

MATRIZES, REDES E ORDENAÇÕES: A DETECÇÃO DE ESTRUTURA EM COMUNIDADES INTERATIVAS

Thomas M. Lewinsohn^{1,3}, Rafael D. Loyola^{1,4} & Paulo Inácio Prado^{2,5}

¹ Laboratório de Interações Insetos-Plantas. Departamento de Zoologia, IB. Universidade Estadual de Campinas, Unicamp. Cidade Universitária, CEP: 13083970 - Campinas, SP - Brasil - Caixa-Postal: 6109

² Departamento de Ecologia Geral, Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, Rua do Matão, travessa 14, numero 321 Cidade Universitária, CEP: 05508900 - São Paulo, SP - Brasil

E-mails: ³ thomasl@unicamp.br , ⁴ avispa@gmail.com, ⁵ prado@ib.usp.br

RESUMO

Neste artigo apresentamos três abordagens usuais para a detecção de padrões em comunidades de plantas e animais que interagem entre si por meio de processos ecológicos como a polinização, a frugivoria ou a herbivoria. Modelos estruturais simples revelam padrões de interação em gradientes, compartimentados ou aninhados; padrões intermediários entre um gradiente e compartimentos também são possíveis. De forma semelhante, o aninhamento no interior de compartimentos gera ainda um modelo estrutural combinado. Os padrões de interação podem ser visualizados e analisados sob a forma de matrizes, redes bipartidas ou gráficos de ordenação obtidos através de uma Análise de Correspondência. Neste trabalho, propomos que as diferenças entre os padrões de interação observados em comunidades representam resultados de diferentes processos ecológicos e evolutivos que atuam sobre tais comunidades. De maneira geral, a compartimentação deveria refletir o histórico da coevolução e os limites impostos às espécies presentes na comunidade, ao passo que diferenças na abundância e na capacidade de dispersão dessas espécies podem gerar uma estrutura aninhada. Portanto, ao invés de ser testada para um modelo estrutural *a priori*, a estrutura de comunidades ecológicas deve ser confrontada com uma gama inteira de padrões possíveis. Esperamos que as abordagens para a detecção de estruturas em comunidades interativas aqui apresentadas facilitem a elaboração de hipóteses ecológicas mais abrangentes e melhor formuladas.

Palavras-chaves: Aninhamento, Compartimentação, Redes complexas, Matrizes, Estrutura de comunidades.

ABSTRACT

In this paper we present a comprehensive approach to detect structural patterns in interactive communities of plant and animal species, linked by ecological processes such as pollination, frugivory or herbivory. Simple structural models can reveal gradient, compartmented or nested patterns of interaction; intermediate patterns between a gradient and compartments are also possible. Of special potential interest is a combined model, in which nested structures are embedded within compartments. Interaction patterns can be visualized and analyzed in different ways, either as matrices, as bipartite networks or as multivariate sets through correspondence analysis or other ordination procedures. We also propose that differences among patterns represent outcomes of distinct evolutionary and ecological processes that will be especially relevant in highly diversified communities. In general, compartmentation should reflect coevolutionary histories and constraints, whereas differences in species abundances or dispersal rates may generate nestedness. Hence, instead of choosing one model *a priori*, to be empirically verified, community structure should be probed for a suite of patterns. The comprehensive approach for detecting community structure that we advocate should help to improve ecological hypotheses on compositional patterns in interactive communities, as well as their attendant empirical tests in actual communities.

Key words: Nestedness, Compartmentation, Complex networks, Matrices, Community structure.

INTRODUÇÃO

O reconhecimento de padrões em comunidades ecológicas é um dos mais antigos e persistentes desafios da ciência ecológica. Por vários anos, ecólogos de comunidades concentraram-se em duas tarefas fundamentais: primeiro, desenvolver métodos adequados para a detecção de padrões em conjuntos de espécies; e segundo, identificar processos capazes de gerar determinados padrões (Lewinsohn *et al.* 2006). Na última década, ecólogos de comunidades e biogeógrafos vêm explorando dois tipos especiais de padrões ecológicos: o aninhamento (Atmar & Patterson 1993) e a compartimentação (Leibold & Mikkelsen 2002, Prado & Lewinsohn 2004). Esses dois padrões refletem interesses em processos ecológicos ou biogeográficos bastante diferentes e, cada um deles, foi estudado por si só, sem muita preocupação com idéias alternativas. Contudo, a evidência de um determinado padrão na comunidade, ou de sua ausência, não elimina a possibilidade de que outros padrões estejam presentes.

Freqüentemente, comunidades são descritas a partir de sua composição de espécies, cuja análise comparativa pode revelar padrões espaço-temporais e relacioná-los com diferentes fatores ou processos (Pillar 2004). Estudos clássicos da estrutura de comunidades enfocaram conjuntos de ilhas oceânicas ou ecológicas – como, por exemplo, os topos de montanhas – visando evidenciar padrões gerais de sua estrutura e também detectar regras para sua organização (Diamond 1975, Patterson 1987, Lomolino 1996, Weiher & Keddy 1999, Leibold & Mikkelsen 2002); os mesmos objetivos foram estendidos a estudos de unidades amostrais arbitrárias em uma paisagem ou habitat contínuo.

Em nossos trabalhos, investigamos uma questão diferente. Examinamos a estrutura de interações em comunidades ecológicas, nas quais o habitat ou unidade de recurso não é uma ilha ou fragmento na paisagem, mas é também uma espécie, ou um grupo de espécies (uma entidade funcional ou de maior nível taxonômico). O presente trabalho (desenvolvido principalmente através de Lewinsohn *et al.* 2006) concentra-se em comunidades de espécies de plantas e animais que interagem entre si, sendo elas mutualistas (polinizadores ou dispersores de sementes), antagonistas (herbívoros)

ou com interações não definidas (e.g., frugívoros ou visitantes florais). Releva notar que, embora nos centremos em interações entre animais e plantas, o argumento geral é perfeitamente aplicável a outras comunidades interativas de animais com animais (por exemplo, peixes e seus endoparasitas; Poulin 1997), de plantas e microrganismos, e assim por diante.

Na maioria dos estudos destes problemas, testa-se o ajuste da estrutura de uma comunidade a um único padrão de organização – seja ele aninhado ou compartimentado – frente a uma hipótese nula em que as interações ou incidências ocorrem ao acaso. Embora usual, este procedimento é limitado tanto do ponto de vista teórico como prático. Leibold & Mikkelsen (2002) apresentam um argumento parecido quanto à análise de padrões biogeográficos. Por outro lado, se a estrutura de uma comunidade for investigada por meio de um arcabouço teórico e metodológico mais amplo, seremos mais capazes de detectar padrões reais em comunidades naturais complexas e ricas em espécies. Em última instância, como destacam Lewinsohn *et al.* (2006), compreender as circunstâncias ecológicas sob as quais certas configurações emergem é um avanço teórico em si, e que também possibilita o reconhecimento de processos causais potenciais, uma vez detectadas essas configurações.

É sob essa perspectiva que apresentamos aqui os dois objetivos de nossa contribuição: primeiro, expor um arcabouço teórico e metodológico abrangente para o estudo de interações entre animais e plantas, assim como para a detecção de padrões relacionados a processos ecológicos e evolutivos que moldam e mantêm essas comunidades. Segundo, estender essa abordagem a uma gama de configurações não-aleatórias possíveis em comunidades interativas.

COMO REPRESENTAR A ESTRUTURA DE INTERAÇÕES?

Interações entre animais e plantas são geralmente representadas de duas maneiras: ou como uma matriz retangular ou como um grafo bipartido (Memmott 1999, Valladares *et al.* 2001, Jordano *et al.* 2003). Além de empregarmos ambas as formas de representação, utilizamos também os gráficos de ordenação produzidos por meio de análises de correspondência (Greenacre 1984, ter Braak 1995) com o intuito de mostrar as

equivalências entre tais modos de representação e destacar as vantagens de cada um.

Começamos pelas representações matriciais. Usamos uma matriz retangular (Fig. 1A-D), cujas dimensões correspondem a dois conjuntos de espécies que interagem: o de animais (A linhas, subscrito i) e o de plantas (P colunas, subscrito j). Os elementos da matriz representam as interações. Na notação de matrizes, indicamos a ocorrência de uma associação entre o animal i e a planta j atribuindo um valor não nulo ao elemento correspondente da matriz, a_{ij} . Se não houve registro de interação, o elemento correspondente recebe o valor zero. Até o momento, a maioria dos estudos concentra-se na análise de matrizes binárias, ou seja, em que apenas a presença ($a_{ij} = 1$) ou ausência ($a_{ij} = 0$) de uma interação é indicada. Isso ocorre pela maior simplicidade na coleta e análise dos dados, mas as matrizes de associação também podem ser quantitativas, desde que haja uma medida aceitável para a frequência ou intensidade de cada interação (mais adiante discutiremos as redes quantitativas de interação). A matriz de interação (também chamada matriz de incidência ou de associação) tem, portanto, a dimensão $A \times P$, a qual é também diferente de $\frac{(A+P) \times (A+P-1)}{2}$, o número máximo de interações usado em análises clássicas de redes tróficas completas, nas quais a interação de qualquer par de espécies é considerada possível.

Grafos são representações matemáticas de um dado conjunto de objetos (chamados de “vértices”, “nodos” ou “nós”) e das relações entre eles (“arestas” ou “ligações”). A análise de sua estrutura e suas propriedades é objetivo da Teoria de Grafos, tendo mais recentemente se estendido para a Teoria de Redes Complexas (Strogatz 2001). Nos grafos bipartidos os objetos dividem-se em duas categorias e todas as ligações ocorrem obrigatoriamente entre objetos de classes diferentes. Na representação do conjunto de interações por meio de um grafo bipartido (Fig. 1E-H) apresentam-se as espécies de animais e plantas em duas colunas (ou linhas), uma em frente à outra. As interações são representadas como linhas que ligam pares de espécies desses dois conjuntos. Quando as associações representadas não forem binárias (presença/ausência), podemos representar a intensidade ou a frequência das interações por meio de linhas de diferentes espessuras (ver Valladares *et al.* 2001, para um bom exemplo).

Métodos matemáticos desenvolvidos na topologia, teoria de grafos e, mais recentemente, na teoria de redes complexas, têm contribuído para a análise de redes tróficas. Não obstante, os ecólogos têm direcionado a maior parte de seu esforço para analisar redes tróficas inteiras (Cohen *et al.* 1990, Dunne *et al.* 2002, Pimm 2002) de maneira que redes bimodais, representadas por grafos bipartidos, permanecem ainda pouco exploradas (Jordano *et al.* 2003).

Redes tróficas bipartidas oferecem vantagens próprias. Primeiro, elas são geralmente bem resolvidas, quer dizer, há um alto nível de resolução taxonômica, no qual as espécies são confiavelmente separadas, mesmo que não tenham sido totalmente identificadas. Isso soluciona os problemas de resolução desigual que prejudicam a maioria das análises de redes completas. Segundo, todas as associações (*links*) pertencem a um mesmo tipo de interação ecológica (como por exemplo, mutualismos de dispersão ou herbivoria), o que garante a integridade estrutural bem como o compartilhamento de processos ecológicos e evolutivos comuns a toda a comunidade estudada (Lewinsohn *et al.* 2006).

Por fim, diversos métodos multivariados podem ser usados na elucidação de relações complexas entre animais e plantas observadas em matrizes de interação (ver matrizes na Fig. 1). Entre estes, a Análise de Correspondência é um método de escolha óbvia, porque ele foi concebido justamente para evidenciar relações recíprocas entre dois conjuntos de igual interesse (Greenacre 1984, ter Braak 1995) – no nosso caso plantas e animais – ao contrário de outras análises, em que um desses conjuntos é usado apenas como um critério de ordenação para o outro, de interesse principal. Da mesma forma, a Análise de Correspondência também se presta para detectar a estrutura biogeográfica em conjuntos de espécies ao longo de diferentes áreas ou fragmentos de habitat (Leibold & Mikkelsen 2002), além de poder ser aplicada tanto a dados binários quanto quantitativos. Apesar de ser o método mais indicado para as finalidades pretendidas, pelas razões acima expostas, seu emprego exige atenção a certas condições e limitações (ver ter Braak 1995, McCune *et al.* 2002).

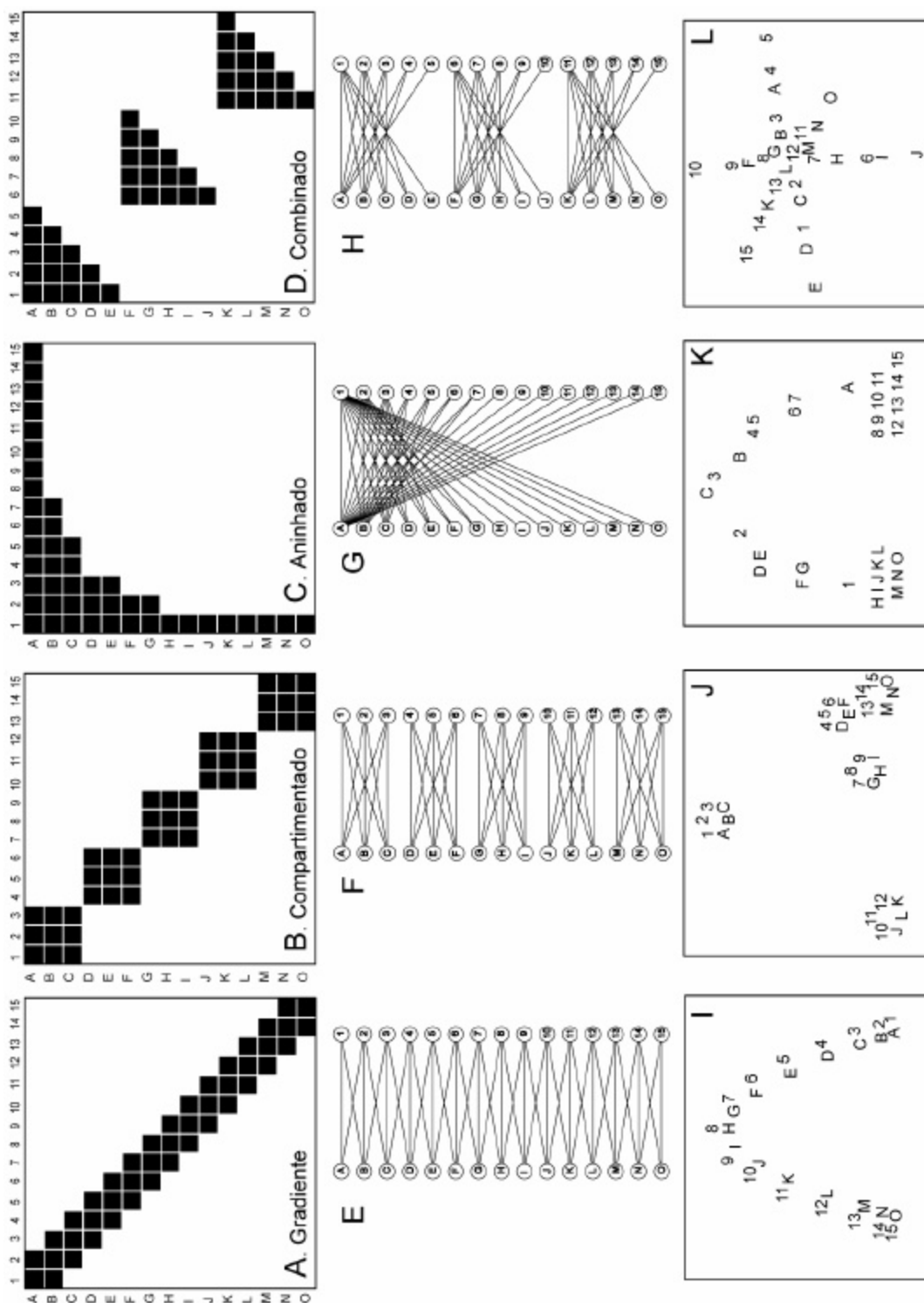


Figura 1. Quatro modelos de estrutura de interações em comunidades de plantas e animais. Todos os modelos têm a mesma dimensão (15 espécies animais em linhas identificadas por A-I, e 15 espécies de plantas em colunas assinaladas como 1-15) e a mesma densidade de preenchimento, i.e., 20% (45 das 225 interações possíveis) exceto para o modelo combinado (33%, para formar compartimentos uniformes). Cada modelo é representado de três maneiras distintas. (A-D) Matrizes de interação animal-plantas, ordenadas com o objetivo de revelar suas principais características estruturais. Os dados são binários e os quadrados negros simbolizam as interações observadas ($a_{ij} = 1$) entre uma espécie de animal na linha i e uma planta na coluna j . (E-H) Grafos bipartidos com espécies animais à esquerda e espécies de plantas à direita; interações observadas são representadas por linhas (*links*) que conectam pares de espécies. (I-L) Gráficos de ordenação construídos a partir de uma Análise de Correspondência, mostrando animais (letras) e plantas (números) plotados nos dois primeiros eixos da ordenação. No modelo combinado (L) as variáveis estão plotadas em relação aos eixos 3 e 4. Símbolos sobrepostos foram deslocados para torná-los legíveis; assim, os pequenos círculos formados pelos símbolos em J estão, na verdade, sobrepostos no centro. De Lewinsohn *et al.* (2006).

COMO DETECTAR A ESTRUTURA DE INTERAÇÕES?

O primeiro passo para detectar a estrutura de interações em uma comunidade, em sua representação matricial, é rearranjar as linhas, colunas ou ambas, pois elas podem ser permutadas livremente sem que isto modifique os dados originais. Diversos procedimentos empregados para o rearranjo de linhas e colunas são apropriados para revelar diferentes tipos de estrutura em matrizes de interação (Fig. 1A-D). Tais matrizes podem ainda ser testadas quanto à sua não-aleatoriedade. Para isto, podemos lançar mão da grande experiência adquirida por ecólogos com as análises de ocorrência de espécies em ilhas (Diamond 1975, Atmar & Patterson 1993, Wright *et al.* 1998). Os testes para determinar se um padrão estrutural é diferente do esperado ao acaso dependem, fundamentalmente, de nossa hipótese de como seria a matriz na ausência dos processos estruturadores que nos interessam. Como diferentes processos podem ser abordados e muitas hipóteses podem ser construídas para cada um, há uma gama variada de modelos nulos contra os quais testar a estrutura de matrizes de interações, que diferem em seus pressupostos e também em serem mais ou menos conservadores (Gotelli & Graves 1996, Cook & Quinn 1998, Bascompte *et al.* 2003, Vazquez & Aizen 2003).

A detecção de um padrão na estrutura de interações em uma comunidade, por meio de uma Análise de Correspondência, pode ser feita explorando graficamente os resultados desta ordenação. Ou seja, os resultados da análise estatística podem ser apresentados em um gráfico em que os planos de ordenação dos dois conjuntos de espécies são sobrepostos, o que tem uma interpretação simples: espécies fortemente associadas estarão representadas por pontos próximos (Fig. 1I-L). O plano de ordenação mais usado é o formado pelos dois primeiros eixos, que respondem pela maior fração da variação dos dados, mas os eixos seguintes podem também ser usados. As coordenadas de cada espécie ao longo do primeiro eixo fornecem um critério objetivo para o rearranjo da matriz de interações original. Depois deste rearranjo, a matriz deve maximizar o emparelhamento de linhas com colunas, i.e., de animais e plantas. Isto é equivalente a trazer cada uma das associações observadas tão próximo quanto possível para a diagonal principal da matriz.

Um elevado pareamento recíproco entre conjuntos de plantas e animais significa que a maioria dos elementos da matriz está na (ou perto da) diagonal principal; por outro lado, a ocorrência de muitas interações longe desta diagonal significa um reduzido nível de concordância recíproca (ter Braak 1995). Grafos bipartidos também podem ser rearranjados, colocando as espécies na mesma seqüência das coordenadas no primeiro eixo de uma Análise de Correspondência. Neste caso, espécies intimamente relacionadas (Fig. 1E) ou subconjuntos de espécies (Fig. 2F, H) tenderão a posicionar-se frente a frente no diagrama.

Caso as espécies sejam ordenadas de acordo com o número de associações por elas estabelecidas, em ordem decrescente (i.e., do maior número de interações para o menor), será possível evidenciar uma estrutura aninhada. Esse procedimento tem sido comumente adotado em biogeografia (Atmar & Patterson 1993) e, mais recentemente, em estudos de comunidades interativas (Bascompte *et al.* 2003).

ESTRUTURAS SIMPLES E SEUS PROCESSOS GERADORES

A amplitude de hospedeiros, ou seja, o conjunto de espécies de plantas das quais um animal se alimenta, é uma dimensão do nicho ecológico de insetos, ao passo que, o número de hospedeiros tem sido usado como uma medida de largura de nicho (Pielou 1972; ver também Rios 2004, para um histórico conceitual sobre o nicho ecológico). A fauna associada às plantas, especialmente os insetos herbívoros, também tem sido investigada na busca de propriedades gerais e seus determinantes, geralmente, por meio de modelos derivados da biogeografia de ilhas (Janzen 1968, Strong *et al.* 1984, Lewinsohn *et al.* 2005).

Nossa proposta é que há três configurações simples de matrizes de interação: um gradiente, uma estrutura compartimentada ou uma estrutura aninhada (Fig. 1A-C). A seguir, trataremos em maior detalhe de cada uma dessas estruturas e discutiremos processos ecológicos ou evolutivos que podem gerar tais padrões simples em comunidades ecológicas – padrões combinados serão considerados posteriormente. Para facilitar o acompanhamento do texto, resumimos na Tabela I alguns atributos mais importantes dos modelos estruturais de comunidades interativas, que serão

tratados a seguir.

GRADIENTES

Em matrizes de interação rearranjadas conforme o primeiro eixo de uma Análise de Correspondência, um gradiente aparece como uma faixa de interações que se estende ao longo da diagonal principal (Fig. 1A). A largura desta faixa diagonal é determinada, primeiro, pela razão entre o número de espécies de animais e o de plantas na comunidade interativa; segundo, pelo nível de sobreposição entre os hospedeiros de cada animal, ou da fauna associada a diferentes espécies de plantas.

Em um grafo bipartido, um gradiente aparecerá como uma série de conexões (linhas) que se entrelaçam seguidamente (Fig. 1E), sem uma descontinuidade clara ou distinção de subconjuntos. Quando as interações são representadas em um gráfico de ordenação, observa-se também uma seqüência emparelhada de animais e plantas, sem que estes formem agrupamentos definidos (Fig. 1I). A forma de arco observada na figura é uma distorção inerente à Análise de Correspondência e que não tem nenhum significado biológico (ter Braak 1995).

Gradientes são de grande importância na Ecologia Vegetal, em que se espera que comunidades de plantas devam refletir alterações graduais no ambiente físico subjacente. Por outro lado, em comunidades interativas de plantas e animais, a existência de um gradiente simples, embora plausível, é menos provável que a de outros padrões. Um gradiente poderia ser produzido, por exemplo, em um ambiente sazonal em que as espécies de plantas em florescimento ou frutificação se substituíssem gradualmente e seus visitantes florais ou dispersores de sementes acompanhassem também essa sucessão temporal. Contudo, em comunidades cujas plantas exibem esse padrão fenológico, os animais dessa comunidade tendem a trocar seqüencialmente de espécies vegetais, em vez de serem substituídos em uma seqüência acoplada (Waser & Real 1979). Um exemplo no qual um padrão em gradiente se ajusta razoavelmente bem são as comunidades interativas de abelhas oligoléticas (i.e., espécies que coletam pólen em poucas espécies de plantas aparentadas entre si, especialistas florais), visitantes de plantas em ambientes perturbados/estressados (Moldenke 1979, Petanidou *et al.* 1995). Em regiões temperadas/mediterrâneas muitas espécies de plantas são visitadas por abelhas sociais e

Tabela I. Características diferenciadoras de três modelos básicos de estrutura de interação em comunidade com alta riqueza de animais e plantas apresentados neste trabalho. Tais características identificam padrões de interação quando plantas e animais são arranjados em matrizes de associação (i.e., em colunas e linhas; ver Fig. 1). Um modelo combinado deveria integrar elementos de quaisquer dois destes modelos básicos. Veja o texto para mais explicações.

Modelo de estrutura	Há subconjuntos discretos de espécies?	Há variação no número de conexões por espécies (i.e., alterações de especialistas para generalistas)?	É possível formar um modelo combinado?
Gradiente	Não.	Variação deve ser menor que em modelos de estruturas aleatórias.	Apenas como transição para uma estrutura compartimentada.
Compartimentação	Sim, tanto em animais quanto em plantas (linhas e colunas).	É possível, dependendo do tamanho dos compartimentos.	(1) Como transição para um gradiente; (2) Hierarquizado, com estrutura aninhada nos compartimentos.
Aninhamento	Não.	Sim, tanto em animais quanto em plantas (linhas e colunas).	Apenas no interior de compartimentos.

solitárias e, também neste caso, o padrão de interações do sistema planta-abelha solitária pode assemelhar-se a um gradiente, ao contrário de abelhas sociais, que conectam toda a flora local, produzindo um padrão de interações muito aninhado (Westrich 1990).

Muito embora o padrão em gradiente possa ser incomum em comunidades interativas reais de plantas e animais, ele é importante por representar o ponto extremo de um *continuum* de padrões, cujo outro extremo é a compartimentação completa; ou então, em outra direção, até um padrão inteiramente aninhado (Fig. 1A-C).

COMPARTIMENTAÇÃO EM COMUNIDADES

Uma comunidade apresentará um padrão de interações compartimentado caso haja subconjuntos reconhecíveis de animais e plantas que interagem entre si, de maneira que as espécies tenham maior número e/ou intensidade de interações dentro de um subconjunto do que com espécies de outros subconjuntos (Lewinsohn *et al.* 2006). Se todos os compartimentos forem do mesmo tamanho, a amplitude de hospedeiros e o tamanho das faunas associadas a cada planta poderão também ser uniformes, do mesmo modo que, em um gradiente ideal (Fig. 1A), entretanto, a compartimentação é claramente notada pela estrutura de blocos (Fig. 1B).

Os compartimentos (também chamados de blocos ou módulos) se vêem em matrizes de interação ordenadas como agrupamentos de células (Fig. 1B). Como foi explicado acima, quando as espécies de plantas e animais são seqüenciadas conforme o primeiro eixo de uma Análise de Correspondência, os compartimentos serão posicionados o mais perto possível da diagonal principal (ter Braak 1995). Em contrapartida, em grafos bipartidos os compartimentos surgirão como subconjuntos diferenciados, com grande densidade de ligações e com poucas (ou nenhuma) interações unindo tais compartimentos (Fig. 1F). O gráfico de uma Análise de Correspondência mostra animais e plantas sobrepostos ou fortemente agrupados em grupos, os quais representam os compartimentos (Fig. 1J). Neste caso, espécies que apresentam interações com outros compartimentos serão deslocadas para posições intermediárias (Lewinsohn *et al.* 2006).

Compartimentos foram buscados, aparentemente

sem sucesso, em redes tróficas completas; por isto, sua ocorrência foi até postulada como improvável, exceto em redes que abrangem habitats muito diferentes, por exemplo, terrestres e aquáticos (Pimm *et al.* 1991). Embora Raffaelli & Hall (1992) tenham encontrado evidência de compartimentação em algumas redes, houve reduzido interesse neste tema até pouco tempo, com exceção de alguns estudos de comunidades mutualísticas (Fonseca & Ganade 1996, Dicks *et al.* 2002). Mais recentemente, indícios de compartimentação foram encontrados por meio de re-análises de diversas redes tróficas (Krause *et al.* 2003) ou por meio de novos procedimentos analíticos aplicados a comunidades interativas de plantas e seus insetos herbívoros (Prado & Lewinsohn 2004). Procedimentos para detectar compartimentos em comunidades interativas não estão ainda consolidados e, de modo geral, os métodos propostos dependem de um critério arbitrário em algum ponto da análise (ver Raffaelli & Hall 1992, Leibold & Mikkelsen 2002). Essa é uma área com enorme potencial e ainda pouco explorada.

Em comunidades interativas, a amplitude de hospedeiros e a fauna associada às plantas podem variar em tamanho e, portanto, abranger espécies generalistas ou especialistas. Entretanto, qualquer estrutura compartimentada deve decorrer de restrições, seja no uso de plantas hospedeiras por uma dada fauna, seja na composição da fauna associada a um dado conjunto de plantas. Conseqüentemente, a maioria, ou mesmo a totalidade, das espécies deve apresentar algum grau de especialização.

ANINHAMENTO EM COMUNIDADES

Uma estrutura aninhada é aquela em que, uma vez que as linhas e colunas de uma matriz de interações sejam ordenadas por totais decrescentes de número de interações, se nota uma progressão de subconjuntos inclusivos (Fig. 1C) (Atmar & Patterson 1993, Bascompte *et al.* 2003). Isto quer dizer que todos os elencos de espécies associados estão contidos em elencos maiores e, portanto, sob a perspectiva ecológica, as espécies animais especialistas associam-se preferencialmente àquelas plantas que interagem com o maior número de espécies. Do mesmo modo, as espécies de plantas com poucas interações relacionam-se mais fortemente com animais mais generalistas (ver

Fig. 1C).

Em um grafo bipartido, estruturas aninhadas são visualizadas como conjuntos de ligações cujas densidades diminuem progressivamente em cada lado (Fig. 1G). Estas seqüências, porém, não têm de ser simétricas com relação ao número de espécies ou ao número de interações.

A ordenação por meio de Análise de Correspondência revela dois arcos que deslizam um sobre o outro; em seus extremos, aparecem agrupadas as espécies com poucas interações – pequena amplitude de hospedeiros ou fauna associada – sem, no entanto, se sobrepor totalmente a seus parceiros de interação (Fig. 1K; animais, H-O; plantas, 8-15). A ordem das espécies nestes arcos corresponde à seqüência da matriz de interações, em ordem decrescente de associações por espécie (Leibold & Mikkelsen 2002).

Estruturas aninhadas têm sido freqüentemente detectadas em conjuntos de ilhas oceânicas ou ecológicas, assim como em unidades de habitat em paisagens fragmentadas (Atmar & Patterson 1993, Wright *et al.* 1998). Mais recentemente, um grande número de comunidades mutualísticas revelou uma estrutura significativamente aninhada (Bascompte *et al.* 2003). Muito esforço tem sido empregado no desenvolvimento e comparação de diversas medidas de aninhamento, especialmente na escolha de um processo de aleatorização que proporcione modelos nulos apropriados que permitam confrontar os dados empíricos ou observacionais (Wright & Reeves 1992, Atmar & Patterson 1993, Cook & Quinn 1998, Bascompte *et al.* 2003, Vázquez & Aizen 2003).

ESTRUTURAS COMBINADAS

Já mencionamos acima o *continuum* entre um gradiente estrito (Fig. 1A) e uma matriz totalmente compartimentada (Fig. 1B). Na medida em que o gradiente começar a exibir blocos reconhecíveis, os compartimentos tornar-se-ão gradualmente mais distintos e, portanto, qualquer nível intermediário entre os padrões apresentados na Fig. 1A e 1B poderá ocorrer. Não é difícil conceber estágios intermediários nos diferentes tipos de representação que usamos: nas matrizes de interação ou nos grafos bipartidos, associações (ligações) unem os compartimentos; no gráfico de ordenação por Análise de Correspondência,

os compartimentos não são mais representados por agrupamentos de pontos distintos, mas vão se tornando mais difusos e mais próximos, à medida que as espécies se dispersam.

Além destes modelos intermediários, há apenas um modelo estritamente combinado (ver Fig. 1D, 1H, 1L): um modelo compartimentado em que as espécies no interior de cada bloco estão aninhadas, criando, assim, compartimentos internamente aninhados (Lewinsohn *et al.* 2006). O modelo oposto, uma estrutura compartimentada dentro de um modelo aninhado, é impraticável. Em nosso exemplo ideal, tanto a matriz de interações (Fig. 1D) quanto o grafo bipartido (Fig. 1H) mostram uma combinação bem evidente de estruturas compartimentadas e aninhadas. O gráfico de ordenação (Fig. 1L), em contrapartida, merece mais atenção. Na verdade, o plano dos eixos 1 e 2, não mostrado aqui, revela apenas a estrutura agrupada devido aos compartimentos, idêntica à Fig. 1J (exceto pelo número de compartimentos). Porém, em outras dimensões — ou seja, nos eixos de ordenação seguintes — revelam-se claramente as subestruturas aninhadas como séries invertidas de espécies em diferentes ângulos para cada compartimento (Fig. 1L).

Este modelo combinado foi proposto pela primeira vez por Lewinsohn *et al.* (2006) e é potencialmente de grande importância em comunidades reais. Processos que geram uma estrutura aninhada – por exemplo, se animais associam-se preferencialmente às plantas segundo sua abundância e se animais abundantes tendem a ter uma maior amplitude de hospedeiros – irão operar dentro de limitações impostas por restrições morfológicas, funcionais ou filogenéticas. Ora, se isto ocorre, a maioria das espécies (não necessariamente todas) estabelecerá associações dentro de um determinado compartimento e, no interior deste compartimento, sua amplitude de plantas hospedeiras ou a fauna associada às plantas será condicionada por fatores mais proximais. Para ilustrações sobre aplicação dessa abordagem no estudo de padrões em comunidades reais veja os exemplos empíricos apresentados e discutidos por Lewinsohn *et al.* (2006).

PROTÓCOLOS MAIS COMPLETOS PARA DETECTAR PADRÕES

Diversos padrões têm sido reconhecidos em comunidades interativas de animais e plantas, em parte porque os pesquisadores os retratam por meio de representações muito distintas. A Fig. 1 é um glossário visual útil para o reconhecimento das equivalências entre os três modos usuais de representação (matrizes de interação, redes bipartidas e gráficos de ordenação). Nós não sugerimos a adoção exclusiva de nenhuma dessas representações, pois são diferentes maneiras de simplificar uma mesma realidade muito complexa. Acreditamos que todas são ferramentas exploratórias e analíticas alternativas e, supostamente, complementares.

Os procedimentos estatísticos geralmente empregados no ajuste de cada um dos padrões da Fig. 1 aos dados são desenhados para detectar um único tipo de estrutura e seus resultados não permitem inferência sobre a presença ou ausência de outros padrões na mesma comunidade. A compartimentação, o aninhamento e os gradientes são hipóteses de trabalho comuns em várias áreas da ecologia, mas raramente são tratadas em uma mesma investigação como alternativas. Assim como em outras áreas da ecologia, a maior dificuldade normalmente não está em revelar um ajuste aceitável de um modelo particular a um conjunto de dados, mas em descartar modelos alternativos ao mesmo tempo (Lewinsohn *et al.* 2006). No caso dos padrões aqui discutidos, muito pouco foi feito nesse sentido.

Assim sendo, ao invés de inspecionar toda a comunidade observada quanto a seu ajuste a um determinado padrão, deveríamos submetê-la a um exame detalhado a fim de detectar o quanto, e como, ela concorda com cada tipo de padrão. Esta idéia já havia sido proposta por Poulin & Guégan (2000) para infracomunidades de parasitas de peixes e por Leibold & Mikkelsen (2002) para a ocorrência de espécies em diferentes localidades ou áreas geográficas. Uma grande variedade de modelos nulos pode então ser empregada para esclarecer os processos que geram tais padrões. Mesmo quando as comunidades se ajustam a apenas um tipo de padrão, parte delas pode mostrar uma subestrutura diferente. A série mais elucidativa de análises feitas até hoje em comunidades interativas de animais e plantas provou que, como esperado, padrões

aninhados são comuns em associações mutualísticas entre plantas e seus polinizadores ou dispersores de frutos e sementes (Bascompte *et al.* 2003). As análises naquele momento foram executadas para testar apenas o aninhamento ou a distribuição de conexões (Jordano *et al.* 2003) havendo, portanto, espaço para novas análises mais abrangentes (Jordano *et al.* 2006).

Por isso, os procedimentos estatísticos e analíticos empregados na busca dos padrões de interação precisam ser reconsiderados, a começar pela proposição da gama de padrões básicos como hipóteses alternativas, seguindo-se do desenvolvimento de um instrumental analítico que permita sua comparação e seleção. Enquanto isso, reforçamos a recomendação de Lewinsohn *et al.* (2006): são necessários testes paralelos para ajuste a padrões aninhados [por meio do teste proposto por Atmar & Patterson (1993) ou suas subseqüentes modificações; cf. Guimarães & Guimarães (2006)], compartimentados e em gradientes (usando Análise de Correspondência para reordenar ambos os conjuntos de espécies, seguido de procedimentos de aleatorização para testar a existência de compartimentos). Caso o aninhamento seja o único padrão significativo, então testes posteriores não se fazem necessários, já que não permitem a compartimentação de submatrizes. A recíproca não é verdadeira, pois uma matriz compartimentada pode ainda ocultar estruturas aninhadas em todos ou alguns de seus blocos. Isto pode ser verificado testando-se cada compartimento separadamente (ver Lewinsohn *et al.* 2006).

Uma questão conceitual importante, que emerge caso tenhamos identificado um padrão compartimentado de interações, é se uma comunidade compartimentada deveria ser considerada uma entidade única, visto que, estritamente falando, um agrupamento de espécies que contenha conjuntos desconexos não se encaixa propriamente na definição formal de uma rede trófica ou de interações. Contudo há diversas razões para que tais comunidades sejam analisadas como entidades únicas (Lewinsohn *et al.* 2006): primeiro, a menos que alguém tenha escolhido uma delimitação absurda do sistema de estudo, todos os animais e plantas são, a princípio, capazes de estabelecer uma amplitude razoável (senão universal!) de interações; os compartimentos, portanto, são resultados empíricos antes que uma simples característica pré-estabelecida

e da qual se tenha conhecimento prévio. Segundo, em diversas situações, interações não registradas em uma determinada localidade foram observadas em outros locais, provando que elas são factíveis (ver Prado & Lewinsohn 2004, Lewinsohn *et al.* 2006). Aliás, a mesma lógica subentende o conceito de nicho vago, proposto a partir de estudos comparativos de insetos herbívoros da samambaia-do-campo (*Pteridium aquilinum*) (Lawton *et al.* 1993). Pelas razões acima apresentadas, fica claro que descartar comunidades compartimentadas de análises posteriores eliminaria alguns dos mais interessantes sistemas ecológicos que conhecemos. Observe ainda que compartimentos em comunidades reais são freqüentemente unidos por poucas – embora estruturalmente importantes – interações, ao invés de se encontrarem totalmente isolados. Estudos recentes indicam que interações fracas podem ter função crítica para a estabilidade de comunidades (ver, por exemplo, McCann *et al.* 1998 e Bascompte *et al.* 2006).

Neste trabalho, tratamos apenas da análise de comunidades interativas do ponto de vista qualitativo, i.e., com dados binários. Porém, análises exploratórias em conjuntos de dados quantitativos mostram que os padrões são reforçados e as inferências estatísticas e conseqüências biológicas podem mudar quando as interações são ponderadas conforme sua intensidade ou sua freqüência na comunidade. Recentemente, Bascompte *et al.* (2006) examinaram os efeitos de assimetrias de interação em redes de interação quantitativas, por meio de simulação. Aqui, assimetria significa diferença de intensidade de interação entre as espécies de cada lado da rede bipartida; ou seja, uma interação forte para uma planta é fraca para o animal, ou vice-versa. O modelo dinâmico usado pelos autores demonstrou que a assimetria de intensidade de interações aumenta a coexistência a longo prazo. Isto fornece uma explicação potencial para a estabilidade de comunidades com alta diversidade de espécies, amplamente interligadas entre si, como é o caso de muitas comunidades tropicais.

DOIS EXEMPLOS ILUSTRATIVOS

Para ilustrar o procedimento que estamos propondo apresentamos dois estudos reais. Em cada caso, a matriz de associações (tratada como matriz binária, mesmo

tendo dados quantitativos) foi arranjada por dois critérios. Primeiro, as linhas e colunas foram permutadas para maximizar o aninhamento seguindo o critério de Atmar & Patterson (1993), com uso do programa NESTCALC disponibilizado por estes autores. Assim, todas as interações são condensadas maximamente para o canto superior à esquerda da matriz. Em segundo lugar, realizamos uma Análise de Correspondência e reordenamos a matriz conforme a posição de cada espécie no primeiro eixo da ordenação produzida. Com isto, as interações observadas são adensadas, tanto quanto possível, na diagonal principal e possíveis compartimentos são tornados mais evidentes.

O primeiro estudo mostra uma comunidade interativa local de plantas e herbívoros em uma área de cerrado em Mogi Guaçu, São Paulo. Trata-se de insetos que se desenvolvem dentro de capítulos de Asteráceas. Sua associação com as plantas foi estudada amostrando todas as plantas desta família na área, durante vários períodos (para mais detalhes do estudo veja Almeida *et al.* 2006). O confronto dos dois arranjos da matriz de interações mostra que não há aninhamento significativo, pelos critérios de Atmar & Patterson (1993) (Fig. 2A). Por outro lado, quando rearranjada conforme a Análise de Correspondência, reconhecemos cinco compartimentos (Fig. 2B): três deles são pequenos, porém totalmente isolados (1 planta e 1 ou 2 insetos, reciprocamente exclusivos) e dois maiores, não totalmente isolados, porém claramente reconhecíveis. Nota-se que há um possível aninhamento das interações que compõem o compartimento maior, porém como seus contornos não foram definidos objetivamente, não chegamos a testar esta possibilidade. Desta forma, a análise sugere que, nesta comunidade, as interações herbívoro-planta se separam em subgrupos distintos de espécies de insetos e hospedeiras, com pouca ou nenhuma interação entre espécies destes grupos (para uma discussão mais extensa veja Prado & Lewinsohn 2004).

No segundo estudo, bastante conhecido, há uma rede de interações mutualísticas envolvendo plantas fanerógamas e aves frugívoras em uma área baixomontana em Monteverde, Costa Rica (Wheelwright *et al.* 1984). Seguimos o mesmo procedimento do caso anterior, mas o resultado é oposto. O aninhamento do conjunto de interações é bastante evidente (Fig. 3A) e

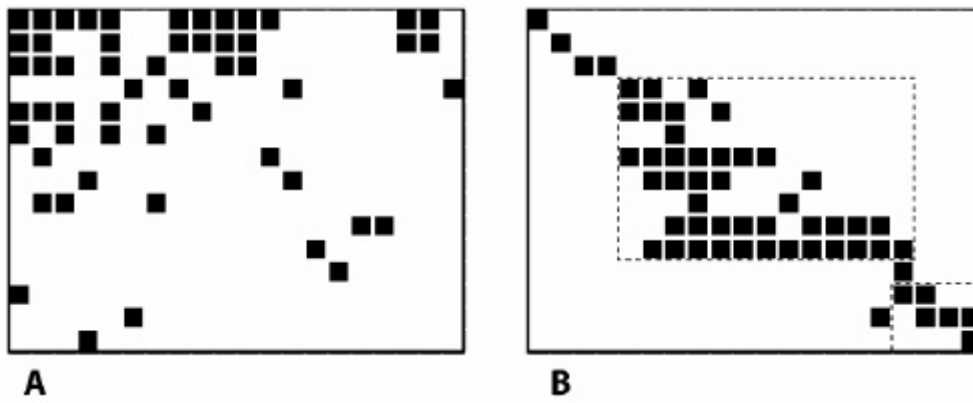


Figura 2. Interações de insetos herbívoros associados com plantas Asteráceas numa comunidade local em uma área de cerrado em Martinho Prado, Mogi Guaçu, São Paulo. A matriz contém 15 plantas (linhas) e 20 insetos (colunas). As convenções são como na Fig. 1. (A) As linhas e colunas foram permutadas para maximizar o aninhamento que, no entanto, não é significativo (Temperatura de Atmar e Patterson = 27,3°, $p = 0,14$). (B) As espécies foram rearranjadas conforme suas coordenadas no primeiro eixo de Análise de Correspondência. Notam-se três pequenos compartimentos, totalmente isolados, à esquerda em cima, e dois compartimentos maiores indicados por contorno tracejado, com algumas interações de transição entre elas. Para mais detalhes veja Almeida et al. (2006).

confirmado pela estatística de Atmar & Patterson (1993), cuja probabilidade de ser acasual é quase nula. No rearranjo alternativo (Fig. 3B) não se vêem compartimentos separados ou parcialmente disjuntos e, mesmo ordenando as espécies conforme o primeiro eixo da Análise de Correspondência, as interações observadas estão espalhadas, muitas bastante afastadas da diagonal principal. Portanto, esta comunidade mutualística segue a tendência geral verificada por Bascompte *et al.* (2003) que, aliás, incluiu este trabalho, mostrando um núcleo central de interações unindo espécies generalistas, animais e plantas, às quais se associam com outras espécies menos interativas que aquelas.

PROCESSOS SUBJACENTES À ESTRUTURA DE INTERAÇÕES

Não é uma tarefa fácil decifrar os processos evolutivos e ecológicos que sustentam padrões complexos em comunidades interativas muito ricas em espécies e com especificidade variável como, por exemplo, muitas redes mutualísticas (e.g., polinizador-planta, frugívoro-planta) e antagonísticas (e.g., planta-herbívoro, parasita-hospedeiro). Entretanto, análises recentes em redes complexas elucidaram, em parte, as várias maneiras pelas quais interações evolutivas são moldadas em comunidades muito ricas. As premissas de processos coevolutivos – simetria, força mútua e especificidade (Janzen 1980, Wheelwright & Orrians

1982) – não se verificam nessas comunidades e, além disto, sua estrutura não pode ser explicada nem por processos evolutivos biunívocos nem por processos de coevolução difusa (Memmott 1999, Bascompte *et al.* 2003, Jordano *et al.* 2003, Vázquez & Aizen 2003, Memmott *et al.* 2004, Thompson 2005, Olesen *et al.* 2006).

Além disso, os processos estruturadores provavelmente serão diferentes entre comunidades mutualísticas e antagonísticas e, conseqüentemente, os padrões estruturais também deveriam ser divergentes. Podemos esperar comunidades interativas fortemente compartimentadas caso haja uma forte pressão seletiva para a especificidade de interações, como no caso de interações parasita-hospedeiro (Poulin 1997, mas veja também Rohde *et al.* 1998) nas quais uma especificidade extrema mútua é comum. O mesmo ocorre em alguns mutualismos altamente coevoluídos (e.g., figueiras e vespas-do-figo, Jousselin *et al.* 2003). Assim, compartimentos em comunidades devem refletir divisões filogenéticas e uma alta estabilidade ou inércia histórica. Compartimentos funcionam como arenas coevolutivas parcialmente independentes, nas quais os processos ecológicos e evolutivos podem gerar outros padrões. A coevolução pode seguir em direção a uma maior fragmentação, estabelecendo novos compartimentos no interior daqueles existentes. De forma alternativa, compartimentos aninhados podem ser gerados por vórtices coevolutivos de interações mais especializadas (Thompson 2005).



Figura 3. Uma comunidade interativa de árvores com aves frugívoras, estudada em Monteverde, Costa Rica, com 169 plantas nas linhas, e 30 animais nas colunas (Wheelwright et al. 1984). (A) Arranjo para maximizar aninhamento, o qual é altamente significativo (Temperatura de Atmar e Patterson = 6,81°, $p \approx 0$). (B) Arranjo de espécies segundo o primeiro eixo da Análise de Correspondência. Muitas interações estão dispersas da diagonal principal, e não há indício de compartimentação.

Thompson (2005) conjectura que as interações de organismos mutualistas tenderiam a envolver o máximo de espécies de cujos serviços eles se beneficiariam. Se cada conjunto de espécies convergisse em seus atributos funcionais, um núcleo “duro” de plantas e animais fortemente associados seria estabelecido, e

outras espécies poderiam, com o tempo, ser incorporadas a este núcleo. Embora algumas associações hiper-especializadas possam se afastar desse núcleo, a maioria, senão todas, os especialistas irão se associar com generalistas centrais (i.e., pertencentes ao núcleo), reforçando a assimetria das conexões e o padrão aninhado encontrado em toda a rede de interações (Lewinsohn *et al.* 2006). Em contrapartida, em sistemas antagonísticos, os processos coevolutivos tenderiam a reforçar as restrições contra grandes generalistas devido ao surgimento e seleção de elencos de defesas diferenciados em linhagens distintas de hospedeiros ou presas. Deste modo, como apenas uma pequena proporção de herbívoros é realmente generalista, um limite superior será estabelecido como a maior fração de todos os herbívoros que estão associados a uma determinada planta e, então, os compartimentos deveriam ser mais comumente observados em tais redes.

Por outro lado, o aninhamento pode ser gerado por processos ecológicos em curta escala de tempo, como a “amostragem passiva” de cada espécie imposta por uma segunda (Connor & McCoy 1979). Embora a evolução possa delimitar o conjunto de interações que podem ocorrer, raramente todas se concretizam, pois dependem da frequência e previsibilidade dos contatos entre as espécies. Isso é essencialmente determinado pela abundância e distribuição dos indivíduos no tempo e no espaço. Diferenças quanto a esses atributos podem criar uma matriz de associação fortemente assimétrica, formada por espécies que se associam recorrentemente mesmo com as mais raras, contra outras que só se associam com as mais abundantes, o que gera o aninhamento. Desse cenário podemos prever duas consequências: (1) esses processos são mais prováveis dentro de compartimentos, que em geral delimitam o universo de interações potenciais; (2) em estudos conduzidos em diferentes áreas/locais ou períodos de tempo deveríamos esperar que a alternância de posição das espécies dentro de um conjunto aninhado fosse muito mais frequente do que a mudança de espécies de um compartimento a outro.

Esperamos que a abordagem para detecção de estruturas em comunidades interativas apresentada aqui abra caminho para a construção de hipóteses mais robustas, algumas das quais foram apresentadas acima. Entre investigações que se mostram necessárias,

destacamos a análise comparativa de redes mutualísticas e antagonísticas entre plantas e animais. Uma visão mais ampla deve contemplar hipóteses sobre como comunidades extremamente ricas em espécies são estruturadas e como testar tais hipóteses com conjuntos de dados já existentes. Para finalizar, propomos que a maioria das interações entre conjuntos de plantas e animais específicos pode ser entendida como ordenações das entidades interativas que as posicionam em um *continuum* bidimensional de padrões, que vão de gradientes indivisos, até a compartimentação e ao aninhamento. Tal *continuum* pode refletir dinâmicas coevolutivas que variam desde uma especialização sequencial – por meio dos vórtices coevolutivos dentro de comunidades ricas em espécies (Thompson 2005) – até mutualismos altamente diversificados que evoluem em torno de um núcleo de espécies em uma comunidade aninhada (Jordano *et al.* 2006).

Agradecimentos - Agradecemos aos organizadores do II Simpósio de Ecologia Teórica pelo convite para apresentar este trabalho. Agradecemos especialmente a Pedro Jordano, Jordi Bascompte e Jens Olesen, com os quais amadurecemos a formulação atual destas idéias. Umberto Kubota fez a arte final das figuras. T.M.L. recebe apoio da FAPESP (projetos 98/05085-2 e 04/15482-1) e CNPq (bolsa de produtividade 1D). R.D.L. é bolsista de doutorado do CNPq (processo 140267/2005-0) e aluno do programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Biologia, UNICAMP.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, A.M.; FONSECA, C.R.; PRADO, P.I.; ALMEIDA-NETO, M.; DINIZ, S.; KUBOTA, U.; BRAUN, M.R.; RAIMUNDO, R.L.G.; ANJOS, L.A.; MENDONÇA, T.G.; FUTADA, S.M. & LEWINSOHN, T.M. 2006. Assemblages of Endophagous Insects on Asteraceae in São Paulo Cerrados. *Neotropical Entomology*, 35(4): 458-468.
- ATMAR, W. & PATTERSON, B.D. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, 96: 373-382.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIAN, 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: 431-433.
- COHEN, J.E.; BRIAND, F. & NEWMAN, C.M. 1990. *Community food webs: Data and theory*. Springer, Verlag, Berlin, New York.
- CONNOR, E.F. & McCOY, E.D. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist*, 113: 791-833.
- COOK, R.R. & QUINN, J.F. 1998. An evaluation of randomization models for nested species subsets analysis. *Oecologia*, 113: 584-592.
- DIAMOND, J.M. 1975. Assembly of species communities. Pp 342-444. In: M.L. Cody & J.M. Diamond (eds.); *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Cambridge, Mass.
- DICKS, L.V.; CORBET, S.A. & PYWELL, R.F. 2002. Compartmentalization in plant-insect flower visitor webs. *Journal of Animal Ecology*, 71: 32-43.
- DUNNE, J.A.; WILLIAMS, R.J. & MARTINEZ, N.D. 2002. Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99: 12917-12922.
- FONSECA, C.R. & GANADE, G. 1996. Asymmetries; compartments and null interactions in an Amazonian ant-plant community. *Journal of Animal Ecology*, 65: 339-347.
- GOTELLI, N.J. & GRAVES, G.R. 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- GREENACRE, M.J. 1984. *Theory and applications of correspondence analysis*. Academic Press, London, Orlando, Florida.
- GUIMARÃES, P.R. & GUIMARÃES, P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software*, 21: 1512-1513.
- JANZEN, D.H. 1968. Host plants as islands in evolutionary and contemporary time. *American Naturalist*, 102: 592-595.
- JANZEN, D.H. 1980. When is it coevolution? *Evolution*, 34: 611-612
- JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J.M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6: 69-81.
- JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J.M. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. Pp 173-199. In: N.M. Waser & J. Ollerton (eds). *From specialization to generalization in plant-pollinator interactions*. University of Chicago Press, Chicago.
- JOUSSELIN, E.; RASPLUS, J.Y. & KJELLBERG, F. 2003. Convergence and coevolution in a mutualism: evidence from

- a molecular phylogeny of *Ficus*. *Evolution*, 57: 1255-1269.
- KRAUSE, A.E.; FRANK, K.A.; MASON, D.M.; ULANOWICZ, R.E. & TAYLOR, W.W. 2003. Compartments revealed in food-web structure. *Nature*, 426: 282-285.
- LAWTON, J.H.; LEWINSOHN, T.M. & COMPTON, S.G. 1993. Patterns of diversity for the insect herbivores on bracken. Pp 178-184. In: R.E. Ricklefs & D. Schluter (orgs.). *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press; Chicago.
- LEWINSOHN, T. M.; NOVOTNY, V.; & BASSET, Y. 2005. Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 597-620.
- LEWINSOHN, T.M.; PRADO, P.I.; JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. 2006. Structure in plant-animal interactions assemblages. *Oikos*, 113: 174-184.
- LEIBOLD, M. A. & MIKKELSON, G.M. 2002. Coherence, species turnover and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*, 97: 237-250.
- LOMOLINO, M.V. 1996. Investigating causality of nestedness of insular communities: Selective immigrations or extinctions? *Journal of Biogeography*, 23: 699-703.
- MCCANN, K.; HASTINGS, A. & HUXEL, G.R. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395: 794-798.
- MCCUNE, B.; GRACE, J.B. & URBAN, D.L. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software Design, Glenden Beach, Oregon.
- MEMMOTT, J. 1999. The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters*, 2: 276-280.
- MEMMOTT, J.; WASER N.M. & PRICE M.V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 271: 2605-2611.
- MOLDENKE, A.R. 1979. Host-plant coevolution and the diversity of bees in relation to the flora of North America. *Phytologia*, 43: 357-419.
- OLESEN, J.M.; BASCOMPTE, J.; DUPONT, Y.L. & JORDANO, P. 2006. The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of theoretical Biology*, 240: 270-276.
- PATTERSON, B.D. 1987. The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. *Conservation Biology*, 1: 323-334.
- PETANIDOU, T.; ELLIS, W.N.; MARGARIS, N.S. & VOKOU, D. 1995. Constraints on flowering phenology in a phryganic East Mediterranean shrub community. *American Journal of Botany*, 82: 607-620.
- PIELOU, E.C. 1972. Niche width and niche overlap: a method for measuring them. *Ecology*, 53: 687-692.
- PILLAR, V.P. 2004. Tipos funcionais e a detecção de padrões em comunidades ecossistemas. Pp 73-90. In: A.S. Coelho; R.D. Loyola & M.B.G. Souza (eds.), *Ecologia teórica: desafios para o aperfeiçoamento da ecologia no Brasil*. O Lutador, Belo Horizonte.
- PIMM, S.L. 2002. *Food webs*. University of Chicago Press, Chicago.
- PIMM, S.L.; LAWTON, J.H. & COHEN, J.E. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350: 669-674.
- POULIN, R. 1997. Species richness of parasite assemblages: Evolution and patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 341-358.
- POULIN, R. & GUÉGAN, J.F. 2000. Nestedness, anti-nestedness, and the relationship between prevalence and intensity in ectoparasite assemblages of marine fish: a spatial model of species coexistence. *International Journal for Parasitology*, 30: 1147-1152.
- PRADO, P.I. & LEWINSOHN, T.M. 2004. Compartments in insect-plant associations and their consequences for community structure. *Journal of Animal Ecology*, 73: 1168-1178.
- RAFFAELLI, D. & HALL, S.J. 1992. Compartments and predation in an estuarine food web. *Journal of Animal Ecology*, 61: 551-560.
- RIOS, R.I. 2004. A teoria do nicho ecológico: benefícios e malefícios. Pp 27-41. In: A.S. Coelho; R.D. Loyola & M.B.G. Souza (eds.), *Ecologia teórica: desafios para o aperfeiçoamento da ecologia no Brasil*. O Lutador, Belo Horizonte.
- ROHDE, K.; WORTHEN, W.B.; HEAP, M.; HUGUENY, B. & GUEGAN, J.F. 1998. Nestedness in assemblages of metazoan ecto- and endoparasites of marine fish. *International Journal of Parasitology*, 28: 543-549.
- STROGATZ, S.H. 2001. Exploring complex networks. *Nature*, 410(6825): 268-276.
- STRONG, D.R.; LAWTON, J.H. & SOUTHWOOD, T.R.E. 1984. *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Blackwell, Oxford.
- TER BRAAK, C.J.F. 1995. Ordination. Pp 91-173. In: R.H.G. Jongman; C.J.F. ter Braak & O.F.R. van Tongeren; (eds.), *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- THOMPSON, J.N. 2005. *The geographic mosaic of coevolution*. University of Chicago Press, Chicago.

- VALLADARES, G.R.; SALVO, A. & GODFRAY, H.C.J. 2001. Quantitative food webs of dipteran leafminers and their parasitoids in Argentina. *Ecological Research*, 16: 925-939.
- VÁZQUEZ, D.P. & AIZEN, M.A. 2003. Null model analyses of specialization in plant-pollinator interactions. *Ecology*, 84: 2493-2501.
- WASER, N.M. & REAL, L.A. 1979. Effective mutualism between sequentially flowering plant-species. *Nature*, 281: 670-672.
- WEIHER, E. & KEDDY P.,A. 1999. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge.
- WESTRICH, P. 1990. *Die Wildbienen Baden-Württembergs*. E. Ulmer, Stuttgart.
- WHEELWRIGHT, N.T. & ORIAN, G.H. 1982. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal; problems of terminology; and constraints on coevolution. *American Naturalist*, 119: 402-413
- WHEELWRIGHT, N.T.; HABER, W.A.; MURRAY, K.G. & GUINDON, C. 1984. Tropical fruit-eating birds and their food plants: a survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica*, 16: 173-192.
- WRIGHT, D.H. & REEVES, J.H. 1992. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia*, 92: 416-428.
- WRIGHT, D.H.; PATTERSON, B.D.; MIKKELSON, G.M.; CUTLER, A. & ATMAR, W. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*, 113: 1-20.