também para testar diferenças dos valores de robustez entre ecto- e endoparasitos. Além disso, para verificar a contribuição de ecto- e endoparasitos para a robustez total em cada ambiente realizamos uma regressão linear múltipla. Consideremos a robustez total como a variável dependente e a robustez para as redes de ectoparasitos e para endoparasitos como as variáveis independentes. Os resíduos do modelo se revelaram não colineares ao avaliar a tolerância, com distribuição normal pela plotagem dos resíduos, independentes pela autocorrelação de Durkin-Watson e sem a presença de outliers avaliados pela distância de Cook (Zar 2010). Estas análises foram realizadas no programa Statistica 7.0.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Organização das redes

Os valores de conectância residual, aninhamento e modularidade obtidos para cada rede estudada estão apresentados na Tabela 2. Em geral, as redes de endoparasitos revelaram maior proporção de espécies de parasitos em relação ao número de hospedeiros na rede (PPH_{ecto} : média = 1,49; amplitude = 0,6 – 3,29; PPH_{endo} : média = 2,48; amplitude = 0,93 – 4,05; T Wilcoxon = 9; Z = 3,81; $p < 0,001$; Fig. 1a).

Em 33 (75%) das 44 redes analisadas observamos relações positivas e significativas entre a matriz de distância taxonômica entre os hospedeiros e a matriz de interação parasito-hospedeiro. Entretanto, não observamos diferenças dos valores do coeficiente r de Mantel entre redes formadas apenas por ecto- ou por endoparasitos (rM_{ecto} : média = 0,41; amplitude = 0,17 – 0,93 ; rM_{endo} : média = 0,46; amplitude = 0,10 – 0,95; T Wilcoxon = 46; Z = 0,40; $p = 0,683$; Fig. 1b). Para a conectância residual observamos os maiores valores para as redes de endoparasitos (Cr_{ecto} : média = 12,53; amplitude = -0,23 – 0,08; Cr_{endo} : média = 14,58; amplitude: -0,21 – 0,31; T Wilcoxon = 0; Z = 4,10; $p < 0,001$; Fig. 1c).

Redes de endoparasitos apresentaram valores de NODF superiores aos observados para redes de ectoparasitos ($NODF_{ecto}$: média = 16,23; amplitude = 2,57 – 51,56; $NODF_{endo}$: média = 23,11; amplitude = 3,75 – 56,84; T Wilcoxon = 39; Z = 2,84; $p = 0,004$; Fig. 1d). Além disso, em 17 (39%) das 44 das redes encontramos aninhamento significativo e a estrutura aninhada foi significativamente mais frequente entre as redes de endoparasitos, como o indicado pelo teste de permutação pareado (TPP: $p = 0,036$).

Em geral, as redes de ectoparasitos apresentaram modularidade mais pronunciada que as redes de endoparasitos (M_{ecto} : média = 0,62; amplitude = 0,23 – 0,84; M_{endo} : média = 0,47; amplitude = 0,21 – 0,79; T Wilcoxon = 11; Z = 3,74; $p < 0,001$; Fig. 1e). Vinte e oito (64%) das 44 redes apresentaram modularidade significativa e pelo teste de permutação pareado a frequência da estrutura modular não depende do tipo de rede (TPP: $p = 0,99$). Utilizamos as redes de ecto- e endoparasitos de peixes do ambiente Planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil, para ilustrar a estrutura de uma rede que segue a tendência geral observada neste trabalho para aninhamento e modularidade (Tabela 2; Figura 2a-c).

Em 12 (55%) dos ambientes estudados ambas as redes de ectoparasitos e endoparasitos foram significativamente modulares. Dentre estes ambientes, oito (67%) apresentaram relações significativas entre as matrizes de organização modular dos

hospedeiros, entretanto, observamos baixos valores de r de Mantel, indicando uma fraca relação entre as matrizes ($0,23 \pm 0,08$) (Tabela 3).

2.3.2 Robustez das redes

As redes de endoparasitos apresentaram maiores valores de robustez (R_{ecto} : média = 0,53; amplitude = 0,46 – 0,59; R_{endo} : média = 0,58; amplitude = 0,53 – 0,72; T Wilcoxon = 0; $Z = 4,01$; $p < 0,001$; Fig. 3). Além disso, observamos que os endoparasitos apresentaram uma maior influência sobre a robustez total do que os ectoparasitos no conjunto dos ambientes analisados (Tabela 3). Na análise de regressão, uma vez que o intercepto não foi significativo, o modelo foi gerado sem o mesmo. A regressão múltipla revelou R^2 ajustado = 0,99 e $F(2,20) = 35503,82$ com $p < 0,001$.

2.4 DISCUSSÃO

Quando contrastamos os padrões de uso de hospedeiros entre ecto- e endoparasitos de peixes, os resultados refletem diferenças na importância relativa dos processos evolutivos e ecológicos responsáveis pela organização das redes de interações formadas pelos dois grupos de parasitos. A diferenciação dos tecidos e órgãos internos de um hospedeiro proporciona maior heterogeneidade de micro-habitats aos parasitos do que a superfície externa do corpo do hospedeiro e isto pode ser um dos fatores que contribuiu para a maior riqueza de endoparasitos. Outro possível fator que influenciaria na riqueza seria as diferentes rotas de infecção que endoparasitos apresentam em peixes (i.e. penetração ativa pela pele ou transmissão trófica), o que contribui para a diversidade de espécies, por aumentar as chances do encontro entre parasitos e hospedeiros, e possivelmente reduzir uma competição entre as espécies de parasitos (Poulin 1998, Dobson et al. 2008, Lima Jr et al. 2012).

Hospedeiros filogeneticamente próximos tendem apresentar faunas parasitárias mais semelhantes do que entre hospedeiros não aparentados (Bellay et al. 2011, 2013, Krasnov et al. 2012, Lima Jr et al. 2012). Essa tendência também foi observada neste trabalho. Isso seria decorrente da manutenção de espécies de parasitos após eventos de especiação do hospedeiro ancestral e da similaridade fisiológica e ecológica destes hospedeiros (Poulin 1998). Neste estudo, a ausência de diferenças significativas, ao considerar as relações entre ecto- e endoparasitos com a filogenia dos hospedeiros, reforça que esta é uma tendência geral e independente do tipo de habitat utilizado pelos parasitos (ecto- ou endoparasitos).

Em redes a conectância é uma medida fácil de ser obtida e fornece informações importantes que podem auxiliar na compreensão de outros parâmetros estruturais como o aninhamento e a modularidade (Fortuna et al. 2010). Em função da elevada especificidade normalmente encontrada para parasitos, os valores de conectância das redes parasito-hospedeiro são geralmente baixos (Bellay et al. 2013, Braga et al. 2014). Por outro lado, alguns estudos têm mostrado que endoparasitos de peixes podem apresentar uma maior amplitude de espécies de hospedeiros em relação aos ectoparasitos (especialmente os monogenéticos; Strona et al. 2013), e isso justificaria os maiores valores de conectância residual que encontramos para as redes de endoparasitos. A presença de parasitos em estágios larvais entre os endoparasitos também contribui para a elevação da conectância, os quais tendem a ser mais generalistas do que os adultos (Bellay et al. 2013).

O alto grau de especificidade no uso de hospedeiros pode resultar em graus de aninhamento relativamente baixos, pois a variação no número de espécies de hospedeiros usados entre os parasitos, uma condição necessária para o aninhamento, é baixa entre as espécies de parasitos. Entretanto, o aninhamento já foi utilizado de base para inferir que redes antagonísticas e mutualísticas teriam organizações semelhantes, isso utilizando ectoparasitos especialmente de hospedeiros terrestres como modelo (Graham et al. 2009). Neste estudo, a estrutura aninhada se mostrou mais relacionada com a estratégia de vida endoparasitária, sugerindo possíveis diferenças no padrão de organização de redes parasito-hospedeiro de acordo com o tipo de hospedeiro (p.e. grupos taxonômicos; aquáticos ou terrestres), o que poderá ser avaliado em futuros trabalhos.

Várias hipóteses foram apresentadas em estudos anteriores para justificar a estrutura aninhada em redes (ver Suweis et al. 2013). Por exemplo, a ecologia e fatores relacionados aos ciclos dos parasitos podem contribuir para o padrão aninhado, especialmente entre os endoparasitos de peixes (Lima Jr et al. 2012). Isso porque estágios larvais destes parasitos tendem a ser mais generalistas que os parasitos adultos (Bellay et al. 2013), como mencionado anteriormente. Além disso, os estágios adultos podem ter sido adquiridos por transmissão trófica, cujas espécies de hospedeiros podem apresentar dietas aninhadas, auxiliando assim na constituição de faunas parasitárias aninhadas. Uma maior especificidade para os ectoparasitos de peixes é um fator importante para a menor frequência de estrutura aninhada significativa.

A presença de interações especializadas é uma característica marcante ao se avaliar a estrutura modular em redes (Mello et al. 2011a). Como mencionado, os ectoparasitos, especialmente os monogenéticos, apresentam elevada especificidade (Strona et al. 2013), o que também contribui para os maiores valores de modularidade apresentados. A similaridade

encontrada entre a frequência da estrutura modular entre as redes de ecto- e endoparasitos é mais um reflexo que a especificidade, mesmo em diferentes intensidades, é esperada em interações parasito-hospedeiro (Thompson 1994). Variações na especificidade contribuem para que redes constituídas por endoparasitos apresentem uma estrutura aninhada com maior frequência e menores valores de modularidade, e padrões opostos sejam observados para redes de ectoparasitos.

Embora a coocorrência de ecto- e endoparasitos seja comum nas faunas parasitárias de hospedeiros, observamos que existe uma fraca relação entre a composição de espécies de hospedeiros dos módulos obtidos considerando ecto- e endoparasitos separadamente em redes. Desse modo, hospedeiros que compartilham o mesmo módulo quando apenas ectoparasitos são avaliados, tendem a ocorrer em módulos distintos quando avaliamos os endoparasitos, e vice-versa. Com isso, podemos inferir que fatores distintos podem estar influenciando diretamente na organização dos módulos em redes de ecto- ou endoparasitos. Assim, a elevada especificidade apresentada pelos ectoparasitos sugere que a filogenia dos hospedeiros seja um fator fundamental para a organização dos módulos (ver Krasnov et al. 2012, Braga et al. 2014), enquanto para os endoparasitos a dieta do hospedeiro poderia ter uma influência mais forte do que a filogenia, devido a transmissão trófica de vários endoparasitos (Garrido-Olvera et al. 2012). Futuros trabalhos que tenham como base um conjunto de informações sobre as características filogenéticas, biológicas e ecológicas das espécies de hospedeiros devem elucidar quais os fatores que são mais determinantes para a estrutura modular em redes parasito-hospedeiro.

Por serem organizados sob diferentes fatores os ecto- e endoparasitos seriam afetados de modo diferenciado mudanças ambientais, as quais podem conduzir a perdas de espécies de hospedeiros. Ectoparasitos são mais frágeis ao efeito da remoção de espécies hospedeiras e a maior contribuição para o valor de robustez observado por ambiente é dada pelos endoparasitos. Assim, mesmo uma rede com alto valor de robustez, certas espécies como os ectoparasitos podem ser frágeis às extinções locais. Esta maior susceptibilidade a extinções secundárias locais apresentada pelos ectoparasitos já era esperada em função da especificidade para estes parasitos (Poulin 1992), como mencionada anteriormente. Os nossos resultados também inferem uma relação positiva da robustez com o aninhamento e negativa com a modularidade para redes parasito-hospedeiro peixe (para redes mutualísticas ver Bastolla et al. 2009, Mello et al. 2011b).

2.4.1 Considerações finais

Neste trabalho nós observamos que em função das interações com seus hospedeiros os ecto- e endoparasitos apresentam padrões diferenciados quanto às características estruturais de suas interações. Embora interações específicas sejam observadas em ambos os grupos de parasitos, verificamos que uma maior generalidade nas interações de espécies de endoparasitos contribui especialmente para a presença da estrutura aninhada e de menores valores de modularidade. Ao verificar a baixa similaridade da composição de espécies de hospedeiros nos módulos de redes de ecto- e endoparasitos por ambiente observamos que além das diferenças quanto a especificidade, tais resultados são indicativos que a organização dos módulos para ambos tipos de redes seguem processos distintos (p.e. relações filogenéticas e tróficas). Futuros trabalhos irão esclarecer quais processos são responsáveis por essa baixa similaridade observada. Em outro aspecto avaliado neste estudo, temos que uma maior fragilidade às extinções de hospedeiros por parte dos ectoparasitos relaciona-se com a elevada especificidade observada para estes parasitos.

AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos a Nadson R. S. da Silva pela elaboração da função que permitiu rodar o modelo nulo CE em linguagem R; à Flávia M. D. Marquitti por ceder gentilmente o código Fortran para automatização do cálculo e compilação dos valores de modularidade; e à Vanessa Majewski Algarte pela leitura crítica do manuscrito. Nós agradecemos também à FAPERJ, UEM/PEA/CAPES/PROEX, UTFPR/DIRPPG/*Campus* Londrina e ao CNPq pelo suporte financeiro.

REFERÊNCIAS

- Almeida-Neto, M. e Ulrich, W. 2011. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. - *Environ. Model. Softw.* 26: 173–178.
- Almeida-Neto, M. et al. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. - *Oikos* 117: 1227–1239.
- Arai, H. P. e Mudry, D. R. 1983. Protozoan and metazoan parasites of fishes from the headwaters of the Parsnip and McGregor Rivers, British Columbia: a study of possible parasite transfaunations. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 1676–1684.
- Arthur, J. R. e Te, B. Q. 2006. Checklist of the parasites of fishes of Viet Nam. *FAO Fisheries Technical Paper*. No. 369/2. - FAO.

- Arthur, J. R. et al. 1976. Parasites of fishes of Aishihik and Stevens Lakes, Yukon Territory, and potential consequences of their interlake transfer through a proposed water diversion for hydroelectrical purposes. - *J. Fish. Res. Board Canada* 33: 2489–2499.
- Azevedo, R. K. de et al. 2010. Acanthocephala, Annelida, Arthropoda, Myxozoa, Nematoda and Platyhelminthes parasites of fishes from the Guandu river, Rio de Janeiro, Brazil. - *Check List* 6: 659 – 667.
- Bastolla, U. et al. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. - *Nature* 458: 1018–20.
- Bellay, S. et al. 2011. A host-endoparasite network of Neotropical marine fish: are there organizational patterns? - *Parasitology* 138: 1945–1952.
- Bellay, S. et al. 2013. Developmental stage of parasites influences the structure of fish-parasite networks. - *PLoS One* 8: e75710.
- Blank, S. et al. 2001. Resampling Stats in Excel - Version 2.
- Braga, M. P. et al. 2014. Patterns of interaction between Neotropical freshwater fishes and their gill Monogenoidea (Platyhelminthes). - *Parasitol. Res.* 113: 481–490.
- Burgos, E. et al. 2007. Why nestedness in mutualistic networks? - *J. Theor. Biol.* 249: 307–13.
- Chemes, S. B. e Takemoto, R. M. 2011. Diversity of parasites from Middle Paraná system freshwater fishes, Argentina. - *Int. J. Biodivers. Conserv.* 3: 249–266.
- Chinniah, V. C. e Threlfall, W. 1978. Metazoan parasites of fish from the Smallwood Reservoir, Labrador, Canada. - *J. Fish Biol.* 13: 203–213.
- Choudhury, A. et al. 2004. Parasites of native and nonnative fishes of the Little Colorado River, Grand Canyon, Arizona. - *J. Parasitol.* 90: 1042–1053.
- Dechtiar, A. O. 1972. Parasites of fish from Lake of the Woods, Ontario. - *J. Fish. Res. Board Canada* 29: 275–283.
- Dobson, A. et al. 2008. Homage to Linnaeus: how many parasites? How many hosts? - *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 105 Suppl: 11482–9.
- Fortuna, M. A. et al. 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? - *J. Anim. Ecol.* 79: 811–817.
- Froese, R. e Pauly, D. 2013. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (10/2013).
- Garrido-Olvera, L. et al. 2012. The influence of host ecology and biogeography on the helminth species richness of freshwater fishes in Mexico. - *Parasitology* 139: 1652–65.

- Graham, S. P. et al. 2009. Nestedness of ectoparasite-vertebrate host networks. - *PLoS One* 4: e7873.
- Guimarães Jr, P. R. e Guimarães, P. R. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. - *Environ. Model. Softw.* 21: 1512–1513.
- Guimerà, R. e Amaral, L. A. N. 2005a. Cartography of complex networks: modules and universal roles. - *J. Stat. Mech. Theory Exp.:* P02001.
- Guimerà, R. e Amaral, L. A. N. 2005b. Functional cartography of complex metabolic networks. - *Nature* 433: 895–900.
- Kirjušina, M. e Vismanis, K. 2007. Checklist of the parasites of fishes of Latvia. *FAO Fisheries Technical Paper*. No. 369/3. FAO.
- Krasnov, B. R. et al. 2012. Phylogenetic signal in module composition and species connectivity in compartmentalized host-parasite networks. - *Am. Nat.* 179: 501–511.
- Leong, T. S. e Holmes, J. C. 1981. Communities of metazoan parasites in open water fishes of Cold Lake, Alberta. - *J. Fish Biol.* 18: 693–713.
- Lima Jr, D. P. et al. 2012. Patterns of interactions of a large fish–parasite network in a tropical floodplain. - *J. Anim. Ecol.* 81: 905–913.
- Mello, M. A. R. et al. 2011a. The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat-fruit interactions. - *PLoS One* 6: e17395.
- Mello, M. A. R. et al. 2011b. The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. - *Oecologia* 167: 131–40.
- Muzzall, P. M. e Whelan, G. 2011. Parasites of fish from the Great Lakes: a synopsis and review of the literature, 1871-2010. 560p.
- Newman, M. e Girvan, M. 2004. Finding and evaluating community structure in networks. - *Phys. Rev. E* 69: 026113.
- Olesen, J. M. et al. 2007. The modularity of pollination networks. - *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104: 19891–19896.
- Pascual, M. e Dunne, J. A. 2006. From small to large ecological networks in a dynamic world. - In: Pascual, M. and Dunne, J. A. (eds), *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*. Oxford University Press, pp. 3 – 24.
- Pimm, S. L. 1982. *Food Webs*. - Chapman & Hall.
- Poulin, R. 1992. Determinants of host-specificity in parasites of freshwater fishes. - *Int. J. Parasitol.* 22: 753–758.
- Poulin, R. 1998. *Evolutionary ecology of parasites*. - Chapman & Hall.

- Poulin, R. 2007. Are there general laws in parasite ecology? - *Parasitology* 134: 763–776.
- Poulin, R. e Leung, T. L. F. 2011. Body size, trophic level, and the use of fish as transmission routes by parasites. - *Oecologia* 166: 731–8.
- Poulin, R. et al. 2013. Phylogeny determines the role of helminth parasites in intertidal food webs. - *J. Anim. Ecol.* 82(6): 1265-1275.
- R Development Core Team 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rezende, E. L. et al. 2007. Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. - *Nature* 448: 925–8.
- Statsoft, Inc. 2005. Statistica (data analysis software system) - Version 7.1.
- Strona, G. et al. 2013. Fish parasites resolve the paradox of missing coextinctions. - *Nat. Commun.* 4: 1718.
- Takemoto, R. M. et al. 2005. Host population density as the major determinant of endoparasite species richness in floodplain fishes of the upper Paraná River, Brazil. - *J. Helminthol.* 79: 75–84.
- Takemoto, R. M. et al. 2009. Diversity of parasites of fish from the upper Paraná River floodplain, Brazil. - *Braz. J. Biol.* 69: 691–705.
- Thatcher, V. E. 2006. Aquatic Biodiversity in Latin America: Amazon Fish Parasites Volume 1. - Pensoft.
- Thébault, E. e Fontaine, C. 2008. Does asymmetric specialization differ between mutualistic and trophic networks? - *Oikos* 117: 555 – 563.
- Thompson, J. N. 1994. The Coevolutionary Process. - University of Chicago Press.
- Timi, J. T. et al. 2011. Fish trophic level and the similarity of non-specific larval parasite assemblages. - *Int. J. Parasitol.* 41: 309–16.
- Vázquez, D. P. et al. 2005. Species abundance and the distribution of specialization in host–parasite interaction networks. - *J. Anim. Ecol.* 74: 946–955.
- Violante-González, J. e Aguirre-Macedo, M. L. 2007. Metazoan parasites of fishes from Coyuca Lagoon, Guerrero, Mexico. - *Zootaxa* 1531: 39–48.
- Violante-González, J. et al. 2007. A checklist of metazoan parasites of fish from Tres Palos Lagoon, Guerrero, Mexico. - *Parasitol. Res.* 102: 151–61.
- Wiens, J. J. e Graham, C. H. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. - *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 519–539.
- Zar, J. R. 2010. Biostatistical analysis. - Pearson Prentice-Hall.

FIGURAS

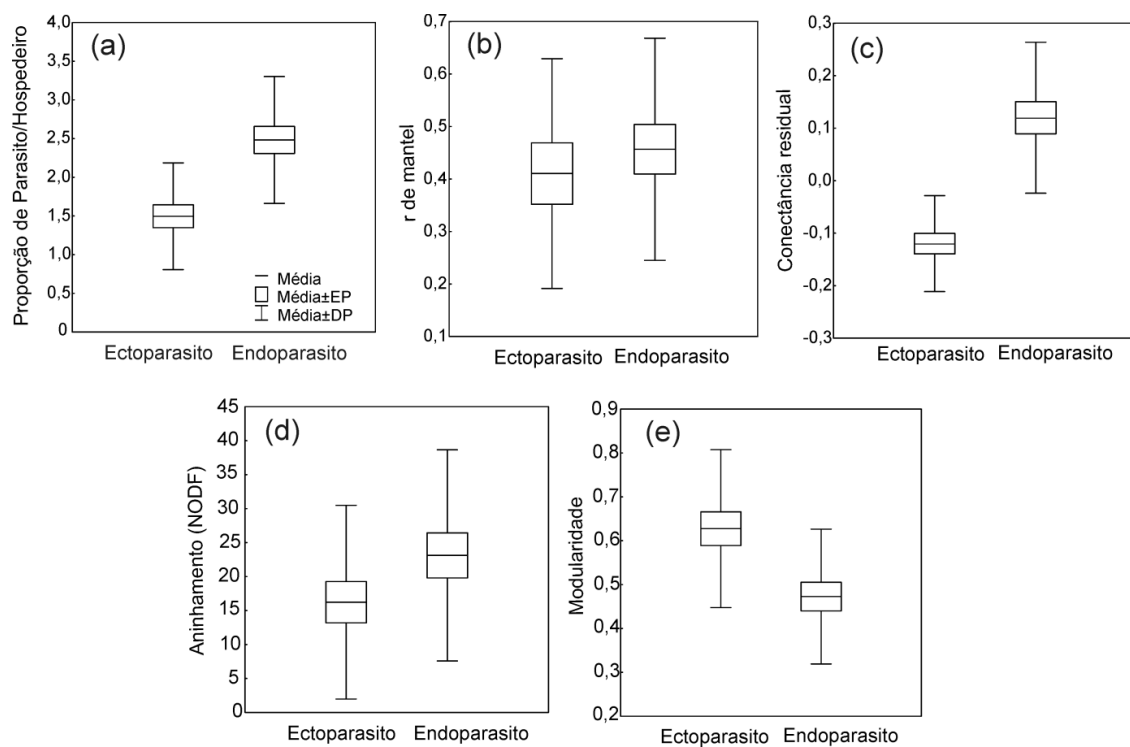


Figura 1. Diferenças dos parâmetros avaliados para redes parasito-hospedeiro de 22 ambientes considerando separadamente em redes de ecto- e endoparasitos. (a) proporção de espécies de parasito por hospedeiro; (b) relação com a filogenia dos hospedeiros (r de Mantel); (c) conectância residual; (d) aninhamento; e (e) modularidade.

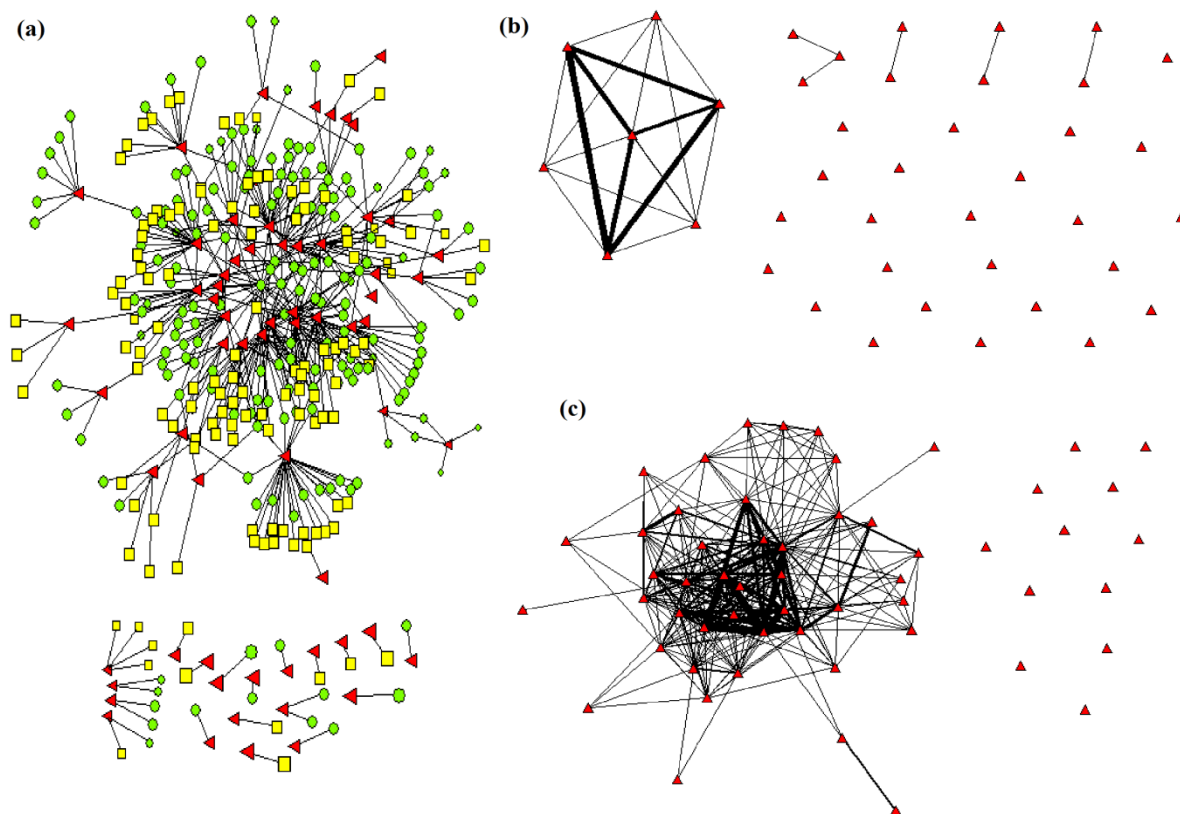


Figura 2. Representações gráficas das interações parasito-hospedeiro peixe do ambiente Planície de Inundação do Alto Rio Paraná. (a) representação bipartida da rede considerando ectoparasitos (nós amarelos) e endoparasitos (nós verdes); (b) representação unipartida da rede ectoparasito-hospedeiro; (c) representação unipartida da rede endoparasito-hospedeiro. Os nós vermelhos correspondem aos hospedeiros e a espessura dos links em (b) e (c) indica o quanto as espécies de hospedeiros compartilham espécies de parasitos.

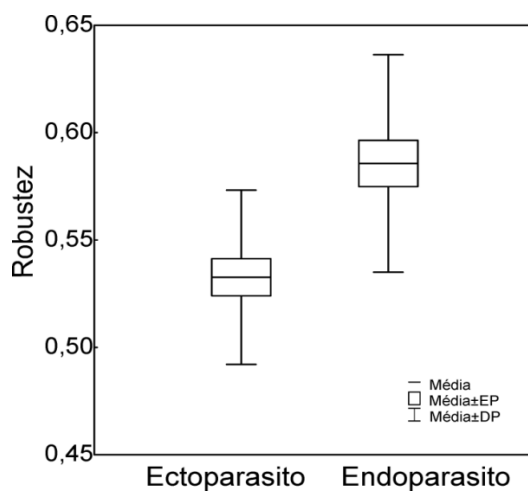


Figura 3. Diferenças entre os valores de robustez avaliados para redes parasito-hospedeiro de 22 ambientes considerando separadamente em redes de ecto- e endoparasitos.

TABELAS

Tabela 1. Redes de interação metazoário parasito-peixe consultadas

Rede	País	Referência
1 - Médio Rio Paraná	Argentina	Chemes e Takemoto 2011
2 - Planície de Inundação do Alto Rio Paraná	Brasil	Takemoto et al. 2009, Lima Jr et al. 2012
3 - Smallwood Reservoir	Canadá	Chinniah e Threlfall 1978
4 - Parsnip River	Canadá	Arai e Mudry 1983
5 - McGregor River	Canadá	Arai e Mudry 1983
6 - Lake of the Woods	Canadá	Dechtiar 1972
7 - Cold Lake	Canadá	Leong and Holmes 1981
8 - Aishihik Lake	Canadá	Arthur et al. 1976
9 - Águas Costeiras do Rio de Janeiro	Brasil	Bellay et al. 2011, 2013
10 - Little Colorado River	EUA	Choudhury et al. 2004
11 - Lake Michigan	Canadá-EUA	Muzzall e Whelan 2011
12 - Lake Superior	Canadá-EUA	Muzzall e Whelan 2011
13 - Rio Guandu	Brasil	Azevedo et al. 2010
14 - Lake Huron	Canadá-EUA	Muzzall e Whelan 2011
15 - Lake Erie	Canadá-EUA	Muzzall e Whelan 2011
16 - Lake Ontario	Canadá-EUA	Muzzall e Whelan 2011
17 - Gulf of Riga	Letônia	Kirjušina e Vismanis 2007
18 - Lake Raznas	Letônia	Kirjušina e Vismanis 2007
19 - Tres Palos Lagoon	México	Violante-González et al. 2007
20 - Mekong River Delta	Vietnã	Arthur e Te 2006
21 - Gulf of Tonkin	Vietnã	Arthur e Te 2006
22 - Coyuca Lagoon	México	Violante-González e Aguirre-Macedo 2007

Tabela 2. Parâmetros medidos em 44 redes de interação parasito-hospedeiro provenientes de 22 ambientes estudados.

<i>Rede*</i>	<i>S</i>	<i>H</i>	<i>Pa</i>	<i>I</i>	<i>PPH</i>	<i>C</i>	<i>Cr</i>	<i>rM</i>	<i>p</i>	<i>NODF</i>	<i>p^(Ce)</i>	<i>M</i>	<i>p^(CE)</i>	<i>mo</i>	<i>R</i>	
1	ecto	52	20	32	44	1,60	6,88	-0,23	0,10	0,109	4,72	0,980	0,81	0,001	13	0,50
	endo	103	42	61	102	1,45	3,98	-0,21	0,34	<0,001	5,02	0,690	0,79	<0,001	20	0,53
2	ecto	169	40	129	155	3,23	3,00	-0,21	0,04	0,147	2,57	1,000	0,84	<0,001	32	0,51
	endo	237	55	182	317	3,31	3,17	-0,07	0,18	<0,001	5,38	0,010	0,68	<0,001	24	0,55
3	ecto	13	6	7	11	1,17	26,19	-0,14	0,29	0,226	20,83	0,730	0,56	0,076	-	0,47
	endo	24	6	18	42	3,00	38,89	0,19	0,93	0,022	33,18	0,960	0,29	0,449	-	0,54
4	ecto	22	12	10	23	0,83	19,17	-0,09	0,25	0,029	24,02	0,480	0,58	0,050	5	0,58
	endo	60	17	43	135	2,53	18,47	0,22	0,60	<0,001	29,82	0,010	0,42	0,013	5	0,62
5	ecto	20	9	11	16	1,22	16,16	-0,20	0,38	0,020	13,74	0,740	0,74	0,005	5	0,50
	endo	54	14	40	98	2,86	17,50	0,14	0,49	0,001	26,96	0,110	0,41	0,327	-	0,56
6	ecto	72	30	42	76	1,40	6,03	-0,16	0,23	0,001	6,94	0,720	0,73	0,011	13	0,56
	endo	132	30	102	308	3,40	10,07	0,21	0,39	<0,001	17,25	<0,001	0,45	0,004	7	0,61
7	ecto	16	8	8	19	1,00	29,69	-0,01	0,94	<0,001	33,04	0,630	0,37	0,444	-	0,55
	endo	42	10	32	72	3,20	22,50	0,15	0,72	<0,001	26,23	0,660	0,44	0,050	5	0,55
8	ecto	17	7	10	16	1,43	22,86	-0,11	0,76	0,050	15,91	0,890	0,46	0,356	-	0,46
	endo	26	7	19	62	2,71	46,62	0,31	0,95	0,030	50,09	0,760	0,22	0,660	-	0,55
9	ecto	236	55	181	276	3,29	2,77	-0,13	0,22	<0,001	2,71	1,000	0,79	<0,001	20	0,54
	endo	298	59	239	433	4,05	3,07	-0,02	0,36	<0,001	3,75	0,930	0,70	<0,001	15	0,55
10	ecto	17	8	9	14	1,13	19,44	-0,17	-0,12	0,665	15,63	0,810	0,60	0,075	-	0,48
	endo	22	11	11	36	1,00	29,75	0,10	0,17	0,116	56,82	0,010	0,30	0,783	-	0,59
11	ecto	42	20	22	40	1,10	9,09	-0,17	0,07	0,163	10,11	0,660	0,69	0,050	9	0,56
	endo	138	43	95	197	2,21	4,82	-0,05	0,32	<0,001	11,32	<0,001	0,63	0,002	16	0,57
12	ecto	72	24	48	71	2,00	6,16	-0,17	0,40	<0,001	6,63	0,770	0,77	0,003	10	0,54
	endo	161	35	126	307	3,60	6,96	0,12	0,39	<0,001	12,91	<0,001	0,54	<0,001	9	0,60
13	ecto	60	22	38	59	1,73	7,06	-0,17	0,50	<0,001	6,46	0,930	0,77	0,002	9	0,52
	endo	66	19	47	82	2,47	9,18	-0,05	0,11	0,092	11,23	0,650	0,61	0,038	11	0,53
14	ecto	164	60	104	208	1,73	3,33	-0,13	0,27	<0,001	5,44	0,070	0,72	<0,001	18	0,57
	endo	269	73	196	765	2,68	5,35	0,21	0,30	<0,001	14,38	<0,001	0,45	<0,001	6	0,64
15	ecto	154	57	97	207	1,70	3,74	-0,10	0,18	<0,001	8,67	<0,001	0,67	0,002	17	0,57
	endo	300	89	211	910	2,37	4,85	0,23	0,39	<0,001	15,83	<0,001	0,43	<0,001	10	0,64
16	ecto	159	51	108	188	2,12	3,41	-0,15	0,52	<0,001	6,09	0,020	0,73	<0,001	18	0,56
	endo	207	58	149	404	2,57	4,67	0,07	0,23	<0,001	12,32	<0,001	0,53	0,001	10	0,60
17	ecto	57	31	26	82	0,84	10,17	-0,02	0,23	0,022	34,23	<0,001	0,46	0,770	-	0,54
	endo	120	52	68	371	1,31	10,49	0,25	0,39	<0,001	29,67	<0,001	0,41	<0,001	4	0,69
18	ecto	66	31	35	125	1,13	11,52	0,08	<-0,01	0,472	41,78	<0,001	0,41	0,735	-	0,59
	endo	93	48	45	311	0,94	14,40	0,30	0,30	<0,001	48,76	<0,001	0,33	0,208	-	0,72
19	ecto	24	13	11	34	0,85	23,78	0,03	0,06	0,394	51,56	0,010	0,30	0,957	-	0,49
	endo	42	13	29	98	2,23	25,99	0,24	0,63	<0,001	36,39	0,170	0,30	0,767	-	0,54
20	ecto	112	48	64	125	1,33	4,07	-0,17	0,45	<0,001	6,5	0,170	0,77	<0,001	14	0,57
	endo	91	32	59	137	1,84	7,26	-0,01	0,31	<0,001	12,09	0,060	0,61	0,764	-	0,60
21	ecto	95	38	57	98	1,50	4,52	-0,19	0,43	<0,001	4,6	0,900	0,81	<0,001	20	0,57
	endo	234	76	158	425	2,08	3,54	0,01	0,40	<0,001	11,33	<0,001	0,56	0,001	15	0,58
22	ecto	16	10	6	22	0,60	36,67	0,06	0,36	0,146	35	0,870	0,24	0,911	-	0,47
	endo	38	10	28	82	2,80	29,29	0,24	0,52	0,035	37,85	0,370	0,30	0,672	-	0,53

Abreviações: *S*: riqueza de espécies; *H*: número espécies de hospedeiros; *Pa*: número de espécies de parasitos; *I*: número de interações parasito-hospedeiro; *PPH*: proporção de parasitos por hospedeiro; *C*: conectância; *Cr*: conectância residual; *rM*: coeficiente r de Mantel obtido entre a matriz de distância taxonômica dos hospedeiros e a matriz de dissimilaridade de interação parasito-hospedeiro; *R*: robustez à extinção de hospedeiros; *NODF*: grau de aninhamento; *M*: modularidade; *mo*: número de módulos encontrados. *ecto*: rede ectoparasito-hospedeiro; *endo*: rede endoparasito-hospedeiro.* a identificação das redes pela enumeração pode ser observada nos métodos deste estudo. Valores em negrito são significativos.

Tabela 3. Valores de r de Mantel indicando a dissimilaridade entre a composição de hospedeiros em redes de ectoparasitos e endoparasitos de peixes significativamente modulares.

<i>Ambientes</i>	r M(m)	P r M(m)
1 - Médio Rio Paraná, Brasil	-0,04	1,000
2 - Planície de Inundação do Alto Rio Paraná, Brasil	0,02	0,518
4 - Parsnip River, Canadá	0,35	0,017
6 - Lake of the Woods, Canadá	0,08	0,108
9 - Águas Costeiras do RJ, Brasil	0,25	<0,001
11 - Lake Michigan, Canadá-EUA	0,24	0,005
12 - Lake Superior, Canadá-EUA	0,21	0,007
13 - Rio Guandu, Brasil	0,14	0,087
14 - Lake Huron, Canadá-EUA	0,16	<0,001
15 - Lake Erie, Canadá-EUA	0,09	0,006
16 - Lake Ontario, Canadá-EUA	0,25	<0,001
21 - Gulf of Tonkin, Vietnã	0,31	<0,001

Valores em negrito são significativos.

Tabela 4. Resumo da regressão múltipla com exclusão do intercepto para a variável dependente – robustez total e variáveis independentes – robustez de ectoparasitos e robustez de endoparasitos. Valores obtidos da análise das interações parasito-hospedeiro de 22 ambientes.

	β	Erro padrão de β	B	Erro padrão de B	t(19)	P
Robustez ectoparasitos	0,298	0,056	0,320	0,061	5,240	<0,001
Robustez endoparasitos	0,701	0,056	0,683	0,055	12,320	<0,001

Valores em negrito são significativos.

3 ESTRUTURA DE INTERAÇÕES E SUAS IMPLICAÇÕES PARA A CO-EXTINÇÃO DE ESPÉCIES EM UMA REDE QUANTITATIVA PARASITO-PEIXE DE UM RIO NEOTROPICAL

RESUMO

1. Nossos objetivos neste trabalho foram: (1) avaliar os padrões de especialização e organização das interações entre peixes e parasitos de um rio da Mata Atlântica, e (2) investigar como a estrutura das interações parasito-peixe afeta a robustez da rede de interações em relação à diferentes cenários de extinção.

2. Com base em 15.447 interações, distribuídas entre 20 espécies de peixes e 73 espécies de parasitos metazoários, construímos a matriz da rede de interação parasito-hospedeiro do rio Guandu, localizado no Estado do Rio de Janeiro.

3. Medimos a susceptibilidade dos hospedeiros e dependência dos parasitos, assimetria e força de interação (FI), além da especialização complementar das espécies (d') e de toda a rede (H_2'). A estrutura da rede foi avaliada pela conectância, aninhamento e modularidade. Também medimos a robustez da rede considerando a remoção de espécies de hospedeiros por diferentes critérios (aleatório, grau, abundância média, FI e d').

4. A susceptibilidade dos hospedeiros normalmente apresentou valores baixos, enquanto as dependências dos parasitos foram elevadas. A assimetria e FI relacionam-se com a filogenia dos hospedeiros, embora estas medidas não se relacionem com a filogenia dos parasitos, houve tendências para valores de FI diferirem entre os grupos taxonômicos de parasitos. Observamos esta diferenciação entre grupos também para d' , embora esta medida não tenha apresentado relações com a filogenia das espécies. Não observamos correlação entre d' e FI dos hospedeiros, entretanto para os parasitos verificamos uma correlação positiva. Observamos um alto H_2' , conectância e aninhamento baixos, e uma alta modularidade, características esperadas devido a elevada especificidade observada em redes parasito-hospedeiro. Verificamos que a remoção de um hospedeiro com elevados FI ou número de interações pode causar efeitos maiores do que a remoção de uma espécie com alta abundância de parasitos ou d' , refletindo a influência da especificidade e da dependência das interações na organização da rede.

5. Nossos resultados reforçam o papel da especificidade das interações parasito-hospedeiro, e mostram que de acordo com a proximidade filogenética as espécies podem apresentar características/papéis similares na rede. Além disso, verificamos que as propriedades esperadas para redes parasito-hospedeiro relacionadas com a especialização

complementar, conectância, aninhamento e modularidade condizem com baixa robustez na rede.

Palavras-chave água doce; frequência das interações; interações antagonísticas; neutralidade; Osteichthyes; rede ecológica quantitativa

3.1 INTRODUÇÃO

O modo de vida parasitário requer adaptações morfológicas e fisiológicas que permitem aos organismos viver em seus hospedeiros. Por sua vez, as diferenças biológicas entre os hospedeiros, incluindo as distintas respostas imunológicas dos mesmos, impõem um alto custo às estratégias de parasitismo menos especializadas, conduzindo a uma alta especialização em relação aos recursos que parasitos exploram (Poulin 1992; Thompson 1994; Bellay *et al.* 2013). Dessa forma, espera-se que as interações parasito-hospedeiro não ocorram ao acaso e que possuam uma forte relação com a filogenia das espécies (Bellay *et al.* 2011; Lima Jr *et al.* 2012). De fato, os parasitos em geral apresentam preferências por espécies hospedeiras filogeneticamente próximas, as quais, por sua vez, podem diferir entre si quanto à susceptibilidade aos parasitos (Poulin 1997, 2007).

Características como a filogenia e outros aspectos, que serão mencionados posteriormente, têm sido avaliadas na maior parte dos estudos sobre redes de interações ecológicas utilizando dados de presença e ausência para descrever as interações entre as espécies (Bascompte *et al.* 2003; Fortuna *et al.* 2010; Bellay *et al.* 2011). Entretanto, é praticamente consenso que o uso de dados quantitativos (e.g., abundâncias das espécies, frequência das interações) representa um refinamento necessário para uma melhor compreensão desses sistemas (Bascompte, Melián & Sala 2005; Blüthgen, Menzel & Blüthgen 2006). Os dados quantitativos permitem avaliar com maior precisão e realismo diferentes aspectos das interações, tais como: as variações na dependência dos parasitos ou susceptibilidade dos hospedeiros; a assimetria e força das interações, além do grau de especialização complementar de cada espécie da rede ou de toda a rede (Blüthgen, Menzel & Blüthgen 2006; Blüthgen *et al.* 2008; Blüthgen 2010; Wells, Lakim & Beaucournu 2011).

Os conceitos de dependência das espécies de parasitas em relação às espécies hospedeiras e de susceptibilidade destas em relação aos primeiros refletem a proporção do total de interações de uma dada espécie com cada uma das outras espécies com as quais a mesma interage (Dormann 2011). Através da dependência dos parasitos e da susceptibilidade

dos hospedeiros podemos quantificar a assimetria das interações, a qual avalia diferenças na frequência relativa de interações de uma espécie em relação à outra (Vázquez *et al.* 2005; Bascompte, Jordano & Olesen 2006). Por exemplo, uma espécie de parasito pode ser muito dependente de certa espécie de hospedeiro, porém pode não ser muito representativa na fauna parasitária deste hospedeiro quando comparada aos outros parasitos. Alguns estudos têm mostrado que espécies de parasitos associadas à poucas espécies de hospedeiros tendem a ocorrer em hospedeiros com faunas parasitárias ricas em espécies, enquanto espécies de parasitos associadas à muitas espécies de hospedeiro são esperadas tanto em hospedeiros com faunas parasitárias pobres em espécies quanto em hospedeiros com fauna parasitária diversificada (Poulin 1997; Strona, Galli & Fattorini 2013). Contudo, a assimetria das interações ainda é uma propriedade pouco explorada em redes parasito-hospedeiro.

Outra medida relacionada diretamente relacionada à dependência de parasitos e à susceptibilidade de hospedeiros é a força de interação das espécies. Operacionalmente, a força de interação pode ser quantificada somando-se as dependências ou susceptibilidades que as espécies de um grupo (parasitos ou hospedeiros) apresentam em relação a uma espécie em particular do outro grupo. Dessa forma, a força de interação é uma extensão quantitativa do grau da espécie, que corresponde ao número de interações de cada espécie ao considerarmos uma rede qualitativa (Jordano, Bascompte & Olesen 2003; Bascompte, Jordano & Olesen 2006). A força de interação tende a estar correlacionada positivamente com o grau da espécie e provê informações adicionais importantes sobre a organização das interações nas redes (Barrat *et al.* 2004; Bascompte, Jordano & Olesen 2006; Novak 2010).

Tanto a especialização complementar de cada espécie dentro da rede quanto à medida de especialização complementar de toda a rede (Blüthgen, Menzel & Blüthgen 2006) são importantes descritores do grau da organização das interações. Essas métricas derivam da medida de entropia de Shannon e permitem analisar quanto as interações das espécies se distanciam da neutralidade (Blüthgen, Menzel & Blüthgen 2006; Blüthgen 2010). Em redes parasito-hospedeiro altos valores de especialização complementar podem refletir a pronunciada dependência dos parasitos a alguns hospedeiros ou uma pronunciada susceptibilidade dos hospedeiros a certos parasitos. A especialização complementar das redes ainda é pouco explorada, sendo a organização das interações entre espécies em redes ecológicas comumente investigada por padrões de aninhamento e/ou modularidade. O aninhamento caracteriza-se pela ocorrência de um gradiente no grau das espécies, no qual as espécies com menos interações tendem a se conectar com um subconjunto das espécies conectadas às espécies de seu grupo com muitas interações (Ulrich & Almeida-Neto 2012). A

modularidade, por sua vez, é uma medida da presença e coesão de subgrupos formados por espécies que interagem mais entre si do que com demais espécies da rede, os quais são também conhecidos como módulos (Guimerà & Amaral 2005a, b). Em redes parasito-hospedeiro a organização dos módulos pode refletir a filogenia, o hábito alimentar, o comportamento e o hábitat dos hospedeiros, sendo as espécies generalistas (parasitos ou hospedeiros) prováveis conectoras dos módulos (Bellay *et al.* 2011, 2013; Krasnov *et al.* 2012a; Lima Jr *et al.* 2012).

As propriedades estruturais de redes ecológicas apresentadas acima podem influenciar diretamente a propagação de coextinções e o padrão de fragmentação da rede em função da perda de espécies (Olesen *et al.* 2007). Por exemplo, efeitos distintos são esperados quando ocorre a remoção de uma espécie generalista, com elevada força de interação e que conecte módulos (alto impacto sobre a rede), quando comparado ao efeito decorrente da perda de uma espécie especialista, com baixa força de interação e com poucas interações dentro e entre os módulos (baixo impacto sobre a rede). Para avaliar tais efeitos, geralmente são usadas medidas da probabilidade de ocorrência de uma cascata de extinções secundárias resultante da extinção primária de espécies na rede, como a robustez (Dunne, Williams & Martinez 2002; Pascual & Dunne 2006). Essas análises podem fornecer importantes subsídios para a formação de ações de conservação ambiental, pois podem expressar o efeito de eventos como coextinção de espécies importantes para a estrutura da comunidade biótica do ecossistema.

Neste trabalho avaliamos os padrões gerais de especialização e organização das interações em uma rede formada por parasitos e peixes do rio Guandu, localizado no bioma Mata Atlântica. Adicionalmente, investigamos a robustez da rede quando submetida à diferentes cenários de extinção de espécies de peixes hospedeiros relacionados com os padrões de especialização analisados e os efeitos de tais extinções sobre a persistência das espécies de parasitos. Testamos quatro hipóteses principais: (i) Os padrões de especialização das espécies são influenciados pela distância filogenética dos hospedeiros, assim como dos parasitos. Nossa expectativa é que a proximidade filogenética seja um importante preditor dos descritores de especialização das espécies, pois quanto mais aparentadas mais as espécies tendem a compartilhar características morfo-fisiológicas e comportamentais. (ii) Os valores de força de interação e especialização complementar seguem tendências diferenciadas para as espécies de hospedeiro, assim como as de parasitos. Esperamos que o distanciamento da neutralidade avaliada pela especialização complementar seja independente da contribuição relativa das espécies para o conjunto de interações detectado na rede. (iii) A estrutura da rede apresenta alta especialização complementar, baixos valores de conectância e aninhamento e

alta modularidade. Esses parâmetros são esperados em função da alta especificidade observada nas interações de redes parasito-hospedeiro peixe. (iv) Diferentes modelos de remoção de espécies de hospedeiros revelam variações nos valores de robustez. Como as redes de interação parasito-peixe são caracterizadas pela elevada especialização de parasitos e a remoção de espécies de hospedeiros tende a aumentar as chances de extinção local de parasitos reduzindo a robustez da rede.

3.2 MATERIAIS E MÉTODOS

3.2.1 Área de estudo, amostragem e organização da rede

A bacia do Rio Guandu está localizada no Estado do Rio de Janeiro (Brasil), a qual é formada a partir da confluência do Ribeirão das Lajes com o Rio Santana, percorrendo um trajeto de 48 km até sua foz na Baía de Sepetiba (SEMADS 2001). Encontra-se na faixa de clima tropical úmido, com elevado índice pluviométrico ao longo do ano. Mesmo presente em uma bacia sob intensa pressão antrópica (p.e., represamentos, transposição, introdução de espécies de peixes e poluição), o Rio Guandu constitui a principal fonte de abastecimento para a região metropolitana do Rio de Janeiro (SEMADS 2001; ALERJ 2005; Salamene *et al.* 2011), o que desperta o interesse sobre estudos ictioparasitológicos.

A amostragem de peixes foi realizada de 2003 a 2009 nas proximidades da Estação de Tratamento de Água Guandu (22°48'2"S, 43°37'35"O) ou capturados nas proximidades por pescadores locais. Tanto a coleta dos peixes, quanto a triagem e identificação dos parasitos foram realizadas por José L. Luque e colaboradores do Laboratório de Parasitologia de Peixes da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. A rede parasito-hospedeiro do rio Guandu gerada com base neste banco de dados é composta por 20 espécies de peixes e 73 espécies de parasitos metazoários e contém valores de abundância média de parasitos por espécie de hospedeiro, obtida por 773 indivíduos de peixes, dos quais foram coletados 15.447 indivíduos de parasitos. Os valores médios de abundância de parasitos encontrados nas respectivas espécies de hospedeiros foram utilizados na construção da rede para controlar as variações no tamanho das amostras dos peixes (Tabela S1).

3.2.2 Distâncias taxonômicas

Utilizamos a distância taxonômica entre as espécies como uma aproximação operacional da distância filogenética. As distâncias taxonômicas foram calculadas separadamente para os

hospedeiros ($MDT_{hospedeiro}$) e para os parasitos ($MDT_{parasito}$) de acordo com as seguintes fórmulas:

$$MDT_{hospedeiro} = dM - (pO + pF + pG + pE)$$

$$MDT_{parasito} = dM - (pFi + pC + pO + pF + pG + pE)$$

onde dM é a distância máxima entre duas espécies. No caso dos hospedeiros, a distância máxima é 4, pois dois hospedeiros quaisquer podem pertencer, no máximo, à ordens distintas dentro de um sistema que vai de espécie (1), gênero (2), família (3) e ordem (4). Já em relação aos parasitos, a distância máxima é igual a 6, pois inclui também as categorias classe (5) e filo (6). Dessa forma, pFi , pC , pO , pF , pG e pE são matrizes geradas pela função *weight.taxo* do pacote *ape* do programa R 2.12 (R Development Core Team 2010) para cada categoria taxonômica (filo, classe, ordem, família, gênero e espécie, respectivamente) (ver Rezende et al. 2007). Utilizando a $MDT_{parasito}$ como exemplo, temos para cada par de espécies uma distância taxonômica (dt), assim espécies distintas do mesmo gênero apresentam dt igual a 1; mesma família e gêneros distintos igual a 2; mesma ordem e famílias distintas igual a 3; mesma classe e ordens distintas igual a 4; mesmo filo e classes distintas igual a 5; e filios distintos dt a 6, considerando na diagonal principal o valor 0 (Fig. S1). Embora no total tenham sido registradas 73 espécies de parasitos, a falta de precisão taxonômica de algumas (p.e. identificação taxonômica apenas da família ou gênero) nos levou a utilizar apenas parasitos com espécies definidas (i.e., 48 espécies com gênero e epíteto específico) na construção da $MDT_{parasito}$. Para os peixes, as categorias taxonômicas estão de acordo com as informações disponíveis no Fish Base (Froese & Pauly 2013) – Tabela S1, enquanto para os parasitos seguem Azevedo et al. (2010) e GBIF (Global Biodiversity Information Facility; <http://data.gbif.org/welcome.htm>, acesso: 18/05/2013) – Tabela S2.

3.2.3 Frequência das interações

Em uma rede bipartida, a dependência de uma espécie i de uma partição em relação a uma espécie j da outra partição é expressa pela proporção das interações de i com a partição de j (Bascompte, Jordano & Olesen 2006). Assim, a soma das dependências de i com as espécies da partição de j é 1. Neste trabalho utilizamos o termo dependência apenas para a relação dos parasitos com os hospedeiros. Embora, seja o mesmo índice optamos por chamar a relação dos hospedeiros com os parasitos de susceptibilidade. Para calcularmos os valores de dependência e susceptibilidade, utilizamos o índice *dependence* da função *specieslevel* do pacote *bipartite* (Dormann, Gruber & Fründ 2008). Com os valores da dependência dos

parasitos em relação aos hospedeiros e da susceptibilidade dos hospedeiros em relação aos parasitos construímos duas matrizes, a partir das quais obtivemos uma terceira com os valores de assimetria da relação parasito-hospedeiro. A assimetria entre duas espécies foi calculada de acordo com a seguinte fórmula:

$$Assimetria = \frac{|D_{ji} - S_{ij}|}{\text{máximo}_{\text{observado}}(D_j, S_i)},$$

onde D_{ji} é a dependência da espécie de parasito j ao hospedeiro i e S_{ij} é a susceptibilidade da espécie de hospedeiro i ao parasito j (Bascompte, Jordano & Olesen 2006). As matrizes de interação, dependência, susceptibilidade e assimetria foram representadas graficamente através da função *visweb* do pacote *bipartite*.

Outra medida relacionada à frequência das interações avaliada é a força de interação (FI) de cada espécie (Barrat *et al.* 2004; Bascompte, Jordano & Olesen 2006). A FI do parasito j é a soma de todos os valores de susceptibilidade dos hospedeiros a este parasito na rede, assim como a FI do hospedeiro i é a soma de todos os valores de dependência dos parasitos a este hospedeiro na rede. Este valor pode ser obtido diretamente pelo índice *strength* da função *specieslevel*.

3.2.4 Especialização complementar das espécies

Avaliamos o grau de especialização complementar (Blüthgen 2010) para cada espécie da rede (d' , distância Kullback-Leibler padronizada para espécie de hospedeiro e parasito). Este procedimento compara a distribuição de frequência das interações observadas com a distribuição de probabilidade esperada. Esta última pressupõe que todas as espécies interagem uma com as outras proporcionalmente às suas frequências totais observadas (Blüthgen, Menzel & Blüthgen 2006; Blüthgen *et al.* 2007). Este índice varia entre 0 (ausência de especialização) e 1 (especialização completa) e foi obtido através da função *dfun* do pacote *bipartite*.

3.2.5 Padrões de organização da rede

O valor médio da especialização complementar ponderado pelos totais de observação das espécies se aproxima do valor da especialização complementar da rede (H_2' , derivado da probabilidade da distribuição esperada como a entropia bi-dimensional padronizada), o qual também varia de 0 a 1 (Blüthgen, Menzel & Blüthgen 2006; Blüthgen 2010). Avaliamos H_2' pela função *H2fun* do pacote *bipartite*. Além disso, calculamos a conectância entre as

espécies, que corresponde ao número de interações realizadas em relação ao número total de interações possíveis na rede (Pimm 1982). Esta medida é fornecida pelo índice *connectance* da função *networklevel* do pacote *bipartite*.

O grau de aninhamento da rede, com base no peso das interações parasito-hospedeiro (i.e., abundância média dos parasitos) foi analisado pelo índice *wNODF* (*weighted Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill*; disponível em NODF-program (Almeida-Neto & Ulrich 2011). Valores de *wNODF* variam de 0 a 100 e aqueles próximos de 100 indicam que a rede é fortemente aninhada. Utilizamos 1000 matrizes aleatórias para testar a significância do índice, as quais foram geradas pelo rearranjo das interações observadas entre as células, seguindo o modelo nulo *rc* (Almeida-Neto & Ulrich 2011). Este modelo distribui as interações entre as células da matriz na proporção dos totais observados para cada linha e cada coluna, até que para cada linha e coluna, as abundâncias totais sejam alcançadas.

Utilizamos uma rotina de otimização (SA; *Simulated Annealing* - Arrefecimento simulado) através do programa NETCARTO (Guimerà & Amaral 2005a; b) para investigar a existência de módulos na rede. Após esse procedimento foi gerado um valor de modularidade (M). Valores de M próximos do valor máximo ($M = 1$) indicam que a rede é fortemente modular (Newman & Girvan 2004). Optamos por utilizar o algoritmo para rede binária por ainda ser o menos arbitrário e restritivo em termos de hipóteses e cálculos.

Para calcular a significância da modularidade geramos 1000 matrizes nulas bipartidas através do modelo nulo CE (Bascompte *et al.* 2003), utilizando uma função para R (desenvolvida por Nadson RS da Silva). No modelo nulo CE uma dada célula recebe uma interação de forma proporcional à média dos valores totais marginais de uma linha ou coluna (Bascompte *et al.* 2003; Guimarães Jr & Guimarães 2006). O cálculo dos valores de M das redes geradas pelo modelo nulo foi feito no programa NETCARTO por intermédio de um código Fortran para automatização do cálculo e compilação dos valores de M (cedido por Flávia M. D. Marquitti; Mello *et al.* 2011).

3.2.6 Robustez

Calculamos a robustez (R) da rede parasito-hospedeiro baseada na remoção cumulativa de espécies de hospedeiros na rede (Burgos *et al.* 2007). Neste procedimento, quando uma espécie de hospedeiro é removida, leva a remoção das espécies de parasitos que interagem apenas com este hospedeiro. Cinco curvas de extinção foram geradas com o pacote *bipartite* pela função *second.extinct* (com 100 aleatorizações) e pelos métodos *random* (remoção aleatória das espécies de hospedeiro), *degree* (pelo maior grau, ou seja, número de espécies de

parasitos), e *abundance* (pela abundância média de parasitos no ambiente, especialização complementar - d' e força de interação dos hospedeiros; para realizar o procedimento de acordo com os valores de d' criamos uma matriz de modo que os totais das interações de cada espécie corresponderem aos valores de d' , enquanto que para avaliar a força de interação utilizamos a matriz de dependência parasito-hospedeiro, em todos os casos multiplicamos a matriz por -1 para obter a robustez da rede pela remoção primeiro dos hospedeiros com os maiores valores destes parâmetros); considerando sempre o número restante de espécies de parasitos na rede a partir do número de espécies de hospedeiros que restaram na rede após a remoção cumulativa de espécies. Para cada procedimento a robustez foi dada pelo cálculo da área abaixo da curva de extinção gerada (Burgos *et al.* 2007) com a função *robustness*. Valores de $R = 1$ indicam que a maioria dos parasitos permanece após a remoção da maioria das espécies de hospedeiros e $R = 0$ que há um colapso com a remoção de poucos hospedeiros.

3.2.7 Análises de dados

Com a matriz de assimetria da relação parasito-hospedeiro geramos uma matriz de distância pelo método *euclidean* (distância Euclidiana) com a função *vegdist* do pacote *vegan* do programa R 2.12, Assumimos que essa matriz de distância representa a dissimilaridade entre os valores de assimetria da relação parasito-hospedeiro. Esta matriz foi relacionada com a matriz de distância taxonômica dos hospedeiros pelo teste de Mantel, disponível no mesmo pacote, utilizando 1000 aleatorizações e calculado pelo coeficiente de Pearson (r) (Legendre & Legendre 1998). A matriz de assimetria original foi transposta e considerando apenas os parasitos com espécie definida, construímos uma nova matriz de dissimilaridade de assimetria, pelo procedimento mencionado anteriormente, e relacionamos essa com a matriz taxonômica dos parasitos pelo teste de Mantel, considerando o mesmo número de aleatorizações e coeficiente mencionados. Utilizamos a análise Kruskal-Wallis (Zar 2010), para comparar a assimetria, assim como a força de interação (FI) entre os grupos taxonômicos de parasitos, com mais de 10% das espécies de parasitos na rede. Com o teste de Mantel, também, relacionamos as matrizes de dissimilaridade da FI dos hospedeiros e da FI dos parasitos, obtidas pelo método *euclidean*, com a matriz taxonômica desses.

Com os valores de especialização complementar (d') para as espécies na rede foram geradas duas matrizes de dissimilaridade de d' , uma para os valores dos hospedeiros e outra para os valores dos parasitos, pelo método *euclidean*. Com o teste de Mantel do mesmo pacote, realizado também com 1000 aleatorizações e calculado pelo coeficiente de Pearson (r)

avaliamos a relação da matriz de dissimilaridade da especialização complementar dos hospedeiros e dos parasitos, com suas matrizes taxonômicas. Testamos possíveis diferenças da especialização complementar (d') dos parasitos entre os grupos de parasitos da rede, com mais de 10% das espécies, pela análise de variância não paramétrica Kruskal-Wallis. Complementariamente para avaliar a relação linear entre a d' e FI dos parasitos e também para os hospedeiros utilizamos o coeficiente de correlação de Spearman. As análises e suas respectivas figuras foram realizadas no programa Statistica 7.0 (Statsoft 2005).

3.3 RESULTADOS

As espécies de peixes hospedeiros e parasitos metazoários estão listadas nas Tabelas S1 e S2, respectivamente. Os peixes amostrados compreendem cinco ordens e 12 famílias (Tabela S1). Enquanto os parasitos estão distribuídos entre sete grupos taxonômicos (endoparasitos: Acanthocephala, Cestoda, Digenea e Nematoda; ectoparasitos: Copepoda, Hirundinea e Monogenea), dentre os quais Monogenea foi o grupo com mais espécies amostradas (24) e com maior abundância média (Fig. 1 e Tabela S2). As espécies de hospedeiros apresentaram entre uma e 12 espécies de parasitos e estes foram encontrados num total de uma a nove espécies de peixes hospedeiros. Aproximadamente 75% das espécies de parasitos foram registradas em apenas uma espécie de hospedeiro, revelando um alto grau de especificidade por parte das espécies de parasitos da rede.

3.3.1 Frequência das interações

A susceptibilidade dos hospedeiros aos parasitos variou de 0,0004 a 1 (Média= 0,17; DP= 0,28). Enquanto a dependência dos parasitos sobre os hospedeiros variou de 0,003 a 1 (Média= 0,63; DP= 0,41), com uma assimetria das relações entre parasitos e hospedeiros variando de 0 a 0,9887 (Média= 0,47; DP= 0,39) (Fig. 2). A assimetria apresentou uma relação positiva significativa com a filogenia dos hospedeiros (r Mantel = 0,24; P = 0,001), porém não houve correlação com a filogenia dos parasitos (r Mantel = 0,08; P = 0,110). Ao comparar a assimetria de relação entre monogenéticos, digenéticos e nematóides (grupos com mais de 10% das espécies de parasitos na rede), não observamos diferenças entre estes (K-H (2; 88) = 4,95; P = 0,08).

A força de interação (FI) dos hospedeiros variou de 0,496 a 11,306 (Média= 3,65; DP= 2,65; Fig. 3a), enquanto a FI dos parasitos variou de 0,001 a 1,782 (Média= 0,27; DP= 0,37; Fig. 3b). A FI dos hospedeiros está correlacionada com a filogenia destes (r Mantel =

0,18; $P = 0,01$), o que não foi observado em relação aos parasitos (r Mantel = 0,03; $P = 0,266$). Ao comparar a FI entre monogenéticos, digenéticos e nematóides, observamos diferenças significativas entre os grupos (K-H (2; 59) = 12,15; $P = 0,002$, Fig. 4). Mais especificamente, os nematóides apresentaram menores valores de FI quando comparados aos dois outros grupos de parasitos metazoários (Digenea x Monogenea: K-W(1;41) = 0,07, $P = 0,791$; Digenea x Nematoda: K-W(1;35) = 7,32, $P = 0,006$; Monogenea x Nematoda: K-W(1;42) = 10,75; $P = 0,001$; Fig. 4).

3.3.2 Especialização complementar das espécies

A especialização complementar das espécies (d') variou de 0,76 a 1 entre os hospedeiros (Média= 0,94; DP= 0,08; Fig. 5a) e de 0,15 a 1 entre os parasitos (Média= 0,54; DP= 0,25; Fig. 5b). Não encontramos uma relação significativa entre a filogenia das espécies e os valores de especialização complementar tanto para as espécies de hospedeiros (r Mantel = 0,09; $P = 0,105$) quanto para as espécies de parasitos (r Mantel = 0,073; $P = 0,075$).

No caso dos parasitos, ao serem avaliados em grupos taxonômicos (monogenéticos, digenéticos e nematóides), verificamos que os valores de d' diferem entre os grupos (K-H (2; 59) = 9,18; $P = 0,01$). Mais precisamente, os nematóides apresentaram os menores valores de d' (Digenea x Monogenea: K-W(1;41) = 0,006, $P = 0,936$; Digenea x Nematoda: K-W(1;35) = 6,12, $P = 0,013$; Monogenea x Nematoda: K-W(1;42) = 7,67; $P = 0,005$; Fig. 6). Não houve correlação significativa entre os valores de d' e FI para os hospedeiros ($r_s = 0,20$; $P = 0,389$, Fig. 7a), porém para os parasitos foi observada uma forte correlação positiva entre estes valores ($r_s = 0,84$; $P < 0,001$, Fig. 7b).

3.3.3 Padrões de organização da rede

A rede apresentou uma alto grau de especialização complementar ($H_2' = 0,987$) e um valor de conectância relativamente baixo (0,079), refletindo o alto grau de especialização no uso de hospedeiros por parte dos parasitos. O valor de aninhamento encontrado foi baixo, mas significativamente maior do que o esperado pelo modelo nulo ($wNODF = 1,74$; $P < 0,001$). Conforme esperado, a rede apresenta uma organização significativamente modular ($M = 0,65$; $P < 0,01$), caracterizada pela presença de dez módulos com riqueza de espécies variando de 2 a 17 (Fig. 8). Ao analisamos a intensidade das interações que cada espécie da rede mantêm com todos os módulos, verificamos que apenas três espécies (os nematóides *Contracaecum* sp., *Hysterothylacium* sp. e *Paracapillaria piscicola*) apresentaram mais interações com um módulo distinto daquele ao qual pertence, como indicado pelos dados binários (Fig. 8). As

espécies de parasitos que conectam os módulos não são necessariamente aquelas com os maiores números de hospedeiros ou abundâncias médias, mas tendem a apresentar baixos valores de d' e com valores de FI normalmente abaixo do valor médio observado (ver Tabela S2).

3.3.4 Robustez

Na figura 9 são apresentados os resultados das extinções secundárias de parasitos resultantes dos diferentes cenários de extinções de hospedeiros. A rede parasito-hospedeiro apresentou menor perda cumulativa gradual de espécies no cenário de extinção aleatória dos hospedeiros ($R = 0,521$) quando comparado aos demais critérios de ordem extinção dos hospedeiros (Abundância média de parasitos: $R = 0,479$; Especialização complementar: $R = 0,409$; Grau de interação: $R = 0,360$; Força de interação: $R = 0,332$, em ordem decrescente). Dessa forma, podemos considerar a robustez da rede analisada relativamente baixa.

3.4 DISCUSSÃO

A diversidade local de parasitos em ambientes aquáticos reflete tanto as condições físicas e químicas da água, quanto às condições bióticas e a diversidade de hospedeiros no local (Krasnov *et al.* 2012b; Karvonen *et al.* 2013). De modo geral, a menor abundância média dos endoparasitos em relação aos ectoparasitos pode ser o resultado dos níveis de poluição do rio Guandu (Parente, De-Oliveira & Paumgarten 2008), a qual pode comprometer a transmissão de endoparasitos devido à redução população ou mesmo extinção local das espécies de hospedeiros intermediários (ver Landsberg *et al.* 1998).

3.4.1 Frequência das interações

A variação da susceptibilidade de uma espécie de hospedeiro aos seus parasitos reflete as variações do tamanho populacional destes parasitos nas comunidades componentes (i.e. conjunto de populações de parasitos encontrados em uma determinada espécie de hospedeiro em um dado ambiente; Bush *et al.* 1997). Algumas espécies de parasitos, mesmo com baixos valores de abundâncias no ambiente analisado, podem ser representativas das faunas parasitárias de seus hospedeiros (ver Fig. 2c). Vários aspectos podem estar envolvidos com as variações da susceptibilidade dos hospedeiros aos parasitos, como a própria exposição às formas infectantes (p.e. contágio direto; obtenção de larvas por alimentação; Poulin 2007) e a especificidade e dependência dos parasitos. Por outro lado, a generalidade das interações de

uma espécie de parasito ou sua elevada abundância em um determinado ambiente não significa que a espécie apresente baixa dependência por todos os seus hospedeiros. Além das estratégias da história de vida das espécies somadas às suas características fisiológicas e morfológicas, a densidade populacional, hábito alimentar, área de vida, e tamanho corpóreo dos hospedeiros são parâmetros que podem influenciar os níveis de parasitismo entre os hospedeiros (Poulin 1995, 2007).

Do ponto de vista evolutivo, a ocorrência pretérita de um ancestral em comum permite que hospedeiros aparentados apresentem padrões de interação similares, tal como os níveis de assimetria verificados neste estudo, e compartilhem espécies em suas faunas parasitárias (Poulin 1995; Bellay *et al.* 2011; Lima Jr *et al.* 2012; Chávez *et al.* 2012). Contudo, a variabilidade observada no padrão de interação das espécies de parasitos, mesmo para aqueles pertencentes ao mesmo grupo taxonômico, parece justificar a ausência de relação da assimetria com a filogenia dos parasitos. Por outro lado, é conhecido que alguns grupos de parasitos apresentam tendências que os diferenciam quanto às suas interações, tais como aquelas relacionadas à especificidade (Strona *et al.* 2013).

A presença de ao menos uma espécie de parasito com alto valor de dependência em comunidades componentes contribuiu para os elevados valores de FI da maioria dos hospedeiros. Por outro lado, para grande parte dos parasitos, os hospedeiros apresentam baixos valores de susceptibilidade, refletidos em baixos valores de FI dos parasitos, decorrentes da coocorrência das espécies de parasitos nas comunidades componentes. A relação da filogenia dos hospedeiros e parasitos com os valores de FI segue o padrão observado quando foi avaliada com a assimetria das interações. Embora a filogenia já tenha sido registrada como uma característica determinante para o papel de uma determinada espécie de parasito em redes (Poulin *et al.* 2013), verificamos que a variação da importância das espécies na rede, avaliada pela FI, não está diretamente ligada com a filogenia da espécie. Entre os grupos de parasitos, observamos baixos valores de FI para os nematóides, mostrando, portanto, que estes são menos representativos para a fauna de seus hospedeiros, tal como indicado pelos baixos valores de abundância média encontrados para as espécies deste grupo (com exceção de *S. annulata*).

3.4.2 Especialização complementar das espécies

Em redes parasito-hospedeiro a especialização complementar das espécies indica particularidades da partição dos nichos dos parasitos (Wells *et al.* 2011). Enquanto que para os hospedeiros, a composição de suas faunas parasitárias pode ser considerada como uma

medida indireta das dimensões de seus nichos, visto que o uso do hábitat e a dieta relacionam-se com a obtenção de parasitos. Conhecer as características dos nichos dos parasitos e hospedeiros auxilia na predição de co-extinções das espécies em redes de interações (ver Blüthgen 2010). Uma baixa similaridade na frequência das interações das espécies de parasitos sugere baixa redundância no uso das espécies de hospedeiro. Há indicativos de que uma baixa redundância promova efeitos negativos sobre a estabilidade das comunidades de parasitos em função do declínio de uma espécie de hospedeiro (ver Blüthgen *et al.* 2008). Esse processo pode ser intensificado pelo impacto negativo das defesas dos hospedeiros sobre os parasitos. Dessa forma, uma corrida armamentista evolutiva (hipótese da Rainha Vermelha; Valen 1973) tenderia a promover uma alta complementariedade devido à fortes limitações e barreiras ao nível de ajuste morfo-fisiológico (*trait matching*) entre as espécies (Timms & Read 1999; Woolhouse *et al.* 2002; Blüthgen *et al.* 2008).

Neste estudo os valores de d' para os hospedeiros foram em média superiores aos observados por Wells e colaboradores (2011) em redes com pequenos mamíferos e pulgas. Este resultado pode ser um reflexo da variabilidade de grupos taxonômicos de parasitos de peixes estudados. Por outro lado, mesmo os parasitos podendo depender mais de uma espécie de hospedeiro do que de outra, a contribuição que realizam nas diferentes comunidades componentes tende a ser similar entre algumas espécies de hospedeiros, o que explicaria os valores médios intermediários de d' dos parasitos. Assim, a variabilidade quanto à especialização complementar das espécies seria própria de sistemas parasito-hospedeiro (ver Wells *et al.* 2011). A contribuição de um hospedeiro para as populações de seus parasitos, assim como a participação das espécies de parasitos nas comunidades componentes avaliadas pela especialização complementar evidenciam características particulares de acordo com as espécies envolvidas. Entretanto, a tendência dos valores de d' serem maiores para monogênicos e digenéticos, sugere que a representatividade das espécies de nematóides entre as espécies de hospedeiro seja mais similar do que a observada para esses outros grupos.

A importância de um hospedeiro na rede expressa pela FI não está relacionada com as variações das dependências entre as espécies de parasitos para este determinado hospedeiro, sendo observado na rede hospedeiros com altos valores de d' e que apresentam valores de FI altos ou baixos. Em estudos anteriores, a abundância das espécies e a disponibilidade de recursos têm sido apontadas como possíveis fatores determinantes da FI (Vázquez *et al.* 2009; Vázquez, Chacoff & Cagnolo 2009; Schleuning *et al.* 2011). Para os parasitos a relação positiva entre d' e FI evidencia que quanto maior a força de interação da espécie na rede mais variável é a representatividade que a espécie de parasito pode exercer entre as comunidades

componentes de seus hospedeiros. Além disso, esta relação positiva pode ser um reflexo da patogenicidade das espécies, sendo esperado que espécies com alta patogenicidade apresentem baixa FI, beneficiando a manutenção do sistema parasito-hospedeiro. Enquanto baixos valores de d' indicariam uma maior generalidade das interações. Futuros trabalhos poderão esclarecer a relação da patogenicidade das espécies de parasitos e seus parâmetros (p.e. frequência de interações e especialização complementar) em redes.

3.4.3 Padrões de organização da rede

A rede parasito-peixe do rio Guandu apresentou alta especialização complementar e uma baixa conectância, característica recorrente em outros sistemas parasito-peixe na região Neotropical (Bellay *et al.* 2011, 2013; Lima Jr *et al.* 2012). Altos valores de H_2' associados a baixos valores de conectância são indicativos de redes ecológicas caracterizadas por alta modularidade das interações, e conseqüentemente, baixo grau de aninhamento (Bellay *et al.* 2011, 2013; Lurgi & Robertson 2011; Lima Jr *et al.* 2012; Dormann & Strauss 2013). O alto grau de especialização complementar seria coerente com processos co-evolutivos entre as espécies, resultando em menor redundância ecológica (Blüthgen *et al.* 2008) dos hospedeiros em relação aos parasitos. Este é um padrão esperado para redes parasito-hospedeiro devido à elevada especificidade de muitas espécies de parasitos, a qual, junto com possíveis mecanismos de defesa contra os parasitos, também tenderia a promover a modularidade neste tipo de rede (ver Dormann & Strauss 2013). A conexão dos módulos neste estudo, normalmente realizada por parasitos com baixos valores de FI e d' , pode ser um indicativo que parasitos com tais características, especialmente quanto à d' , sejam os mais aptos a interagir com parasitos de comunidades componentes de hospedeiros com baixa similaridade em características biológicas, ecológicas e/ou filogenéticas.

3.4.4 Robustez

Alterações ambientais, introduções de espécies competidoras ou de novos patógenos, são alguns dos fatores que podem provocar declínios populacionais ou até mesmo extinções locais de espécies (ver McNeely 1992). No entanto, nem todas as extinções primárias levam necessariamente à co-extinções locais (Mello *et al.* 2011). Em redes parasito-hospedeiro, devido à alta especificidade e dependência de alguns parasitos por seus hospedeiros, espera-se que a sua remoção promova alterações na estrutura e dinâmica populacional dos parasitos. A organização estrutural das redes é alterada com a remoção de espécies e o efeito desse processo sobre esta estrutura pode variar em razão do padrão de interação da espécie

removida, por exemplo, espécies generalistas que contribuem para o aninhamento de redes ao serem removidas podem levar a uma rápida propagação de distúrbios pela rede, ao contrário de uma espécie especialista com interações restritas em um módulo (Olesen *et al.* 2007).

A remoção aleatória de hospedeiros sobre a organização estrutural da rede parasito-peixe teve um impacto menor sobre a extinção cumulativa gradual de parasitos quando comparada aos outros critérios de extinção primária de peixes. Este resultado era esperado, pois a remoção aleatória, ao contrário dos outros critérios usados, não distingue as espécies de hospedeiros com papéis importantes para a organização da rede. Impactos mais evidentes podem ser gerados pela remoção dos hospedeiros com elevados valores de força de interação, e esse padrão seria devido à influência das interações de parasitos altamente dependentes desses hospedeiros. Um resultado semelhante foi observado ao avaliar a robustez por meio da remoção de hospedeiros de acordo com o grau, o que sugere que, embora dados quantitativos transmitam informações mais precisas sobre as interações entre as espécies, medidas com base em dados binários podem refletir bem a robustez em redes parasito-hospedeiro peixe. Desse modo, em uma rede parasito-hospedeiro, a remoção de um hospedeiro com alto valor de FI ou grau pode causar efeitos maiores do que a remoção de uma espécie com alta abundância de parasitos na rede ou alta especialização complementar.

3.4.5 Considerações finais

As análises quantitativas e os diferentes cenários de remoção de espécies de hospedeiros aplicados neste estudo permitiram o avanço no conhecimento sobre o modo das interações parasito-hospedeiro. A rede parasito-hospedeiro do rio Guandu reforça o papel da especificidade das interações, e ilustra a importância da proximidade filogenética na similaridade dos papéis das espécies de hospedeiros e entre os grupos de parasitos no que diz respeito à posição das espécies na organização topológica da rede. De modo geral, os valores de especialização complementar evidenciam que a representatividade dos hospedeiros ocorre de modo diferenciado entre as espécies de parasitos. Além disso, para alguns parasitos a variabilidade de suas abundâncias médias não impede que a representatividade desses entre as comunidades componentes de seus hospedeiros tenda a ser similar. Assim, esta representatividade seria algo próprio da espécie que mantém suas populações de acordo com a disponibilidade de recurso. O baixo aninhamento e a elevada modularidade, esperados para redes de interação com alto grau de co-adaptação, condizem com o elevado valor observado de especialização complementar da rede, e também com a baixa robustez encontrada. Futuros trabalhos empíricos devem ser desenvolvidos para avaliar possíveis mudanças de hospedeiros

para aquelas espécies de parasitos que tiveram suas espécies de hospedeiro removidas das redes.

Os resultados deste estudo podem ajudar no aperfeiçoamento da compreensão das características e do padrão de organização da rede parasito-hospedeiro peixe. As características observadas poderão ser comparadas com dados de futuros estudos, explorando assim possíveis variações de dependência/susceptibilidade, assimetria e/ou especialização complementar das espécies ou grupos entre diferentes ambientes, avaliando também o papel de variáveis ambientais na estrutura de nicho das espécies e organização das redes parasito-hospedeiro. Além disso, conhecer o papel das espécies nas redes é essencial, especialmente em ambientes, nos quais a sobrepesca ou o efeito de espécies introduzidas, por exemplo, possam reduzir as populações de hospedeiros e levar às extinções locais com implicações nas comunidades de parasitos.

AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos à Vanessa D. Abdallah e Rodney K. Azevedo pela coleta, triagem e identificação de parasitos; a Nadson R. S. da Silva pela elaboração da função que permitiu rodar o modelo nulo CE em linguagem R; e à Flávia M. D. Marquitti por ceder gentilmente o código Fortran para automatização do cálculo e compilação dos valores de modularidade. Nós agradecemos também à FAPERJ, UEM/PEA/CAPES/PROEX, UTFPR/DIRPPG/*Campus Londrina* e ao CNPq pelo suporte financeiro.

REFERÊNCIAS

- ALERJ (2005) *Ictiofauna do Rio Paraíba do Sul. Danos ambientais e sociais causados por barragens hidrelétricas e poluição no trecho fluminense*. Assembléia Legislativa do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Almeida-Neto, M. & Ulrich, W. (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software*, **26**, 173–178.
- Azevedo, R.K. de, Abdallah, V.D. & Luque, J.L. (2010) Acanthocephala, Annelida, Arthropoda, Myxozoa, Nematoda and Platyhelminthes parasites of fishes from the Guandu river, Rio de Janeiro, Brazil. *Check List*, **6**, 659 – 667.
- Barrat, A., Barthélemy, M., Pastor-Satorras, R. & Vespignani, A. (2004) The architecture of complex weighted networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 3747–52.

- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J. & Olesen, J.M. (2003) The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **100**, 9383–9387.
- Bascompte, J., Jordano, P. & Olesen, J.M. (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, **312**, 431–3.
- Bascompte, J., Melián, C.J. & Sala, E. (2005) Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 5443–7.
- Bellay, S., Lima Jr., D.P., Takemoto, R.M. & Luque, J.L. (2011) A host-endoparasite network of Neotropical marine fish: are there organizational patterns? *Parasitology*, **138**, 1945–1952.
- Bellay, S., Oliveira, E.F. de, Almeida-Neto, M., Lima Jr., D.P., Takemoto, R.M. & Luque, J.L. (2013) Developmental stage of parasites influences the structure of fish-parasite networks. *PLoS ONE*, **8**, e75710.
- Blüthgen, N. (2010) Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology*, **11**, 185–195.
- Blüthgen, N., Frund, J., Vázquez, D.P. & Menzel, F. (2008) What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology*, **89**, 3387–3399.
- Blüthgen, N., Menzel, F. & Blüthgen, N. (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, **6**, 9.
- Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B. & Blüthgen, N. (2007) Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology: CB*, **17**, 341–6.
- Burgos, E., Ceva, H., Perazzo, R.P.J., Devoto, M., Medan, D., Zimmermann, M. & María Delbue, A. (2007) Why nestedness in mutualistic networks? *Journal of Theoretical Biology*, **249**, 307–13.
- Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M. & Shostak, A.W. (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *The Journal of Parasitology*, **83**, 575–583.
- Chávez, R.A., González, M.T., Oliva, M.E. & Valdivia, I.M. (2012) Endoparasite fauna of five Gadiformes fish species from the coast of Chile: host ecology versus phylogeny. *Journal of Helminthology*, **86**, 10–5.
- Dormann, C.F. (2011) How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Network Biology*, **1**, 1–20.
- Dormann, C.F., Gruber, B. & Fründ, J. (2008) Introducing the bipartite Package: analysing ecological networks. *R News*, **8**, 8–11.

- Dormann, C.F. & Strauss, R. (2013) Detecting modules in quantitative bipartite networks: the QuaBiMo algorithm. *ArXiv*, 1304.3218v1.
- Dunne, J.A., Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2002) Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, **5**, 558–567.
- Fortuna, M.A., Stouffer, D.B., Olesen, J.M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B.R., Poulin, R. & Bascompte, J. (2010) Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology*, **79**, 811–817.
- Froese, R. & Pauly, D. eds. (2013) FishBase. www.fishbase.org, World Wide Web electronic publication. version (10/2013).
- Guimarães Jr, P.R. & Guimarães, P.R. (2006) Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software*, **21**, 1512–1513.
- Guimerà, R. & Amaral, L.A.N. (2005a) Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature*, **433**, 895–900.
- Guimerà, R. & Amaral, L.A.N. (2005b) Cartography of complex networks: modules and universal roles. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, P02001.
- Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, J.M. (2003) Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, **6**, 69–81.
- Karvonen, A., Kristjánsson, B.K., Skúlason, S., Lanki, M., Rellstab, C. & Jokela, J. (2013) Water temperature, not fish morph, determines parasite infections of sympatric Icelandic threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology and Evolution*, **3**, 1507–1517.
- Krasnov, B.R., Fortuna, M.A., Mouillot, D., Khokhlova, I.S., Shenbrot, G.I. & Poulin, R. (2012a) Phylogenetic signal in module composition and species connectivity in compartmentalized host-parasite networks. *The American Naturalist*, **179**, 501–511.
- Krasnov, B.R., Mouillot, D., Khokhlova, I.S., Shenbrot, G.I. & Poulin, R. (2012b) Compositional and phylogenetic dissimilarity of host communities drives dissimilarity of ectoparasite assemblages: geographical variation and scale-dependence. *Parasitology*, **139**, 338–347.
- Landsberg, J.H., Blakesley, B.A., Reese, R.O., Mcrae, G. & Forstchen, P.R. (1998) Parasites of fish as indicators of environmental stress. *Environmental Monitoring and Assessment*, **51**, 211–232.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical Ecology*, 2nd. ed. Elsevier Science, Amsterdam.
- Lima Jr, D.P., Giacomini, H.C., Takemoto, R.M., Agostinho, A.A. & Bini, L.M. (2012) Patterns of interactions of a large fish–parasite network in a tropical floodplain. *Journal of Animal Ecology*, **81**, 905–913.

- Lurgi, M. & Robertson, D. (2011) Automated experimentation in ecological networks. *Automated experimentation*, **3**, 1–22.
- McNeely, J.A. (1992) The sinking ark: pollution and the worldwide loss of biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, **1**, 2–18.
- Mello, M.A.R., Marquitti, F.M.D., Guimarães Jr, P.R., Kalko, E.K.V., Jordano, P. & Aguiar, M.A.M. de. (2011) The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat-fruit interactions. *PLoS One*, **6**, e17395.
- Newman, M. & Girvan, M. (2004) Finding and evaluating community structure in networks. *Physical Review E*, **69**, 026113.
- Novak, M. (2010) Estimating interaction strengths in nature: experimental support for an observational approach. *Ecology*, **91**, 2394–2405.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y.L. & Jordano, P. (2007) The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 19891–19896.
- Parente, T.E.M., De-Oliveira, A.C.A.X. & Paumgartten, F.J.R. (2008) Induced cytochrome P450 1A activity in cichlid fishes from Guandu River and Jacarepaguá Lake, Rio de Janeiro, Brazil. *Environmental Pollution*, **152**, 233–8.
- Pascual, M. & Dunne, J.A. (2006) From small to large ecological networks in a dynamic world. *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs* (eds M. Pascual & J.A. Dunne), pp. 3 – 24. Oxford University Press, New York.
- Pimm, S.L. (1982) *Food Webs*. Chapman & Hall, London.
- Poulin, R. (1992) Determinants of host-specificity in parasites of freshwater fishes. *International Journal for Parasitology*, **22**, 753–758.
- Poulin, R. (1995) Phylogeny, ecology, and the richness of parasite communities in vertebrates. *Ecological Monographs*, **65**, 283–302.
- Poulin, R. (1997) Parasite faunas of freshwater fish: The relationship between richness and the specificity of parasites. *International Journal for Parasitology*, **27**, 1091–1098.
- Poulin, R. (2007) *Evolutionary Ecology of Parasites*, Second. Princeton University Press, Princeton.
- Poulin, R., Krasnov, B.R., Pilosof, S. & Thielges, D.W. (2013) Phylogeny determines the role of helminth parasites in intertidal food webs. *Journal of Animal Ecology*, **82**(6), 1265–1275.
- R Development Core Team. (2010) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Rezende, E.L., Lavabre, J.E., Guimarães, P.R., Jordano, P. & Bascompte, J. (2007) Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature*, **448**, 925–8.
- Salamene, S., Francelino, M.R., Valcarcel, R., Lani, J.L. & Sá, M.M.F. (2011) Estratificação e caracterização ambiental da área de preservação permanente do Rio Guandu/RJ. *Revista Árvore*, **35**, 221 – 231.
- Schleuning, M., Blüthgen, N., Flörchinger, M., Braun, J., Schaefer, H.M. & Böhning-Gaese, K. (2011) Specialization and interaction strength in a tropical plant–frugivore network differ among forest strata. *Ecology*, **92**, 26–36.
- SEMADS. (2001) *Bacias Hidrográficas e Recursos Hídricos Da Macrorregião Ambiental 2 - Bacia Da Baía de Sepetiba*. Projeto PLANÁGUA SEMADS / GTZ de Cooperação Técnica Brasil – Alemanha.
- Statsoft Inc. (2005) Statistica (data analysis software system) version 7.1.
- Strona, G., Galli, P. & Fattorini, S. (2013) Fish parasites resolve the paradox of missing coextinctions. *Nature Communications*, **4**, 1718.
- Thompson, J.N. (1994) *The Coevolutionary Process*. University of Chicago Press, Chicago.
- Timms, R. & Read, A.F. (1999) What makes a specialist special? *TREE*, **14**, 333–334.
- Ulrich, W. & Almeida-Neto, M. (2012) On the meanings of nestedness: back to the basics. *Ecography*, **35**, 865–871.
- Valen, L. Van. (1973) A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, **1**, 1–30.
- Vázquez, D.P., Blüthgen, N., Cagnolo, L. & Chacoff, N.P. (2009) Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, **103**, 1445–57.
- Vázquez, D.P., Chacoff, N.P. & Cagnolo, L. (2009) Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology*, **90**, 2039–2046.
- Vázquez, D.P., Poulin, R., Krasnov, B.R. & Shenbrot, G.I. (2005) Species abundance and the distribution of specialization in host–parasite interaction networks. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 946–955.
- Wells, K., Lakim, M.B. & Beaucournu, J.-C. (2011) Host specificity and niche partitioning in flea-small mammal networks in Bornean rainforests. *Medical and Veterinary Entomology*, **25**, 311–9.
- Woolhouse, M.E.J., Webster, J.P., Domingo, E., Charlesworth, B. & Levin, B.R. (2002) Biological and biomedical implications of the co-evolution of pathogens and their hosts. *Nature Genetics*, **32**, 569–77.
- Zar, J.R. (2010) *Biostatistical Analysis*, 5th ed. Pearson Prentice-Hall, Upper Saddle River.

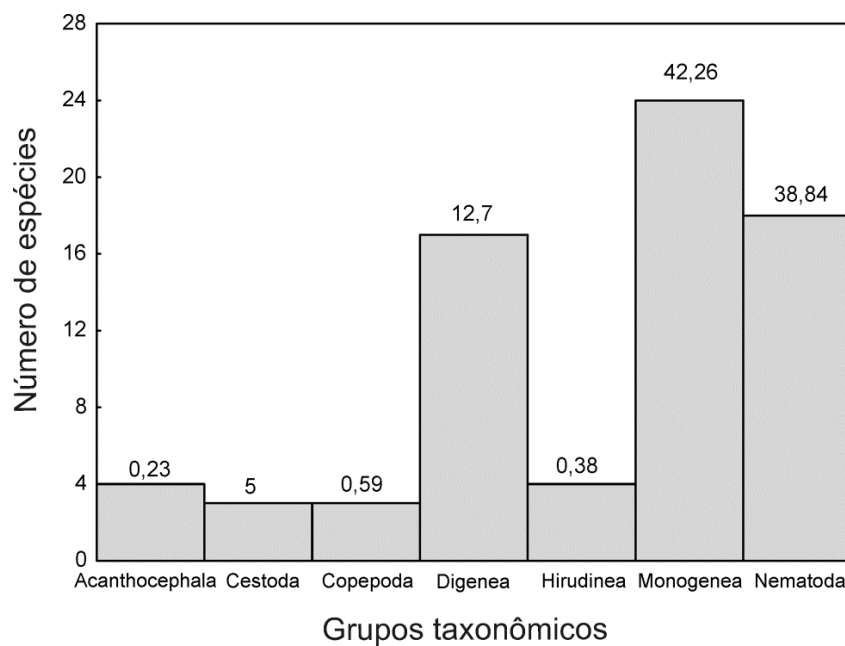
FIGURAS

Figura 1. Diversidade de grupos taxonômicos de parasitos de peixes do rio Guandu. As barras correspondem a riqueza de espécies e o número acima das barras corresponde à abundância média de cada grupo para o total de parasitos analisados.

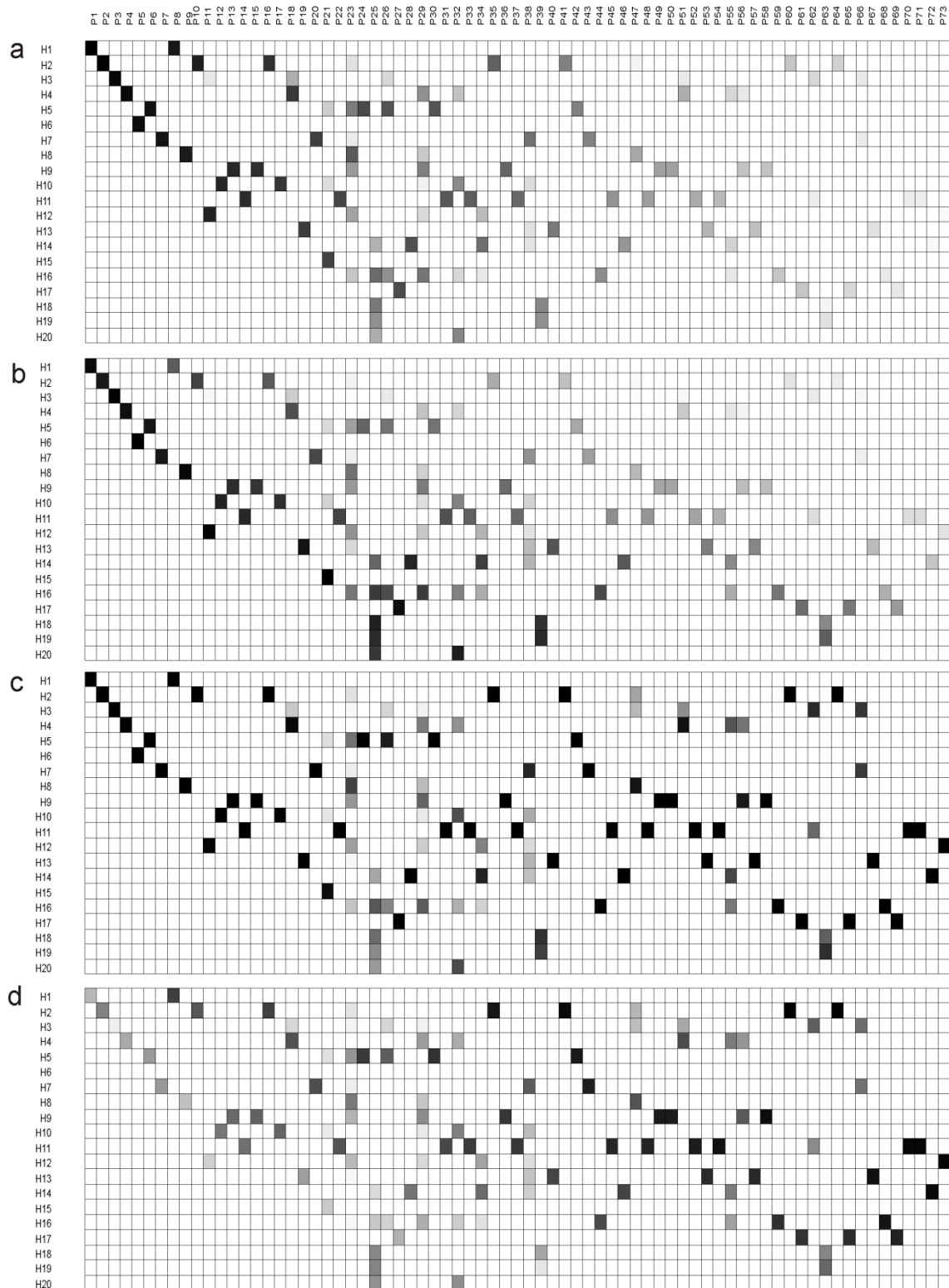


Figura 2. Representação matricial da rede de interação entre parasitos (colunas) e hospedeiros peixes (linhas) do rio Guandu, Estado do Rio de Janeiro. Intensidade das interações de acordo com a tonalidade da célula – branca: ausência de interação, – preta: interação máxima na rede. As figuras estão organizadas de acordo com dados de (a) abundância média; (b) susceptibilidade dos hospedeiros aos parasitos; (c) dependência dos parasitos aos hospedeiros; e (d) assimetria das relações entre parasitos e hospedeiros. Os nomes das espécies são apresentados nas Tabelas S1 e S2.

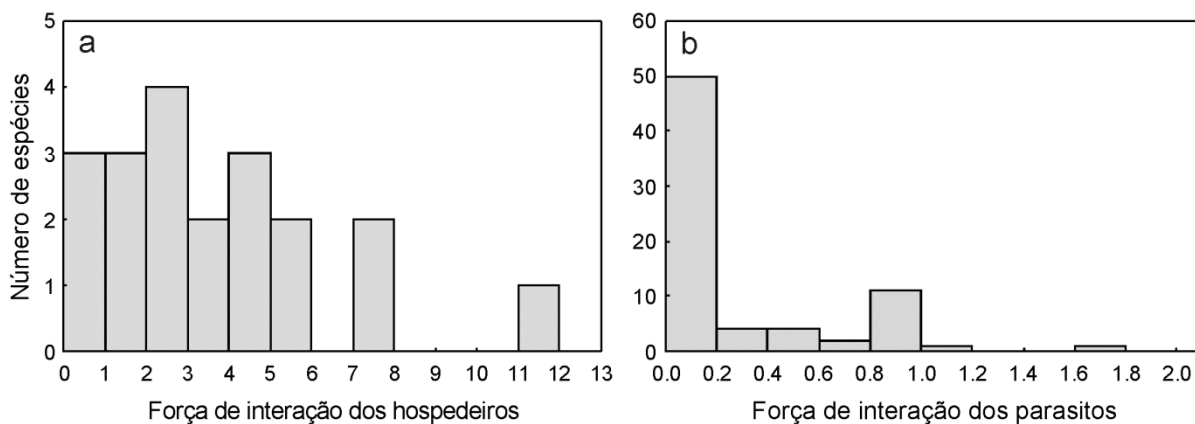


Figura 3. Força de interação – FI: (a) espécies de hospedeiros; e (b) espécies de parasitos da rede de interação parasito-hospedeiro peixe do rio Guandu.

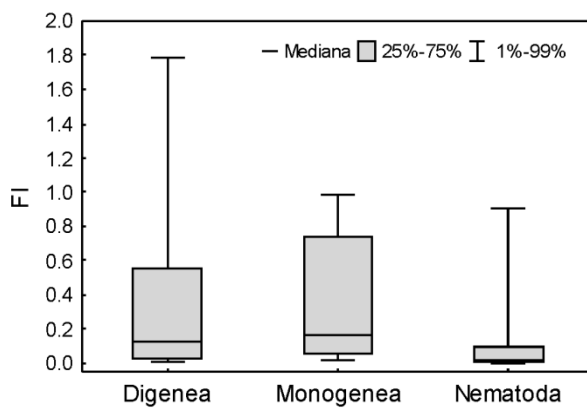


Figura 4. Comparação entre os valores de força de interação – FI das espécies de parasitos dos grupos Digenea, Monogenea e Nematoda da rede de interação parasito-hospedeiro peixe do rio Guandu.

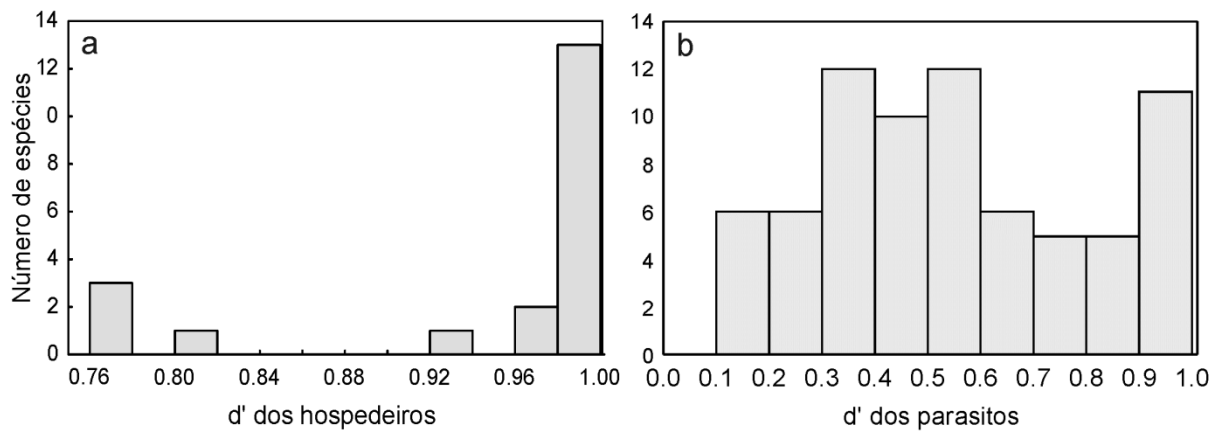


Figura 5. Especialização complementar – d' : (a) espécies de hospedeiros; e (b) espécies de parasitos da rede de interação parasito-hospedeiro peixe do rio Guandu.

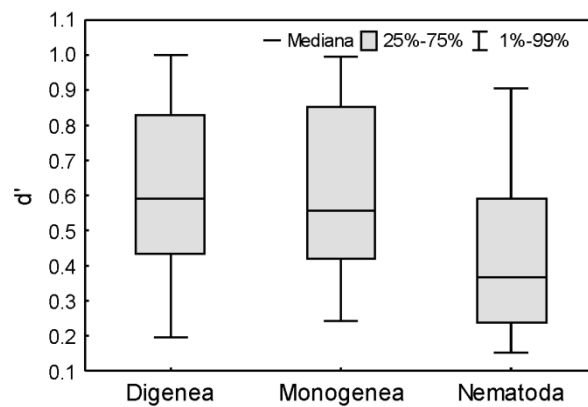


Figura 6. Comparação entre os valores de especialização complementar – d' das espécies de parasitos dos grupos Digenea, Monogenea e Nematoda da rede de interação parasito-hospedeiro peixe do rio Guandu.

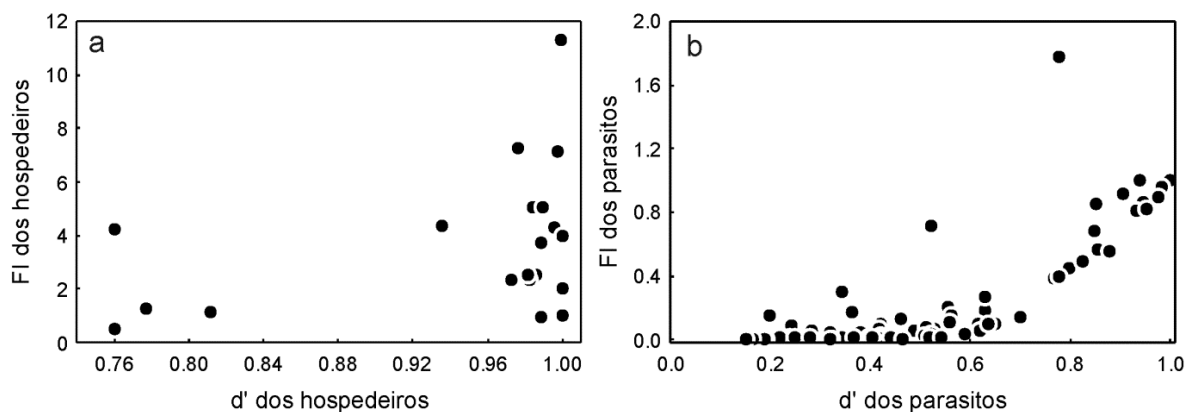


Figura 7. Relação entre a especialização complementar – d' e a força de interação – FI: (a) espécies de hospedeiros; e (b) espécie de parasitos da rede de interação parasito-hospedeiro peixe do rio Guandu.

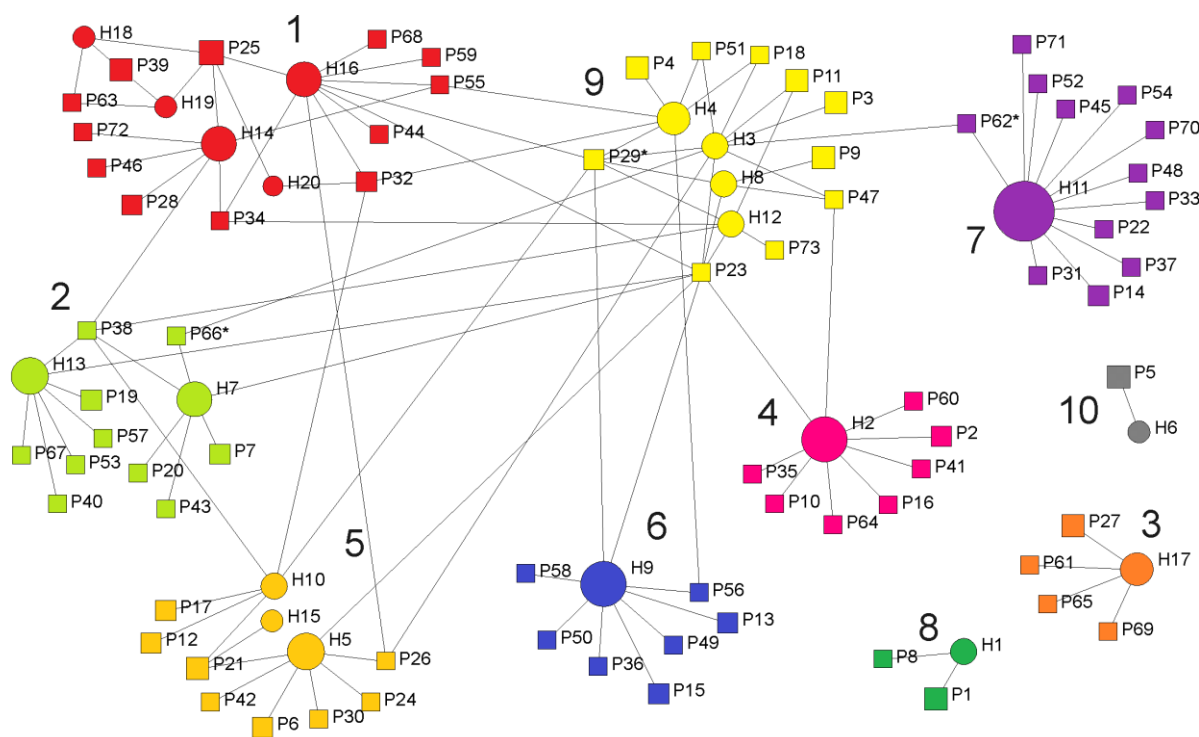


Figura 8. Representação da rede parasito-hospedeiro peixe do rio Guandu evidenciando os 10 módulos na rede. O tamanho dos nós é proporcional a força de interação de cada espécie. A identificação dos nomes apresentados nos nós é dada na tabela S1 e S2. Os parasitos com asterisco (*; P29, P62, P66) apresentaram maior número de interações com hospedeiros fora do módulo ao qual pertencem.

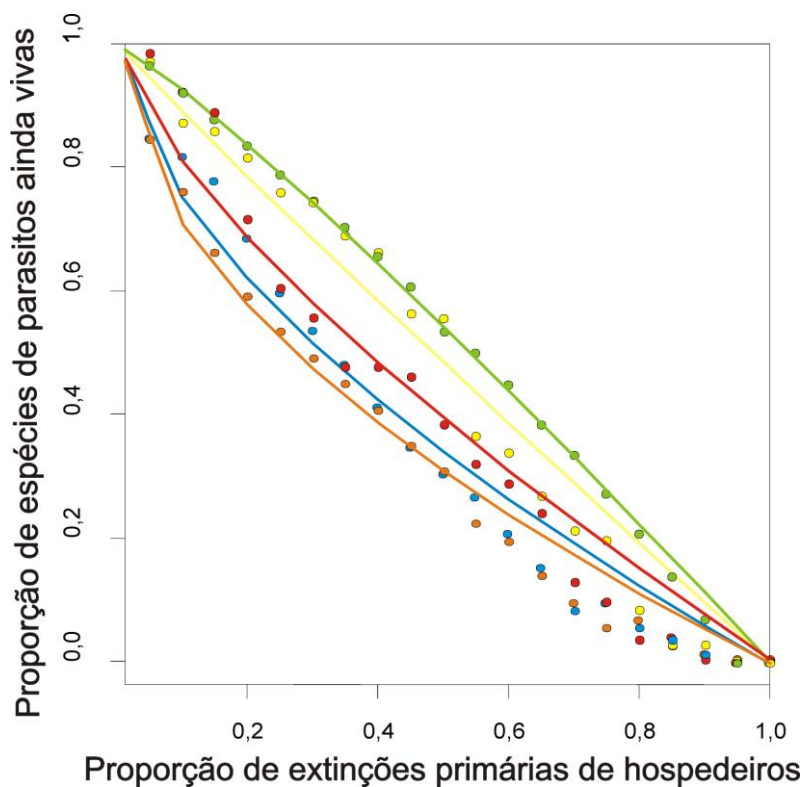


Figura 9. Robustez pela remoção cumulativa de espécies, na qual extinções secundárias de parasitos são esperadas por meio de extinções de hospedeiros para os cinco diferentes métodos de remoção de espécies (aleatório em verde, abundância média em amarelo, especialização complementar - d' em vermelho, grau em azul, e força de interação - FI em laranja) aplicados para a rede de interação parasito-hospedeiro peixe do rio Guandu.

APÊNDICE A – Material Suplementar

Figura

Categoria	Sp1 e Sp2	PESO	Sp1 e Sp3	PESO
Filo	✓	1	✓	1
Classe	✓	1	X	0
Ordem	✓	1	X	0
Família	✓	1	X	0
Gênero	✓	1	X	0
Espécie	X	0	X	0
		$\Sigma = 5$		$\Sigma = 1$
		$dt(i,j) = dM - 5$		$dt(i,j) = dM - 1$
		$dt(i,j) = 6 - 5$		$dt(i,j) = 6 - 1$
		$dt(i,j) = 1$		$dt(i,j) = 5$

Figura S1. Avaliação da distância taxonômica - dt entre espécies hipotéticas (Sp1, Sp2 e Sp3). Os sinais em verde indicam que as espécies compartilham a mesma categoria taxonômica, possuindo assim peso = 1 e em vermelho que as espécies não compartilham, possuindo assim peso = 0. A distância máxima possível entre as espécies em ambos os casos é de 6, a qual subtraída da soma dos pesos entre as espécies fornece a distância taxonômica entre elas.

Tabelas

Tabela S1. Espécies de peixes hospedeiros de parasitos coletados no rio Guandu, Estado do Rio de Janeiro. PA – peixes analisados; AMP – abundância média de parasitos; NP – número de espécies de parasitos; FI – força de interação; d' – especialização complementar

Código	Ordem	Família	Espécie	PA	AMP	NP	FI	d'
H1	Characiformes	Characidae	<i>Mylossoma aureum</i>	17	223,7	2	2	1
H2	Siluriformes	Pimelodidae	<i>Pimelodus maculatus</i>	40	59,3	9	7,11	0,99
H3	Siluriformes	Auchenipteridae	<i>Trachelyopterus striatulus</i>	60	40,51	10	2,50	0,98
H4	Siluriformes	Heptapteridae	<i>Rhamdia quelen</i>	30	40,1	7	3,74	0,98
H5	Perciformes	Cichlidae	<i>Cichla ocellaris</i>	26	32,5	7	5,06	0,98
H6	Characiformes	Anostomidae	<i>Leporinus conirostris</i>	18	27,33	1	1	1
H7	Siluriformes	Loricariidae	<i>Hypostomus affinis</i>	31	26,32	6	4,28	0,997
H8	Siluriformes	Loricariidae	<i>Loricariichthys castaneus</i>	32	21,03	4	2,33	0,98
H9	Perciformes	Centropomidae	<i>Centropomus undecimalis</i>	30	14,7	9	7,24	0,97
H10	Perciformes	Cichlidae	<i>Astronotus ocellatus</i>	35	13,11	6	2,50	0,98
H11	Mugiliformes	Mugilidae	<i>Mugil liza</i>	34	12,5	12	11,30	0,99
H12	Perciformes	Cichlidae	<i>Geophagus brasiliensis</i>	50	11,38	6	2,34	0,97
H13	Characiformes	Curimatidae	<i>Cyphocharax gilbert</i>	60	5,5	7	5,07	0,98
H14	Siluriformes	Callichthyidae	<i>Hoplosternum littorale</i>	100	2,91	7	4,34	0,93
H15	Perciformes	Cichlidae	<i>Tilapia rendalii</i>	30	2,8	1	0,95	0,98
H16	Gymnotiformes	Gymnotidae	<i>Gymnotus carapo</i>	30	2,33	10	4,26	0,76
H17	Characiformes	Anostomidae	<i>Leporinus copelandii</i>	30	1,86	4	4	1
H18	Characiformes	Characidae	<i>Astyanax bimaculatus</i>	40	0,95	3	1,16	0,81
H19	Characiformes	Characidae	<i>Astyanax paraguayae</i>	40	0,65	3	1,26	0,77
H20	Characiformes	Characidae	<i>Oligosarcus hepsetus</i>	40	0,57	2	0,49	0,76

Tabela S2. Espécies de parasitos de peixes coletados no rio Guandu, Estado do Rio de Janeiro. C – código; AM – abundância média; NH – número de espécies de hospedeiros; FI – força de interação; d' – especialização complementar. Todos os trematóides são subclasse Digenea.

C	Filo	Classe	Ordem	Família	Espécie	AM	NH	FI	d'
P1	Nematoda	Secernentea	Oxyurida	Pharyngodonidae	<i>Spinoxyuris annulata</i>	203,9	1	0,91	0,90
P2	Platyhelminthes	Monogenea	Dactylogyridea	Dactylogyridae	<i>Demidospermus leptosynophallus</i>	40,23	1	0,67	0,84
P3	Platyhelminthes	Monogenea	Dactylogyridea	Dactylogyridae	<i>Cosmethocleithrum</i> sp.	40,03	1	0,98	0,99
P4	Platyhelminthes	Monogenea	Dactylogyridea	Dactylogyridae	<i>Aphanoblastella mastigatus</i>	34,53	1	0,86	0,94
P5	Platyhelminthes	Trematoda	Plagiorchiida	Allocreadiidae	<i>Creptotrema creptotrema</i>	27,33	1	1	1
P6	Platyhelminthes	Cestoda	Proteocephalidea	Proteocephalidae	<i>Proteocephalus macrophallus</i>	26,4	1	0,81	0,92
P7	Platyhelminthes	Monogenea	Dactylogyridea	Dactylogyridae	<i>Trinigyryus hypostomatis</i>	21,2	1	0,80	0,93
P8	Platyhelminthes	Monogenea	Dactylogyridea	Dactylogyridae	<i>Anacanthorus paraspathulatus</i>	19,82	1	0,08	0,24
P9	Platyhelminthes	Monogenea	Dactylogyridea	Dactylogyridae	<i>Demidospermus</i> sp.	19,75	1	0,93	0,98
P10	Platyhelminthes	Monogenea	Dactylogyridea	Dactylogyridae	<i>Demidospermus paravalenciennesi</i>	11,82	1	0,19	0,55
P11	Platyhelminthes	Trematoda	Strigeatida	Diplostomidae	<i>Posthodiplostomum macrocotyle</i>	10,93	2	0,95	0,98
P12	Platyhelminthes	Monogenea	Dactylogyridea	Dactylogyridae	<i>Gussevia asota</i>	7,4	1	0,56	0,85
P13	Platyhelminthes	Monogenea	Dactylogyridea	Diplectanidae	<i>Rhabdosynochus hargisi</i>	6,63	1	0,45	0,79
P14	Platyhelminthes	Trematoda	Echinostomida	Haploporidae	<i>Saccocoelioides elongatus</i>	6,21	1	0,49	0,82
P15	Platyhelminthes	Trematoda	Opisthorchiida	Acanthocollarietrematidae	<i>Acanthocollarietrema umbilicatum</i>	5,73	1	0,39	0,76
P16	Platyhelminthes	Monogenea	Dactylogyridea	Dactylogyridae	<i>Demidospermus armostus</i>	5,65	1	0,09	0,42
P17	Platyhelminthes	Monogenea	Dactylogyridea	Dactylogyridae	<i>Gussevia astronoti</i>	5,23	1	0,39	0,77
P18	Platyhelminthes	Trematoda	Opisthorchiida	Clinostomidae	<i>Clinostomum detruncatum</i>	5,03	2	0,12	0,46
P19	Platyhelminthes	Trematoda	Strigeatida	Diplostomidae	<i>Sphincterodiplostomum musculosum</i>	4,5	1	0,81	0,95
P20	Platyhelminthes	Monogenea	Gyrodactylidea	Gyrodactylidae	<i>Phanerothecioides agostinhoi</i>	4,03	1	0,15	0,56
P21	Arthropoda	Maxillopoda	Cyclopoida	Lernaeidae	<i>Lamproglena monodi</i>	2,93	3	1,00	0,93
P22	Platyhelminthes	Monogenea	Dactylogyridea	Dactylogyridae	<i>Ligophorus tainhae</i>	2,27	1	0,18	0,63
P23	Platyhelminthes	Trematoda	Strigeatida	Diplostomidae	<i>Austrodiplostomum compactum</i>	2,2	9	0,14	0,19
P24	Platyhelminthes	Monogenea	Dactylogyridea	Dactylogyridae	<i>Gussevia tucunarensis</i>	2,15	1	0,06	0,41
P25	Platyhelminthes	Trematoda	Opisthorchiida	Clinostomidae	<i>Clinostomum complanatum</i>	2	5	1,78	0,77
P26	Nematoda	Secernentea	Camallanida	Camallanidae	<i>Procamallanus (P.) peraccuratus</i>	1,8	3	0,17	0,36
P27	Platyhelminthes	Monogenea	Dactylogyridea	Dactylogyridae	<i>Jainius</i> sp.	1,66	1	0,89	0,97
P28	Platyhelminthes	Trematoda	Plagiorchiida	Macroderoididae	<i>Magnivitellinum corvitellinum</i>	1,61	1	0,55	0,88

C	Filo	Classe	Ordem	Família	Espécie	AM	NH	FI	d'
P29	Nematoda	Secernentea	Ascaridida	Anisakidae	<i>Contraecum</i> sp.	1,56	7	0,29	0,34
P30	Platyhelminthes	Monogenea	Dactylogyridea	Dactylogyridae	<i>Gussevia undulata</i>	1,42	1	0,04	0,38
P31	Platyhelminthes	Trematoda	Azygiida	Hemiuridae	<i>Hysterolecitha brasiliensis</i>	1,29	1	0,10	0,55
P32	Acanthocephala	Palaeacanthocephala	Polymorphida	Polymorphidae	<i>Polymorphus</i> sp.	0,94	1	0,71	0,52
P33	Platyhelminthes	Monogenea	Dactylogyridea	Dactylogyridae	<i>Ligophorus brasiliensis</i>	0,94	4	0,06	0,52
P34	Annelida	Clitellata	Rhynchobdellida	Glossiphoniidae	Glossiphoniidae gen. sp.	0,89	3	0,26	0,63
P35	Nematoda	Secernentea	Ascaridida	Cucullanidae	<i>Cucullanus (C.) pinnai pinnai</i>	0,85	1	0,01	0,23
P36	Platyhelminthes	Monogenea	Mazocraeidea	Microcotylidae	<i>Anakohnia brasiliiana</i>	0,83	1	0,05	0,48
P37	Platyhelminthes	Monogenea	Dactylogyridea	Dactylogyridae	<i>Ligophorus guanduensis</i>	0,8	1	0,07	0,51
P38	Annelida	Clitellata	Rhynchobdellida	Glossiphoniidae	<i>Placobdella</i> sp.	0,75	5	0,05	0,28
P39	Platyhelminthes	Monogenea	Gyrodactylidea	Gyrodactylidae	<i>Gyrodactylus</i> sp.	0,67	2	0,85	0,85
P40	Nematoda	Secernentea	Oxyurida	Pharyngodonidae	<i>Cosmoxynemoides aguirrei</i>	0,55	1	0,1	0,61
P41	Platyhelminthes	Trematoda	Strigeatida	Diplostomidae	<i>Diplostomum</i> sp.	0,5	1	0,008	0,21
P42	Platyhelminthes	Monogenea	Dactylogyridea	Dactylogyridae	<i>Sciadicleithrum ergensi</i>	0,5	1	0,01	0,31
P43	Platyhelminthes	Monogenea	Gyrodactylidea	Gyrodactylidae	<i>Hyperopletes malmbergi</i>	0,45	1	0,01	0,34
P44	Platyhelminthes	Cestoda	Proteocephalidea	Proteocephalidae	<i>Proteocephalus</i> sp.	0,33	1	0,14	0,70
P45	Platyhelminthes	Trematoda	Echinostomida	Haplospalchnidae	Haplospalchnidae gen. sp.	0,29	1	0,02	0,43
P46	Platyhelminthes	Trematoda	Strigeatida	Proterodiplostomidae	<i>Herpetodiplostomum caimanicola</i>	0,28	1	0,09	0,64
P47	Annelida	Clitellata	Rhynchobdellida	Glossiphoniidae	<i>Helobdella</i> sp.	0,26	3	0,01	0,24
P48	Platyhelminthes	Monogenea	Dactylogyridea	Dactylogyridae	<i>Ligophorus lizae</i>	0,24	1	0,01	0,42
P49	Acanthocephala	Palaeacanthocephala	Polymorphida	Polymorphidae	<i>Andracantha</i> sp.	0,23	1	0,01	0,39
P50	Platyhelminthes	Trematoda	Strigeatida	Bucephalidae	<i>Bucephalus</i> sp.	0,23	1	0,01	0,39
P51	Nematoda	Secernentea	Ascaridida	Cucullanidae	<i>Cucullanus</i> sp.	0,23	2	0,005	0,19
P52	Platyhelminthes	Trematoda	Opisthorchiida	Heterophyidae	<i>Ascocotyle</i> sp.	0,21	1	0,01	0,41
P53	Platyhelminthes	Trematoda	Plagiorchiida	Zonocotylidae	<i>Zonocotylodes haroltravassosi</i>	0,18	1	0,03	0,52
P54	Arthropoda	Maxillopoda	Poecilostomatoida	Ergasilidae	<i>Ergasilus</i> sp.	0,18	1	0,01	0,40
P55	Nematoda	Adenophorea	Enoplidae	Capillariidae	Capillariidae gen. sp.	0,17	3	0,04	0,32
P56	Annelida	Clitellata	Rhynchobdellida	Piscicolidae	Piscicolidae gen. sp.	0,17	2	0,009	0,28
P57	Nematoda	Secernentea	Oxyurida	Pharyngodonidae	<i>Travnema araujoi</i>	0,15	1	0,02	0,50
P58	Nematoda	Secernentea	Camallanida	Rhabdochonidae	<i>Rhabdochona</i> sp.	0,13	1	0,009	0,36

C	Filo	Classe	Ordem	Família	Espécie	AM	NH	FI	d'
P59	Platyhelminthes	Trematoda	Strigeatida	Diplostomidae	<i>Mesophorodiplostomum pricei</i>	0,1	1	0,04	0,59
P60	Platyhelminthes	Cestoda	Proteocephalidea	Proteocephalidae	<i>Nomimoscolex</i> sp.	0,1	1	0,001	0,17
P61	Nematoda	Secernentea	Camallanida	Camallanidae	<i>Procamallanus (S.) inopinatus</i>	0,1	1	0,05	0,62
P62	Nematoda	Secernentea	Ascaridida	Ascarididae	<i>Hysterothylacium</i> sp.	0,09	2	0,003	0,18
P63	Nematoda	Secernentea	Camallanida	Camallanidae	<i>Procamallanus (S.) hilarii</i>	0,07	2	0,10	0,63
P64	Nematoda	Secernentea	Camallanida	Rhabdochonidae	<i>Rhabdochona uruyeni</i>	0,07	1	0,001	0,16
P65	Nematoda	Secernentea	Ascaridida	Cucullanidae	<i>Cucullanus (C.) brevispiculus</i>	0,06	1	0,03	0,58
P66	Nematoda	Adenophorea	Enoplidae	Capillariidae	<i>Paracapillaria piscicola</i>	0,06	2	0,002	0,15
P67	Nematoda	Secernentea	Ascaridida	Anisakidae	<i>Raphidascaris</i> sp.	0,05	1	0,009	0,44
P68	Acanthocephala	Eoacanthocephala	Neoechinorhynchida	Neoechinorhynchidae	<i>Neoechinorhynchus</i> sp.	0,03	1	0,01	0,51
P69	Platyhelminthes	Monogenea	Gyrodactylidea	Gyrodactylidae	<i>Scleroductus yuncens</i>	0,03	1	0,01	0,54
P70	Nematoda	Secernentea	Ascaridida	Cucullanidae	<i>Cucullanus (C.) grandistomis</i>	0,03	1	0,002	0,32
P71	Arthropoda	Maxillopoda	Siphonostomatoida	Naobranchiidae	<i>Naobranchia lizae</i>	0,03	1	0,002	0,32
P72	Nematoda	Secernentea	Spirurida	Goeziidae	<i>Goezia</i> sp.	0,02	1	0,006	0,46
P73	Acanthocephala	Eoacanthocephala	Neoechinorhynchida	Neoechinorhynchidae	<i>Neoechinorhynchus paraguayensis</i>	0,02	1	0,001	0,31

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A variabilidade entre os padrões de interações de ecto- e endoparasitos com seus hospedeiros observada nesta tese, especialmente em relação à composição de espécies de hospedeiros nos módulos, reforça a complexidade dos sistemas parasito-hospedeiro. Outro aspecto interessante verificado foi que, para alguns parasitos a variabilidade de suas abundâncias médias não impede que a representatividade desses entre as comunidades componentes de seus hospedeiros tenda a ser similar. Isso indica que esta representatividade é algo inerente à própria espécie de parasito que mantêm suas populações de acordo com a disponibilidade de recurso.

Portanto, conhecer o papel das espécies de parasitos e peixes nas redes é essencial, pois extinções locais, tanto de hospedeiros como de parasitos, levam a uma redução do *pool* genético regional. Além disso, os parasitos em ambientes naturais são de fundamental importância para a manutenção da diversidade das populações de seus hospedeiros e assim para o equilíbrio dos ecossistemas. Análises de redes vêm aos poucos conquistando mais a atenção de ecólogos para o desenvolvimento de novos estudos e abordagens sobre a compreensão os padrões de interação parasito-hospedeiro, transpondo assim os limites da parasitologia tradicional.