



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Dissertação

**A REDE DE MARCAÇÃO E RECAPTURA:
O CASO DE BORBOLETAS DO GÊNERO *HELICONIUS*.**

Natal – RN
2010

A REDE DE MARCAÇÃO E RECAPTURA:
O CASO DE BORBOLETAS DO GÊNERO *HELICONIUS*.

Maria do Socorro Mariano da Cunha

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal do Rio Grande do Norte, como parte dos requisitos necessários para obtenção do grau de Mestre.

Orientador: Dr. Gilberto Corso

Co-orientador: Dr. Márcio Zikán Cardoso

NATAL/RN

2010

Catálogo da Publicação na Fonte. UFRN / Biblioteca Setorial do Centro de
Biotecnologia

Cunha, Maria do Socorro Mariano da.

A rede de marcação e recaptura: o caso de borboletas do gênero
Heliconius / Maria do Socorro Mariano da Cunha. – Natal, RN, 2010.

46 f. : Il.

Orientador: Prof. Dr. Gilberto Corso.

Co-orientador: Prof. Dr. Márcio Zikán Cardoso.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Rio Grande do
Norte. Centro de Biotecnologia. Programa de Pós-Graduação em Ciências
Biológicas.

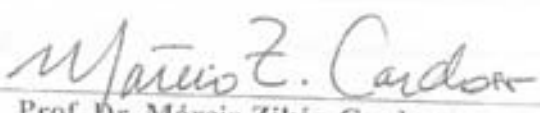
1. Borboletas – Dissertação. 2. Estrutura populacional – Dissertação.
3. Ecologia espacial – Dissertação. I. Corso, Gilberto. II. Cardoso, Márcio
Zikán. III. Universidade Federal do Rio Grande do Norte IV. Título.

RN/UF/BSE-CB

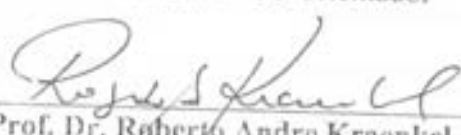
CDU 595.78



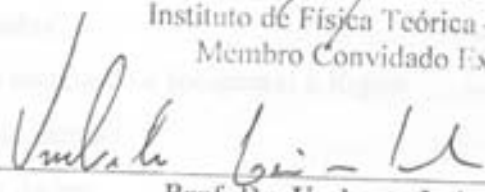
Prof. Dr. Gilberto Corso
Depto. de Biofísica - UFRN
Presidente - Orientador



Prof. Dr. Márcio Zikán Cardoso
Depto. de Ecologia, Botânica e Zoologia - UFRN
Vice-Presidente - Co-Orientador



Prof. Dr. Roberto Andre Kraenkel
Instituto de Física Teórica - UNESP
Membro Convidado Externo



Prof. Dr. Umberto Laino Fulco
Depto. de Biofísica - UFRN
Membro Convidado Interno

Maria do Socorro Mariano da Cunha
Maria do Socorro Mariano da Cunha

Louise da Mata Oliveira Prado
Louise da Mata Oliveira Prado
Secretária do PPgCB

Visto,



Valter Ferreira de Andrade Neto
Coordenador do Programa de Pós-Graduação
em Ciências Biológicas / UFRN

SUMÁRIO

Introdução	01
Tipos de redes	04
Classificação das redes	06
Propriedades das redes	11
Glossário de termos	15
Redes no mundo real	17
Objetivos	28
Objetivo geral	28
Objetivos específicos	28
Material e métodos	28
Redes de marcação e recaptura: a lógica	28
Sistema de estudo	29
Coleta de dados	31
Análise da rede	33
Resultados	34
Contexto espacial da rede de marcação e recaptura	34
Medidas de rede	34
Legenda de tabelas	38
Discussão	40
Referências	43

Agradecimentos

- Ao meu orientador Prof. Dr. Gilberto Corso, por aceitar dar continuidade ao meu trabalho e por ter sido um excelente orientador.
- Ao meu co-orientador Prof. Dr. Márcio Zikán Cardoso, por aceitar auxiliar meu orientador neste trabalho e por sua imensa colaboração.
- Ao Professor Dr. Umberto Laino Fulco, por sua importantíssima participação e colaboração.
- Ao Prof. Dr. Roberto André Kraenkel, por sua valiosa colaboração e participação.
- Ao meu antigo orientador Prof. Dr. Iuri Goulart Basea. Apesar de eu não ter me identificado com sua linha de pesquisa, sua participação foi fundamental para o meu curso.
- Aos professores Maurício Sales, Sathyabama Chellappa e Valter Ferreira, por me apoiarem quando necessário, como coordenadores.
- Às funcionárias da secretaria do PPGCB, Louise de Mata e Juliana, sempre prestativas e simpáticas.
- Aos meus colegas de jornada, que sempre estiveram dispostos a me auxiliar, em especial, Aderaldo e Cláudia (do trabalho atual); Eduardo Fazolino e Bianca Denise (do trabalho anterior).
- Aos meus familiares, especialmente meus adorados pais e irmãos, por fazerem parte da minha vida e por me apoiarem sempre e minhas lindas sobrinhas, por existirem e alegrarem a minha vida.
- Ao meu namorado, Aldo Florêncio, por me apoiar todo esse tempo, incansavelmente.
- Aos meus amigos queridos, por estarem presentes em minha vida e estarem sempre dispostos a colaborar de alguma forma.
- À Natureza.

Resumo – (A rede de marcação e recaptura: O caso de borboletas do gênero *Heliconius*). O ritmo atual de destruição dos habitats, especialmente em paisagens tropicais, tem aumentado a necessidade de se ter algum conhecimento sobre fragmentos e distância entre fragmentos como requisito mínimo para a conservação das espécies em remanescentes de florestas. Os estudos de marcação e recaptura têm sido fundamentais no fornecimento de parâmetros para modelos funcionais. Devido à sua popularidade, facilidade de manipulação e bem conhecida biologia, as borboletas tornaram-se modelos nos estudos da estrutura espacial. No entanto, a maioria dos estudos sobre o movimento de borboletas se concentraram em espécies de clima temperado que vivem em ambientes abertos, onde fragmentos florestais formam obstáculos para os movimentos. O presente trabalho teve como objetivo visualizar e reavaliar os dados de marcação e recaptura como uma rede em duas espécies de borboleta (*Heliconius erato* e *Heliconius melpomene*). Um trabalho de marcação e recaptura das espécies foi realizado em uma reserva de mata Atlântica localizada a cerca de 20 km da cidade de Natal (RN), durante um período de três anos, nos meses mais secos e chuvosos do ano, com três visitas semanais. As capturas foram comuns nas duas partes da estrada de terra, com coleta mínima na trilha de floresta e a dispersão espacial das capturas também foi semelhante nas duas espécies. Porém, as distâncias entre as recapturas parecem ser maiores para *H. melpomene* que para *H. erato*. Além disso, a rede *erato* é mais desligada, sugerindo que esta espécie precisa viajar caminhos mais curtos. Em relação às medidas de rede, ambas as espécies têm número similar de conexões (N) e vértices não considerando os pesos (L). No entanto, *melpomene* tem uma rede com ligações que pesou 50% mais que *erato*. Essas medidas sugerem que *erato* tem uma rede mais compartimentada e de dispersão mais restrita do que *melpomene*. Assim, *erato* tem um número maior de componentes desconectados, n_c , na rede, e um menor diâmetro de rede. A distribuição de frequência de conectividade de rede para ambas as espécies foi mais bem explicada pela lei de potência do que pela distribuição de Poisson, mostrando que a lei de potência prevê um ajuste melhor que o de Poisson para ambas as espécies. Além disto, a lei de potência de *erato* é bem melhor ajustada do que a de *melpomene*, que deve estar ligado aos pequenos movimentos que *erato* faz na rede.

Palavras-chave: *Heliconius*, estrutura populacional, ecologia espacial, conectividade e paisagens.

Abstract – (The Mark and Recapture Network: a *Heliconius* case study). The current pace of habitat destruction, especially in tropical landscapes, has increased the need for understanding minimum patch requirements and patch distance as tools for conserving species in forest remnants. Mark recapture and tagging studies have been instrumental in providing parameters for functional models. Because of their popularity, ease of manipulation and well known biology, butterflies have become model in studies of spatial structure. Yet, most studies on butterflies' movement have focused on temperate species that live in open habitats, in which forest patches are barrier to movement. This study aimed to view and review data from mark-recapture as a network in two species of butterfly (*Heliconius erato* and *Heliconius melpomene*). A work of marking and recapture of the species was carried out in an Atlantic forest reserve located about 20 km from the city of Natal (RN). Mark recapture studies were conducted in 3 weekly visits during January-February and July-August in 2007 and 2008. Captures were more common in two sections of the dirt road, with minimal collection in the forest trail. The spatial spread of captures was similar in the two species. Yet, distances between recaptures seem to be greater for *Heliconius erato* than for *Heliconius melpomene*. In addition, the *erato* network is more disconnected, suggesting that this specie has shorter traveling patches. Moving on to the network, both species have similar number of links (N) and unweighed vertices (L). However, *melpomene* has a weighed network 50% more connections than *erato*. These network metrics suggest that *erato* has more compartmentalized network and restricted movement than *melpomene*. Thus, *erato* has a larger number of disconnected components, n_c , in the network, and a smaller network diameter. The frequency distribution of network connectivity for both species was better explained by a Power-law than by a random, Poisson distribution, showing that the Power-law provides a better fit than the Poisson for both species. Moreover, the Power-law *erato* is much better adjusted than in *melpomene*, which should be linked to the small movements that *erato* makes in the network.

Keywords: *Heliconius*, population structure, spatial ecology, connectivity and landscapes.

1. INTRODUÇÃO

O papel do espaço na estrutura populacional é amplamente reconhecido e tem sido objeto de intensa investigação na última década. Um dos objetivos da ecologia espacial é entender como fenômenos individuais, tais como o movimento, são influenciados pelo espaço e relacioná-los com os parâmetros de população. Em menor escala, o uso individual do espaço pelas borboletas e outros organismos móveis é limitado e influenciado pela distribuição de recursos e outras características do habitat. Estudos de marcação têm sido muito úteis para descrever e analisar o movimento individual em escalas muito diferentes. No entanto, uma compreensão aprofundada da forma como os organismos se movimentam no ambiente ainda é vaga, apesar dos progressos feitos neste domínio recentemente. Infelizmente, informações mais detalhadas sobre movimento de insetos ainda são escassas. O ritmo atual de destruição dos habitats, especialmente em paisagens tropicais, tem aumentado a necessidade de se ter algum conhecimento sobre fragmentos e distância entre fragmentos como requisito mínimo para a conservação das espécies em remanescentes de florestas. Os estudos de marcação e recaptura têm sido fundamentais no fornecimento de parâmetros para modelos funcionais.

Devido à sua popularidade, facilidade de manipulação e bem conhecida biologia, as borboletas tornaram-se modelos de estudos da estrutura espacial. No entanto, a maioria dos estudos sobre o movimento de borboletas se concentraram em espécies de clima temperado que vivem em ambientes abertos, onde fragmentos florestais formam obstáculos para o seu movimento. Em habitats tropicais, como as florestas tropicais, por outro lado, a maior parte da fauna de borboletas está localizada na floresta ou ao seu redor. As florestas primárias e secundárias frequentemente abrigam uma fauna significativa de borboletas. Como consequência, seguir os movimentos de borboleta dentro da floresta, ou entre áreas de floresta é logisticamente difícil. Recentes trabalhos sugerem que pequenos monitores incorporados aos insetos com radar poderiam ser uma solução para estas questões, mas o custo ainda não é acessível. Como método substituto, o método de marcação e recaptura nos permite reunir conhecimentos sobre a dinâmica de insetos tropicais e temos usado intensivamente experimentos de marcação e recaptura a fim de melhor descrever o movimento das borboletas dentro da Mata

Atlântica do Brasil. Aqui, nós exploramos os experimentos de marcação e recaptura tradicional, aplicando a teoria de rede para verificar se essa abordagem pode nos ajudar a identificar a estrutura de base espacial em populações de nosso estudo. Como temas, nós usamos duas espécies bem conhecidas de borboletas, *Heliconius erato* e *Heliconius melpomene*. Fomos motivados pela possibilidade de que esta abordagem ajudaria a proporcionar uma compreensão heurística sobre a biologia de populações de borboletas tropicais.

Dentre os lepidópteros, a família Nymphalidae talvez seja a mais diversificada em hábitos e morfologia, tanto de adultos como de imaturos, e forma de 25 a 29% das espécies de borboletas em comunidades neotropicais (De Vries, 1987 apud Brown & Freitas, 2004). Dentre suas subfamílias, Heliconiinae é uma das mais estudadas, cujos adultos formam, juntamente com os Ithomiinae, os principais modelos de anéis miméticos neotropicais (Brown, 1981). Possuem, ainda, a característica de serem impalatáveis aos predadores, anunciando, aparentemente, este fato com coloração de advertência (Turner, 1977), o que é demonstrado pelo padrão de coloração conspícuo de *Heliconius erato* e pela espécie que a co-mimetiza, *Heliconius melpomene*, as quais estabelecem uma relação de mimetismo Mülleriano (Mc Millan et al., 1997).

Além de serem animais notáveis pela beleza e elegância, as borboletas diurnas são muito importantes como bioindicadores. São fáceis de serem monitoradas nas suas diferentes e bem definidas fases vitais. As borboletas são muito sensíveis às mudanças negativas em qualquer dos fatores ambientais dos quais dependam. Alimentam-se de plantas específicas e uma abundância de borboletas de diferentes espécies em uma área ou região indica existir grande diversidade de plantas neste ecossistema. Uma brusca mudança ambiental afeta quase que de imediato esses animais e o desenvolvimento regular de toda uma população de borboletas, ao longo dos anos, indica que o meio ambiente está funcionando regularmente nesse período.

Neste trabalho, foram aplicadas as teorias das redes complexas a um problema clássico da ecologia experimental que é a técnica de marcação e recaptura, com o objetivo de visualizar e reavaliar estes dados como uma rede, abrindo uma nova perspectiva para um velho problema. Redes ou grafos constituem um ramo tradicional da matemática que tem recebido recentemente um novo impulso pela comunidade dos

físicos. De fato, criar um experimento de marcação e recaptura usando uma rede trás novos instrumentos para caracterizar o problema: distância, diâmetro, aglomeração e conectividade. Além disso, uma análise de redes permite-nos categorizar os dados experimentais de acordo com a classificação de redes. A forma mais simples de classificar estes objetivos é a seguinte: redes regulares, aleatórias e de livre escala. A rede aleatória é especialmente importante para a ecologia porque pode ser usada para construir modelos nulos.

A área científica de grande crescimento nos últimos anos tem sido o estudo de redes de entidades interagindo dentro de uma população, incluindo as espécies em teias alimentares, a transmissão de infecções entre humanos ou outros animais, a interação das proteínas nas células, interações das células nos organismos (redes neuronais, por exemplo), a Internet e a World Wide Web.

As redes são basicamente descritas como conjuntos de itens conectados entre si e são observadas em inúmeras situações, desde o nível subatômico até as mais complicadas estruturas sociais ou materiais concebidas pela humanidade. Em grande parte das vezes, verifica-se que o estudo dos elementos que compõe a rede é insuficiente para explicar o seu comportamento observável. A importância do estudo das redes vem da sua identificação nas mais diversas situações, como em sistemas químicos, orgânicos e sociais (Newman, 2003).

Estruturas complexas em forma de rede descrevem uma grande variedade de sistemas de grande importância tecnológica e intelectual. Por exemplo, a célula é mais bem descrita como uma rede complexa de substâncias químicas ligadas por reações químicas; a Internet é uma rede complexa de roteadores e computadores ligados por várias ligações físicas ou sem fios; modismos e idéias de propagação na rede social, cujos vértices são os seres humanos e cujas arestas representam diversas relações sociais; a World Wide Web é uma enorme rede virtual de páginas da Web conectadas por Hiperlinks (Albert & Barabási).

Grafos são definidos matematicamente como estruturas compostas por conjunto de vértices também chamados de nós e por um conjunto de pares destes vértices, chamados arestas (fig. 1). Os vértices são os objetos da rede, que podem ser proteínas,

células, pessoas, animais, empresas, etc. As arestas são as interações que ocorrem entre esses objetos, que podem ser de amizades, casamentos, relações comerciais entre empresas, transmissão de doenças, contatos sexuais, etc.

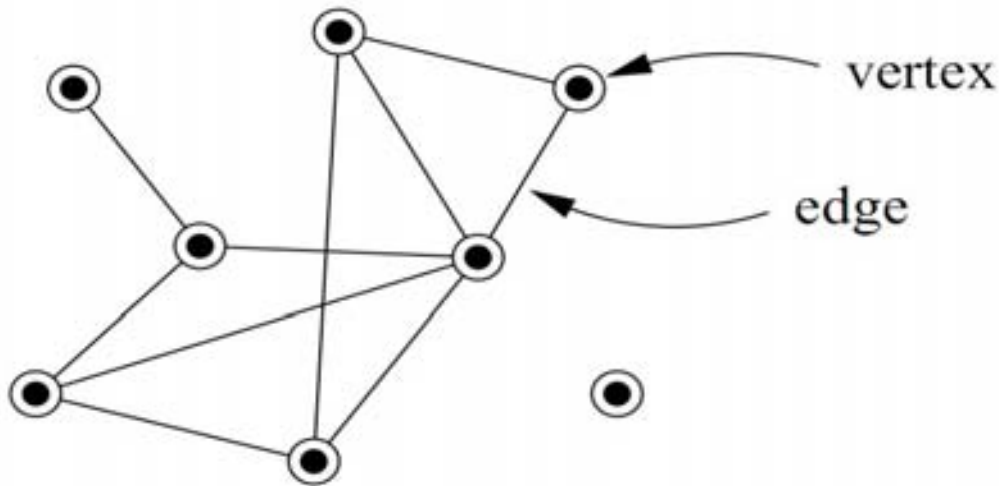


Figura 1 - Um pequeno exemplo de rede com 8 vértices – representados graficamente por pontos e 10 arestas – representadas graficamente por linhas.

Tipos de redes

Um conjunto de vértices unidos por arestas é apenas o mais simples tipo de rede. No entanto, há muitas maneiras nas quais as redes podem ser mais complexas do que isso (fig. 2). Por exemplo, pode haver mais de um tipo de vértice em uma rede, ou mais de um tipo de aresta. Além disso, vértices ou arestas podem ter uma variedade de propriedades, numéricas ou não, a eles associados. Tomando o exemplo de uma rede social de pessoas, os vértices podem representar homens ou mulheres, pessoas de diferentes nacionalidades, localidades, idades, rendas, entre outras coisas. As arestas podem representar amizade, mas também podem representar animosidade, ou um conhecimento profissional, ou uma proximidade geográfica. Elas podem ser densas, o que representa, digamos, o quanto duas pessoas se conhecem. Elas também podem ser direcionadas, pontuando para uma única direção. Grafos compostos de arestas direcionadas são eles próprios chamados gráficos ou, por vezes, dígrafos. Os grafos direcionados podem ser cíclicos, o que significa que contêm circuitos fechados de arestas – também chamados laços (loops), quando o vértice se conecta com ele mesmo;

ou acíclicos, o que significa que eles não o fazem. Algumas redes, como a cadeia alimentar, são aproximadamente, mas não perfeitamente acíclicas.

Uma rede pode ter hiper-arestas, que conectam mais de dois vértices. As redes que contêm tais arestas são chamadas hiper-grafos. Hiper-arestas poderiam ser usadas para indicar laços de família numa rede social, por exemplo – n-indivíduos conectados a cada outro, em virtude de pertencerem à mesma família, poderiam ser representadas por n-arestas, conectando-os. Os grafos também podem ser naturalmente partidos de várias maneiras. Os grafos bipartidos são aqueles que contêm vértices de dois tipos diferentes, com arestas seguindo apenas entre tipos diferentes. Então chamadas redes de associação, onde as pessoas são conectadas por conjuntos de membros comuns de grupos, desta forma, os dois tipos de vértices representam as pessoas e os grupos. Os grafos também podem evoluir ao longo do tempo, com vértices ou arestas aparecendo ou desaparecendo, ou valores definidos sobre os vértices e arestas mudando.

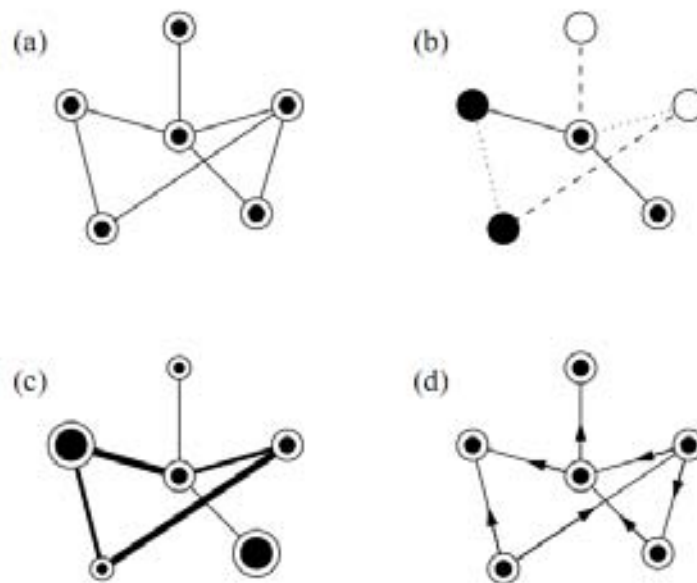


Figura 2 - Exemplos de vários tipos de redes: (a) uma rede unidirecional com apenas um único tipo de vértice e um único tipo de aresta; (b) uma rede com tipos diferentes de vértices e arestas; (c) uma rede com vértices variados e arestas densas; (d) uma rede direcionada, na qual cada aresta tem uma direção.

Classificação das redes

Redes aleatórias

Rede que possui um número fixo de vértices (N), onde cada par de vértices pode se conectar (ou não) a qualquer outro vértice da rede, com probabilidade p .

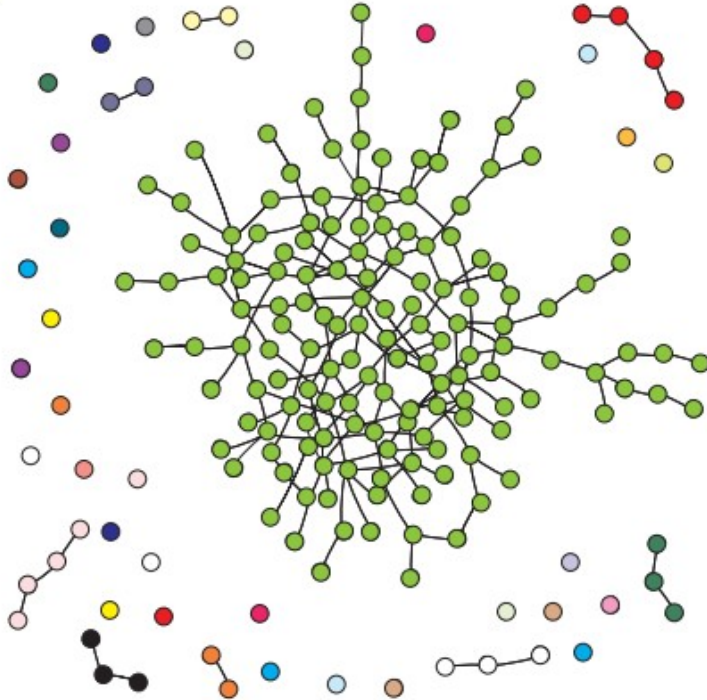


Figura 3 – Grafo aleatório construído pela colocação de n nós sobre uma superfície plana, em seguida, unidos aleatoriamente até m links serem feitos. Os nós podem ser escolhidos mais de uma vez, ou não. O esquema de ligações resultantes (não mostrado) seria um emaranhado de linhas entrecruzadas; para esclarecer, foram segregados os diferentes componentes conectados, coloridos e eliminados o máximo possível de cruzamentos falsos. As principais características topológicas são a presença de componentes gigantes avulsos, como esperado para uma rede aleatória com $m > n/2$ (aqui $n = 200$, $m = 193$), e a ausência de alguns hubs dominantes. O grau ou número de vizinhos, é uma distribuição de Poisson pelos nós; a maioria dos nós tem entre um e quatro vizinhos, e todos têm entre zero e seis. Figura extraída do artigo de D. Callaway.

Redes regulares

Rede que apresenta uma distribuição uniforme de conectividade, ou seja, cada vértice se conecta a um número fixo de outros vértices.

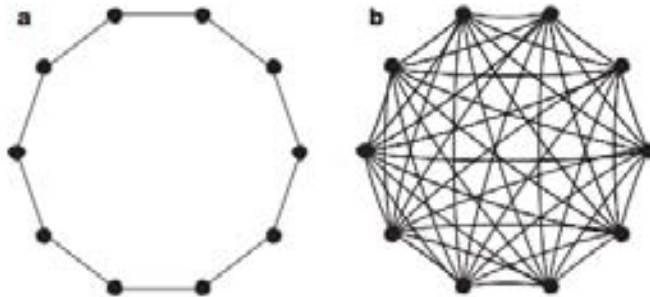


Figura 4 – a) Círculo de dez nós conectados aos seus vizinhos mais próximos, b) rede totalmente conectada de dez nós. Figura extraída do artigo de D. Callaway.

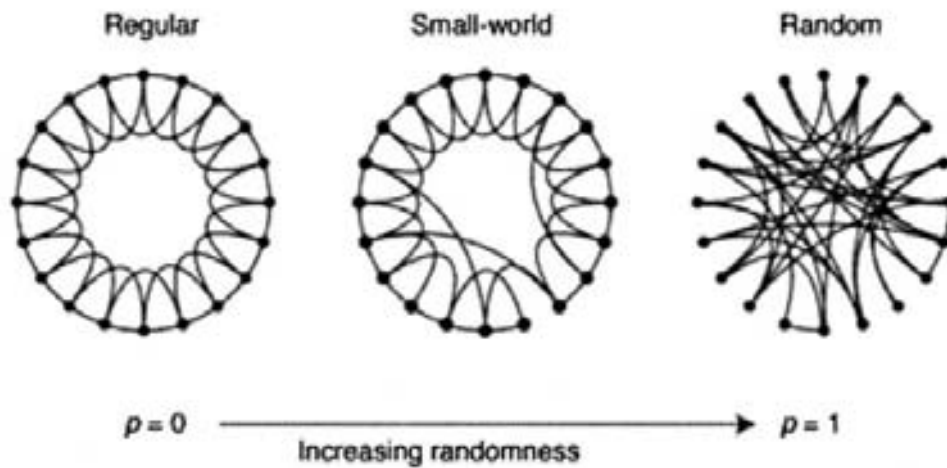


Figura 5 – O procedimento de religação aleatória do modelo de Watts-Strogatz, que interpola entre um círculo regular e uma rede aleatória sem alterar o número de nós ou arestas. Começando com $N = 20$ nós, cada um conectado aos seus vizinhos mais próximos. Para $p = 0$ o círculo original está inalterado; como p aumenta, a rede torna-se cada vez maior, desordenada até $p = 1$, todas as arestas são religadas aleatoriamente. Figura extraída do trabalho de Watts & Strogatz, 1998.

Redes de livre-escala

Redes que apresentam vértices mais conectados que outros. Os vértices que têm maior conectividade são chamados hubs (pólos). Ao contrário das redes citadas anteriormente, esse tipo de rede pode crescer com a adição de novos vértices.

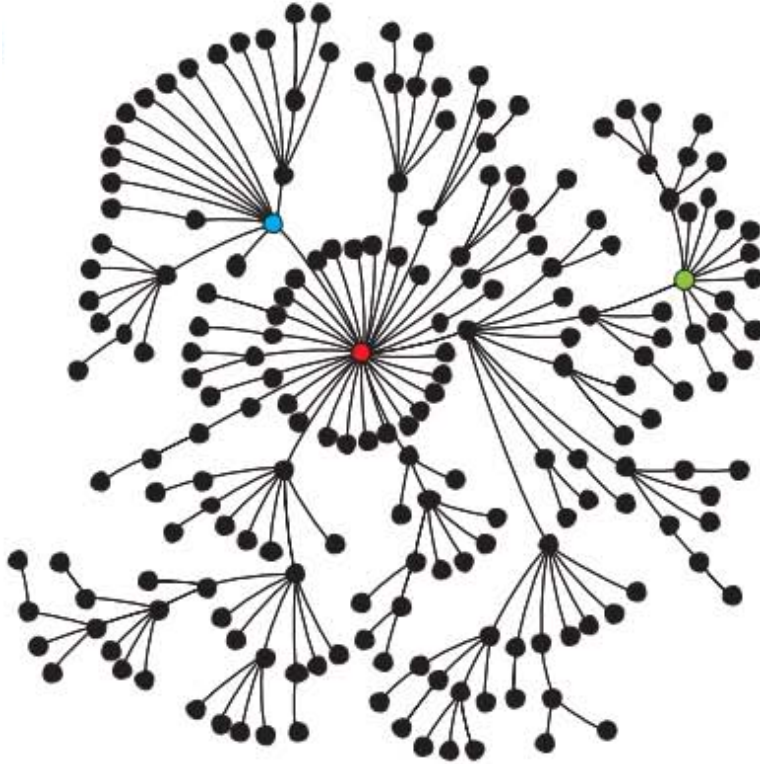


Figura 6 – Rede de livre-escala – cresce pela adição de novos nós, aleatoriamente, a nós já existentes. A probabilidade de adição é proporcional ao grau do nó alvo; então ricamente ligados, os nós tendem a ficarem mais ricos, levando à formação de hubs e uma distribuição de grau enviesado com uma cauda pesada. As cores indicam os três nós com a maior parte dos links (vermelha, $k = 33$ links; azul, $k = 12$ links; verde, $k = 11$). Aqui, $n = 200$ nós, $m = 199$ links. A visualização da rede foi feita usando o programa Pajek para análises de rede grande (<http://vlado.fmf.uni-lj.si/pub/networks/pajek/pajekman.htm>). Figura extraída do trabalho de D. Callaway.

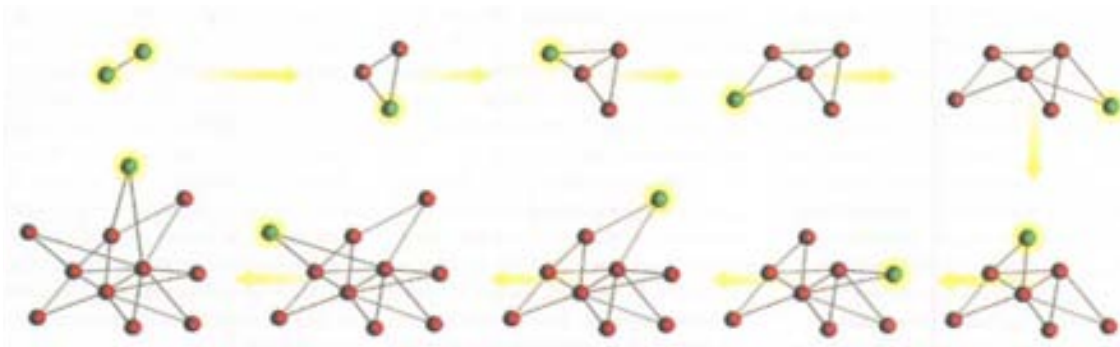


Figura 7 – Uma rede de livre-escala cresce gradativamente de dois para 11 nós neste exemplo. Quando decide onde estabelecer um link; um novo nó (verde) prefere se juntar a nós existentes (vermelho) que já tem muitas outras conexões. Esses dois mecanismos de crescimento e ligação preferencial eventualmente conduzirão à formação de um sistema dominado por hubs, nós com um grande número de links. Figura extraída do artigo de Barabasi & Bonabeau.

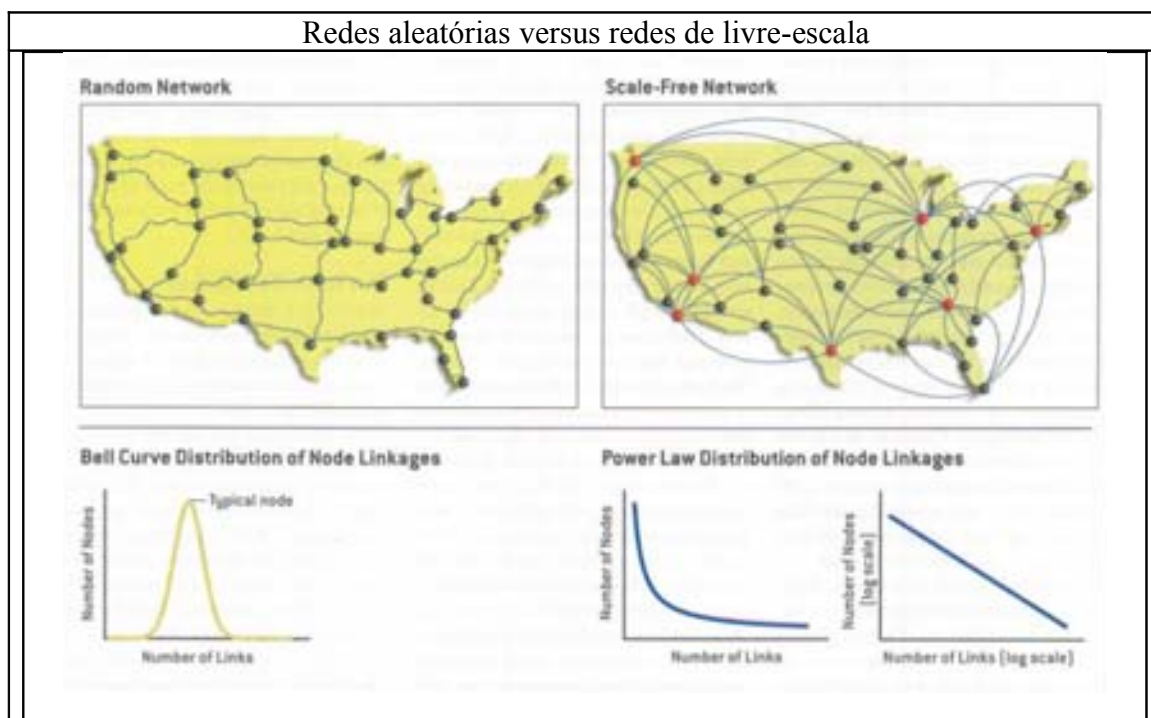


Figura 8 – Rede aleatória, que se assemelha ao sistema rodoviário dos EUA (simplificado no mapa à esquerda), consiste de nós com conexões aleatoriamente localizadas. Em tais sistemas, um mapa da distribuição de nós conectados seguirá uma curva em forma de sino (grafo da esquerda), com a maioria dos nós tendo aproximadamente o mesmo número de links. Em contraste, as redes de livre-escala, que se assemelham ao sistema aéreo dos EUA (simplificado no mapa à direita), contêm hubs (vermelho) – nós com um número muito alto de ligações. Em tais redes, a distribuição de nós conectados segue uma lei de potência (grafo central) em que a maioria dos nós tem apenas poucas conexões e alguns têm um número enorme de links. Neste sentido, o sistema não tem “escala”. A característica determinante de tais redes é que a distribuição de links se faz sobre uma escala logarítmica dupla (grafo da direita), resulta numa linha reta. Figura extraída do artigo de Barabasi & Bonabeau.

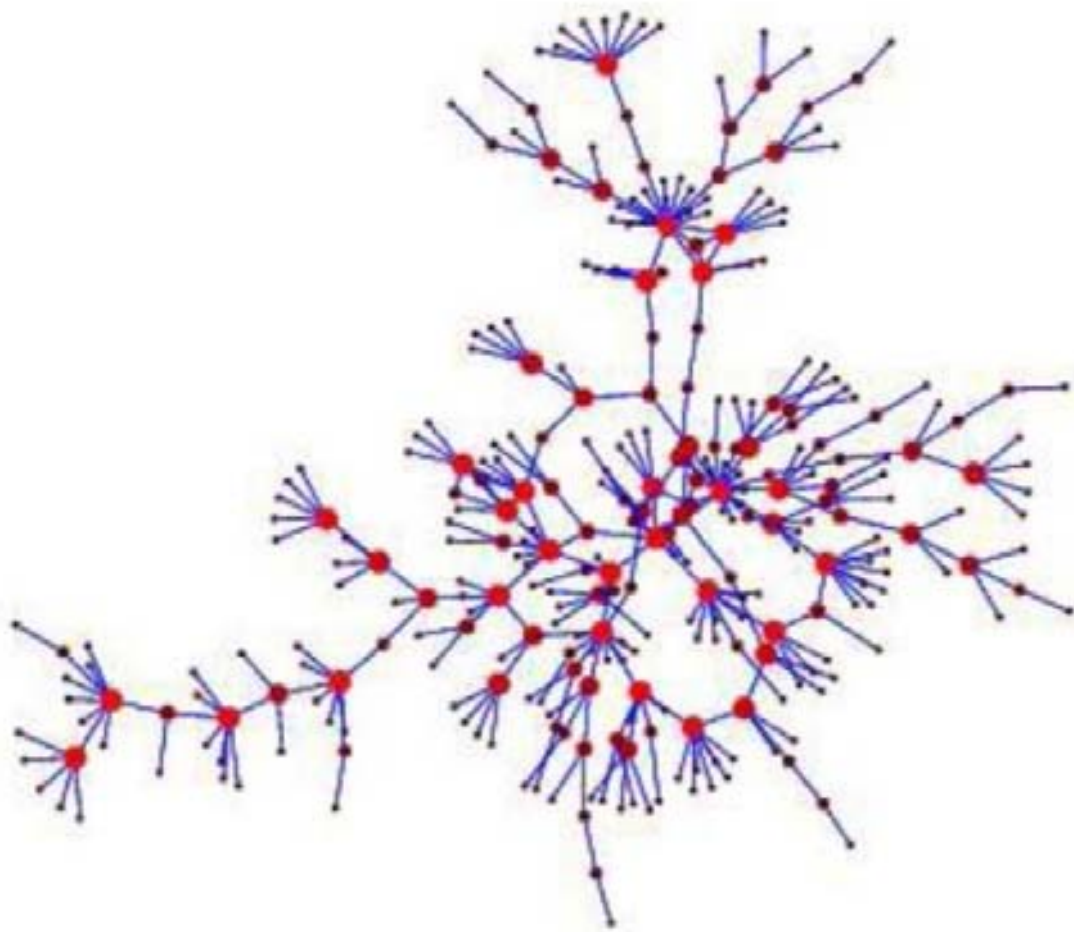


Figura 9 – Exemplo de uma rede de livre-escala: uma rede de contatos sexuais de espalhamento de DSTs entre indivíduos, num estudo realizado por Potterat et al. Os pontos vermelhos são os hubs da rede e correspondem aos indivíduos com maior número de contatos.

Propriedades da Rede

Resiliência da Rede – capacidade da rede em resistir à remoção de seus vértices sem a perda de sua funcionalidade.

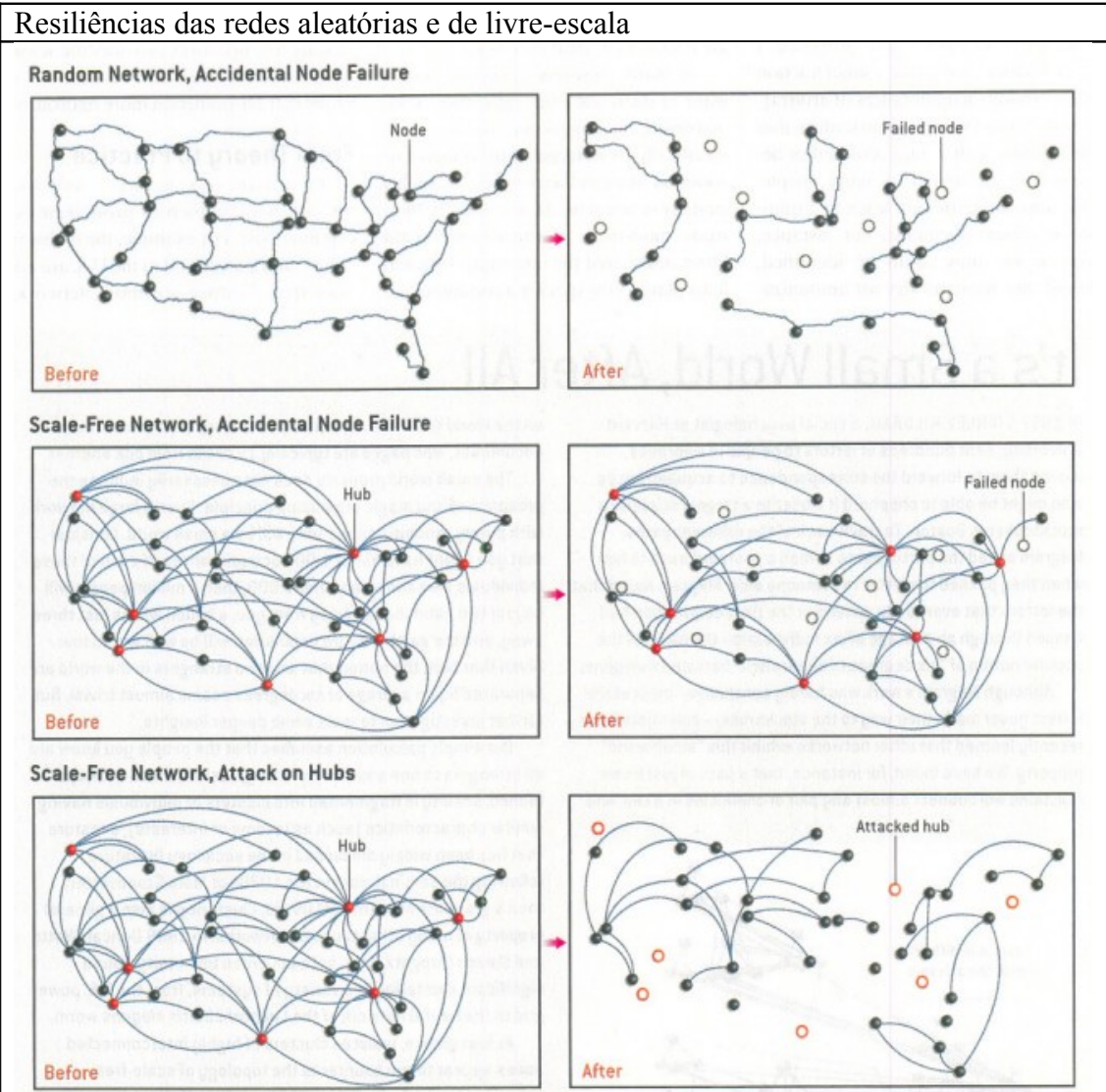


Figura 10 – Falha acidental de um número de nós numa rede aleatória (painéis superiores) pode romper o sistema numa ilha incomunicável. Em contraste, as redes de livre-escala são mais robustas diante de tais falhas (painéis do meio). Mas elas são altamente vulneráveis a um ataque coordenado contra seus hubs (painéis de baixo). Figura extraída do artigo de Barabasi & Bonabeau.

Agrupamento, aglomeração ou clustering - há, ao menos, dois usos distintos para o termo clustering no contexto de redes complexas: i) para indicar transitividade (triângulos); ii) para indicar estrutura de comunidade (alta conectividade – linha espessa).

- i. Transitividade – probabilidade média de dois vértices vizinhos de outro mesmo vértice, serem, eles próprios adjacentes; a transitividade indica, portanto, a presença de triângulos na rede – conjuntos de três nós em que cada um se conecta aos outros dois.

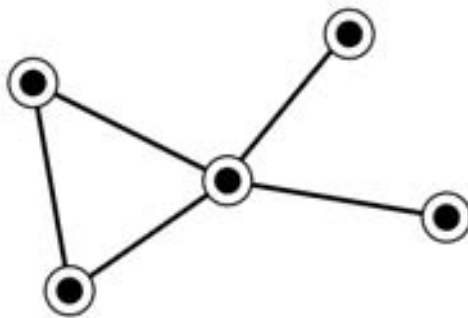


Figura 11 – Ilustração da definição de coeficiente de clustering C , Eq. (3). Esta rede tem um triângulo e oito ligações triplas e, portanto, tem um coeficiente de clustering de $3 \times 1 / 8 = 3/8$. Os vértices individuais têm coeficientes de clustering locais, Eq. (5), de 1, 1, $1/6$, 0 e 0, para um valor médio, Eq. (6), de $C = 13/30$. Figura extraída do artigo de Newman.

- ii. Estrutura de comunidade – grupos de vértices que possuem uma alta densidade de arestas entre si, com uma baixa densidade de arestas entre o grupo e os demais.

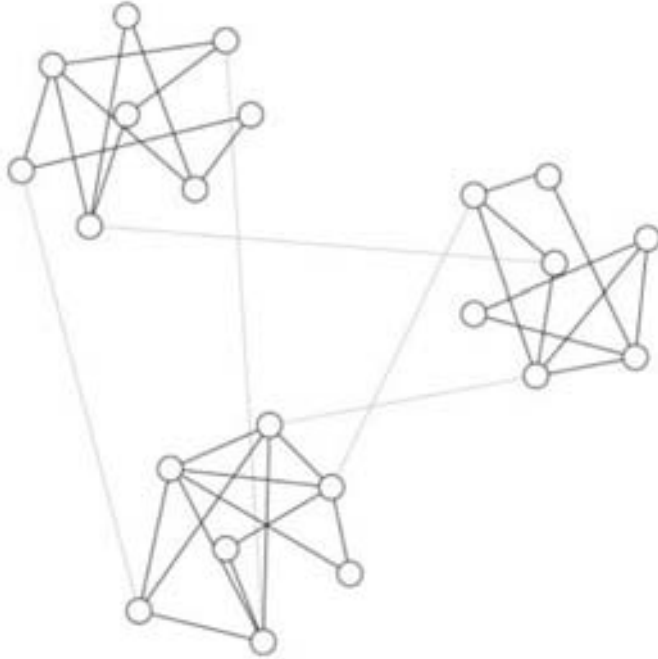


Figura 12 – Uma representação esquemática de uma rede com estrutura de comunidade. Nesta rede há três comunidades de vértices densamente conectados (círculos com linhas sólidas), com uma densidade muito mais baixa de conexões (linhas azuis) entre eles. Figura extraída do artigo de Girvan & Newman.

Efeito “mundo-pequeno” - a maioria dos pares de vértices, em grande parte das redes, parece estar conectada por um caminho curto através da rede; as redes que apresentam o efeito ‘mundo-pequeno’ são aquelas em que a distância geodésica média entre os pares de vértices escala logaritmicamente (ou mais lentamente) com o tamanho da rede, para um grau médio fixo.

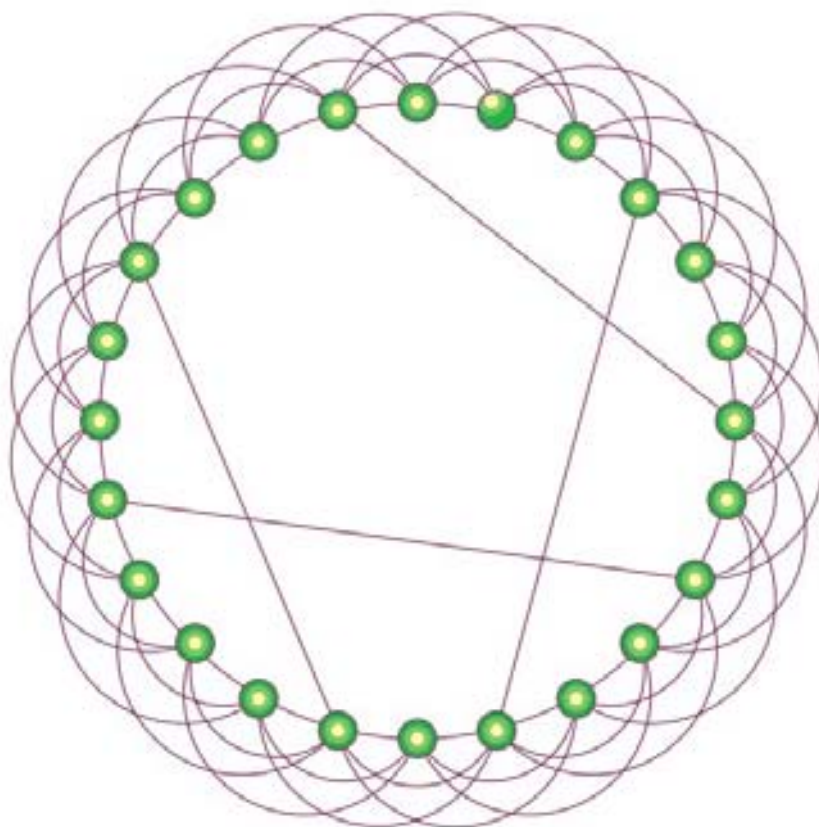


Figura 13 – Modelo solúvel de uma rede mundo-pequeno. O modelo começa com um círculo regular de n nós, cada um conectado aos seus vizinhos mais externos para alguma série k (aqui $n = 24$ e $k = 3$). Links atalho são adicionados entre pares de nós aleatórios, com probabilidade f por link sobre a malha subjacente. No limite $n \gg 1$, a taxa de comprimento do caminho entre os nós pode ter aproximação analítica. Figura extraída do artigo de Steven H. Strogatz.

Glossário de termos utilizados nos estudos de redes:

Vértice: a unidade fundamental de uma rede, também chamado sítio (em física), nó (em ciência da computação), ou ator (em sociologia).

Aresta: a linha que conecta dois vértices. Também chamada elo (em física), link (em ciência da computação), ou ligação (em sociologia).

Direcionada/não-direcionada: uma aresta é direcionada se ela segue em apenas uma direção (tal como uma estrada de mão única entre dois pontos), e não-direcionada se ela segue em ambas as direções. Arestas direcionadas, que são algumas vezes chamadas arcos, podem ser pensadas como setas divertidas indicando suas orientações. Um grafo é direcionado se todas as suas arestas são direcionadas. Um grafo não-direcionado pode ser representado por uma linha direcionada tendo duas arestas entre cada par de vértices conectados, uma em cada direção.

Reciprocidade em um dígrafo – probabilidade de dois vértices apontarem-se mutuamente, ou seja, de haver um arco partindo de um nó para outro e vice-versa, simultaneamente.

Grau: o número de arestas conectadas a um vértice. Note que o grau não é necessariamente igual ao número de vértices adjacentes a um vértice, pois pode haver mais de uma aresta entre quaisquer dois vértices. Em alguns artigos recentes, o grau é designado como a “conectividade” de um vértice, mas o uso desse termo é evitado porque a palavra conectividade já tem outro significado na teoria dos grafos.

Distribuição dos graus – é a função de distribuição de probabilidade de um dado vértice, escolhido aleatoriamente na rede, ter um grau fixado; em termos gráficos, pode ser vista como o histograma de graus da rede.

Grau de entrada – número de arcos que chegam a um nó (somente para dígrafos).

Grau de saída – número de arcos que partem de um nó (somente para dígrafos).

Correlação de graus – um caso especial de mixação, em que se considera o grau dos nós na investigação da probabilidade de conexão (nós de mesmo grau compõem a mesma classe ou tipo para efeitos de medição).

Componente: o componente para o qual um vértice pertence é o conjunto de vértices que podem ser alcançados a partir dele por caminhos que correm ao longo das arestas do grafo. Em um grafo direcionado, um vértice tem ambos os componentes, um componente dentro e um componente fora, que são as séries de vértices das quais o vértice pode ser alcançado e que pode ser alcançado a partir dele.

Caminho – sequência de vértices em que há arestas ligando cada um ao seguinte até que se alcance o último dos nós do conjunto.

Caminho geodésico – é o menor caminho através da rede entre dois nós. Pode haver mais de um caminho geodésico entre dois vértices.

Diâmetro – é o mais longo caminho geodésico entre cada par de vértices na rede.

Lei de potência – (Power-law) diz-se de uma função $f(x)$ tal que $f(x) \sim x^{-a}$ para algum a .

Navegação na rede – caminhar na rede, de um nó para outro ou em direção a um determinado destino.

Padrões de mixação – em redes com mais de um tipo de vértices, frequentemente a probabilidade de conexão entre os nós depende dos seus tipos. Exemplos: nas relações sociais (por sexo, idade,...); numa cadeia alimentar (plantas, herbívoros, carnívoros,...). A quantificação da fração de aresta que liga nós de diferentes tipos é interessante, uma vez que estes padrões influenciam a própria topologia da rede.

Termos usados neste trabalho:

O número dos vértices da rede é N .

O número das ligações da rede é L .

A conectividade de um vértice i é k_i , quantidade que expressa o número de ligações de cada vértice.

A média do número de ligações da rede é $\langle k \rangle = 2L / N$, visto que cada ligação conecta dois vértices.

A distribuição de conectividade é $P(k)$, que é um histograma de k_i .

A distância mínima na rede entre vértices i e j é d_{ij} .

O diâmetro da rede é d , este parâmetro corresponde ao d_{ij} máximo.

O número de componentes (n_c), expressa a quantidade de subsistemas numa rede. No caso $n_c=1$ a rede é completamente conectada, o que quer dizer que, para qualquer vértice i e j há um caminho que os une.

O peso de um vértice i é w_i , esta quantidade expressa o número de vezes em que as borboletas são recapturadas para este ponto.

A distribuição de pesos é $P_w(k)$. Isto é o histograma da conectividade que leva em consideração o número completo de recapturas de cada vértice. $\langle k \rangle_w$ é a conectividade média da rede com pesos.

Foi feita uma análise em cima dos dados coletados e foram utilizados recursos da teoria de redes em sua interpretação.

Redes no mundo real

As redes complexas podem ser identificadas em várias situações e aplicadas nas mais diversas áreas, formando as Redes Sociais, Redes Tecnológicas, Redes de Informação e Redes Biológicas, e estas podem ser utilizadas em diversas áreas da Biologia, desde a Ecologia até a Biologia Molecular.

Redes Sociais

Uma rede social é um conjunto de pessoas ou grupo de pessoas com algum padrão de contato ou interações entre eles. Os padrões de amizades entre os indivíduos, as relações comerciais entre empresas e os casamentos entre famílias são exemplos de redes já estudados.

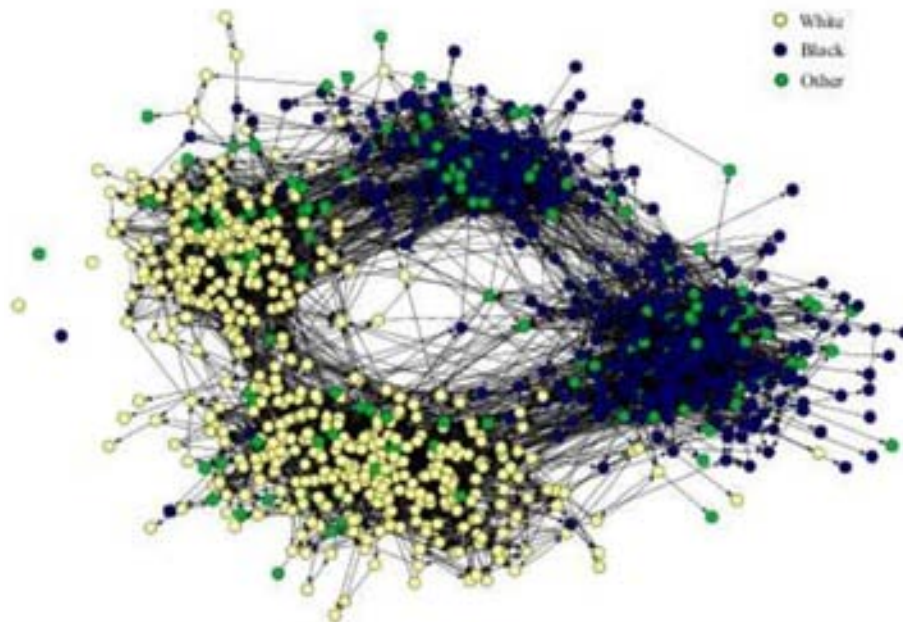


Figura 14 – Rede de amizades entre crianças numa escola dos EUA. As amizades são determinadas por perguntas feitas aos participantes, e por isso são unidirecionadas, uma vez que A pode dizer que B é seu amigo, mas não vice versa. Os vértices são codificados por cores de acordo com a raça, como marcado, e a divisão da esquerda para a direita nesta figura é evidente principalmente ao longo das linhas das raças. A divisão de cima para baixo está entre escola média e escola superior, entre crianças mais jovens e mais velhas. Imagem extraída do trabalho de James Moody.

Redes de Informação

Também chamada rede de conhecimento. Um exemplo clássico de rede de informação é a rede de informações entre artigos acadêmicos. A maioria dos artigos publicados cita outros trabalhos anteriores relacionados ou importantes para este. Estas citações geram uma rede onde os vértices são os artigos científicos e a ligação dirigida do artigo em causa para outro artigo indica que este cita o precedente. Outro exemplo muito importante de uma rede de informação é a World Wide Web, onde os vértices são os documentos disponíveis e os links fazem as ligações entre os documentos.

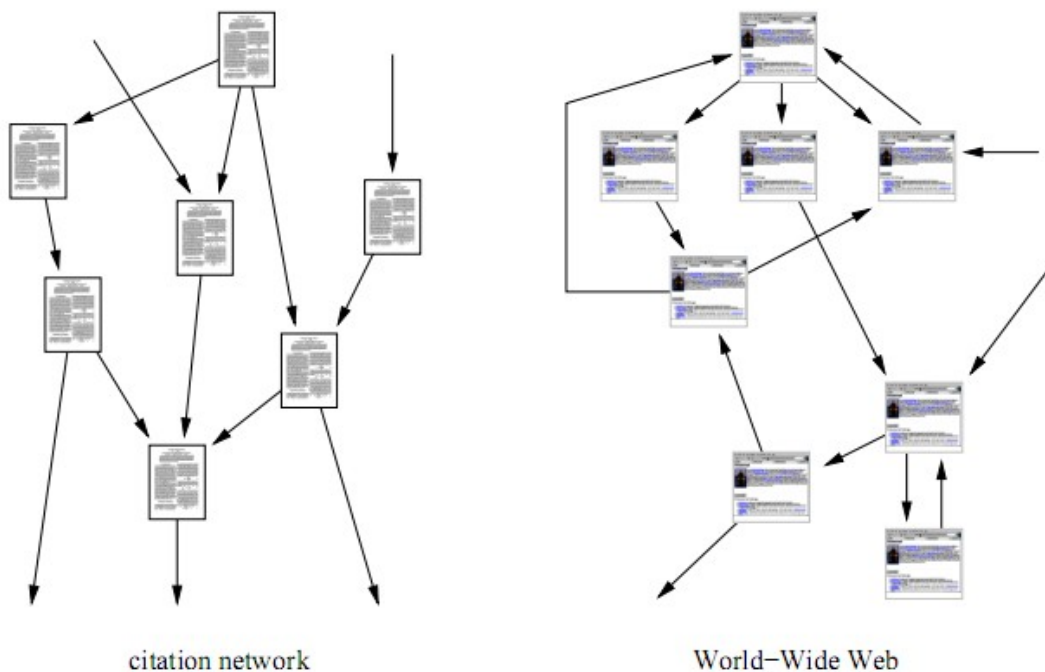


Figura 15 – As duas redes de informação mais bem estudadas. À esquerda: a rede de citação de artigos acadêmicos, onde os vértices são os artigos e as arestas unidirecionadas são as citações de um artigo por outro. Visto que os artigos podem apenas citar aqueles que vieram antes deles (mais abaixo na figura) o grafo é acíclico – não tem laços fechados. À direita: a rede World Wide Web, uma rede de páginas de texto mais acessíveis à Internet, onde os vértices são as páginas e as arestas são os hiperlinks. Não há restrições sobre a Web que proíba ciclos e por isso é, em geral, cíclica. Figura extraída do artigo de Newman.

Redes Tecnológicas

São redes construídas pelo homem, normalmente designadas para a distribuição de commodities ou recursos, tais como a internet, a malha elétrica, as redes telefônicas, redes de transporte e de linhas aéreas. Os vértices correspondem a qualquer coisa construída pelo homem e as arestas são as conexões físicas entre esses objetos.

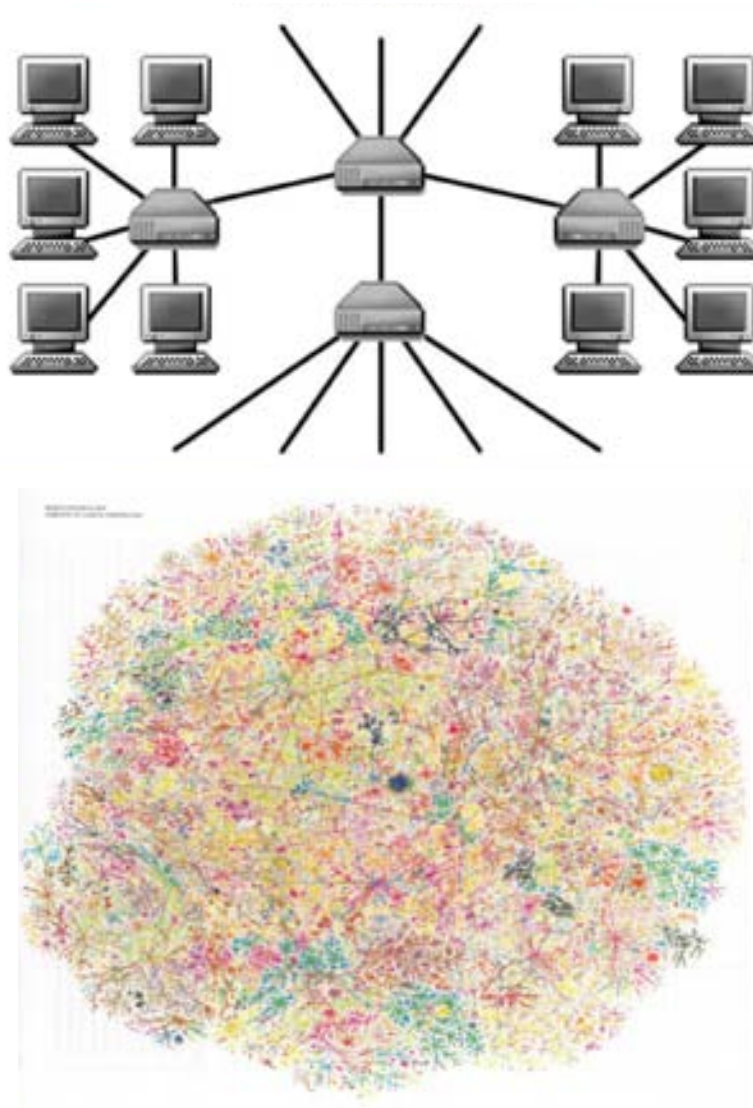


Figura 16 – Acima: Estrutura de rede da internet – na Internet os nós são os roteadores e os computadores, e as arestas são os fios e cabos que os conectam fisicamente. Abaixo: A INTERNET, mapeada na página oposta, é uma rede de livre-escala na qual alguns sites (Starbursts e detalhe acima) tem um número aparentemente ilimitado de conexões para outros sites. Este mapa, feito em 6 de Fevereiro de 2003, traça as rotas mais curtas de um teste da Web site para cerca de 100,000 outros, usando cores semelhantes para endereços Web. Figuras extraídas dos artigos de Réka Albert & A-L Barabási (acima) e A-L Barabasi & Bonabeau (abaixo).

Redes Biológicas

Um grande número de sistemas biológicos pode ser representado por redes. Nestes tipos de redes, os vértices são as entidades biológicas e as arestas são as interações que ocorrem entre essas entidades. Entre os exemplos de redes biológicas, temos as redes neuronais, as redes metabólicas, as redes de proteínas, as redes genéticas e as redes ecológicas.

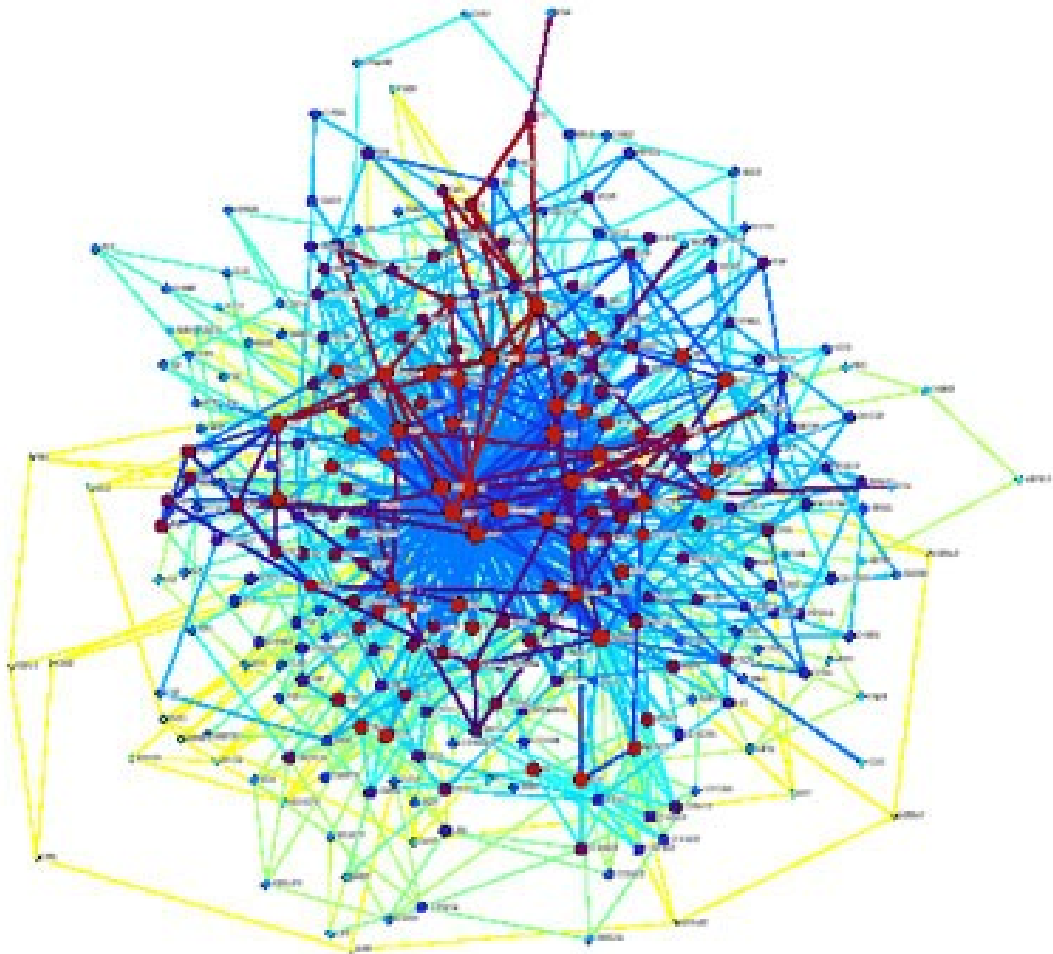


Figura 17 – A rede metabólica pesada de *Escherichia coli*. Os nós correspondem aos produtos químicos (metabólitos) e eles são ligados se forem conectados por uma reação metabólica. O peso da ligação está associado ao fluxo de reação da rede entre os produtos químicos conectados. A caracterização da rede foi feita através do estudo da intensidade e da coerência de seus subgrafos incluindo caminhos e ciclos. Os resultados mostram que a inclusão de pesos nestes tipos de temas de estudo pode modificar consideravelmente as conclusões retiradas. A rede foi visualizada usando o software Himmeli, de Ville Mäkinen. Figura extraída do trabalho de Jukka-Pekka Onnela, Jari Saramäki, Kimmo Kaski e Janos Kertesz.

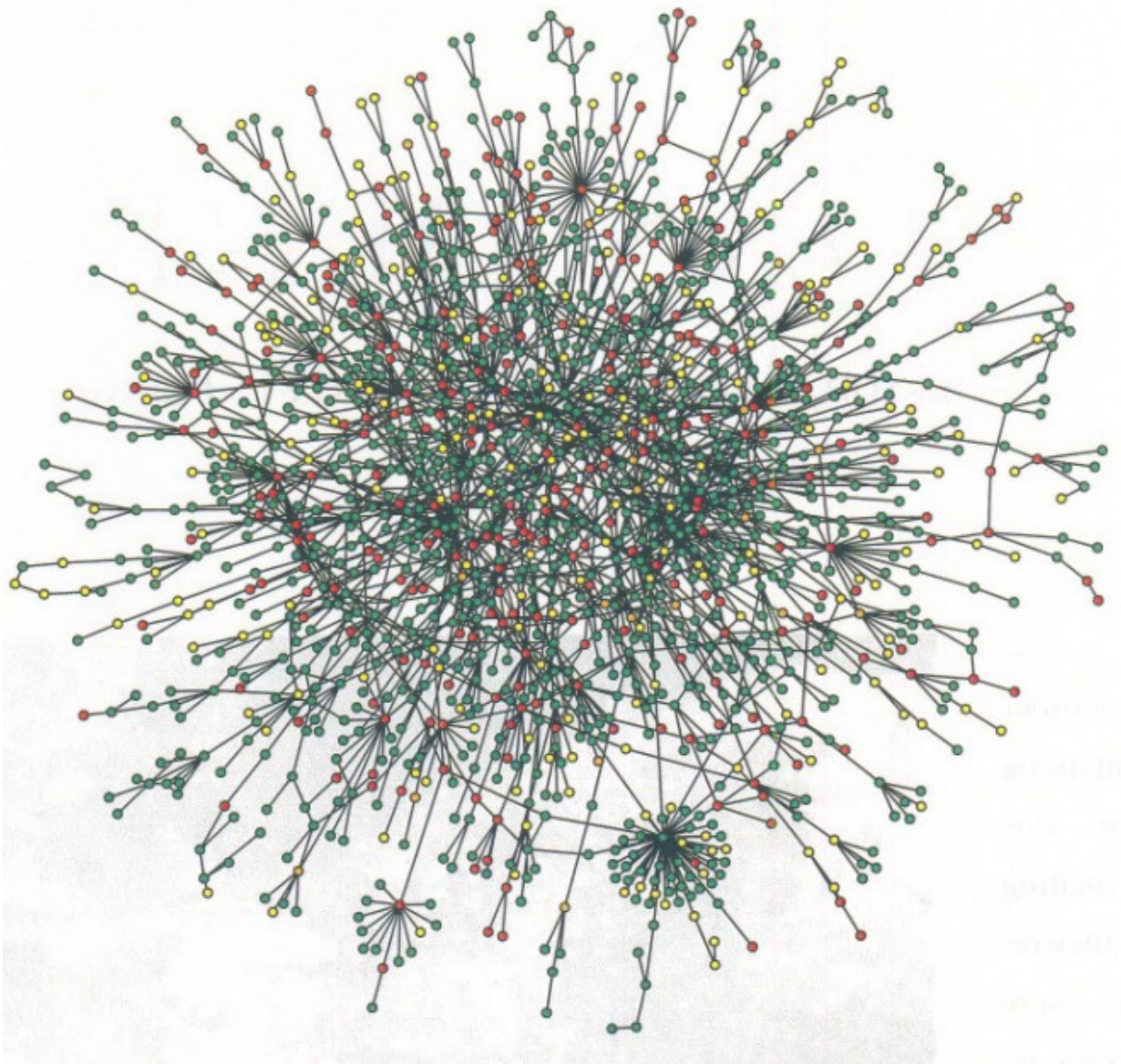


Figura 18 – Mapa de interações entre proteínas em leveduras destacando os vértices altamente conectados, ou hubs; as proteínas são cruciais para a sobrevivência das células. Os vértices vermelhos denotam proteínas essenciais (sua remoção causará a morte da célula). Os vértices laranja representam as proteínas de alguma importância (sua remoção retardará o crescimento da célula). Os pontos verdes e amarelos representam as proteínas de menor importância ou de importância desconhecida, respectivamente. Figura extraída do artigo de Barabasi & Bonabeau.

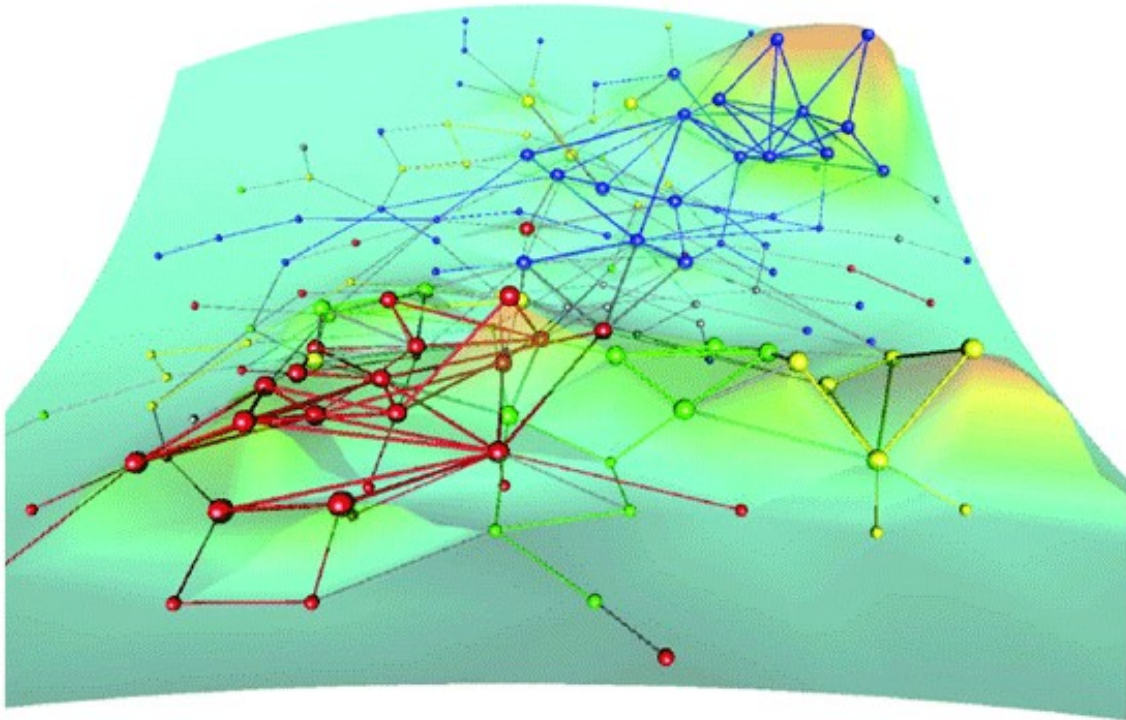


Figura 19 – Grafo da rede neuronal do verme *Caenorhabditis elegans*. Os nós representam os neurônios e as arestas, as sinapses entre estes. A altura é proporcional à curvatura. Os vértices vermelhos são células anfídiplas; os vértices amarelos são outros neurônios sensoriais da cabeça e os vértices azuis são os neurônios motores do anel nervoso. Apenas os co-links são mostrados e os triângulos são reforçados. Figura extraída do trabalho de Jean-Pierre Eckmann e Elisha Moses.

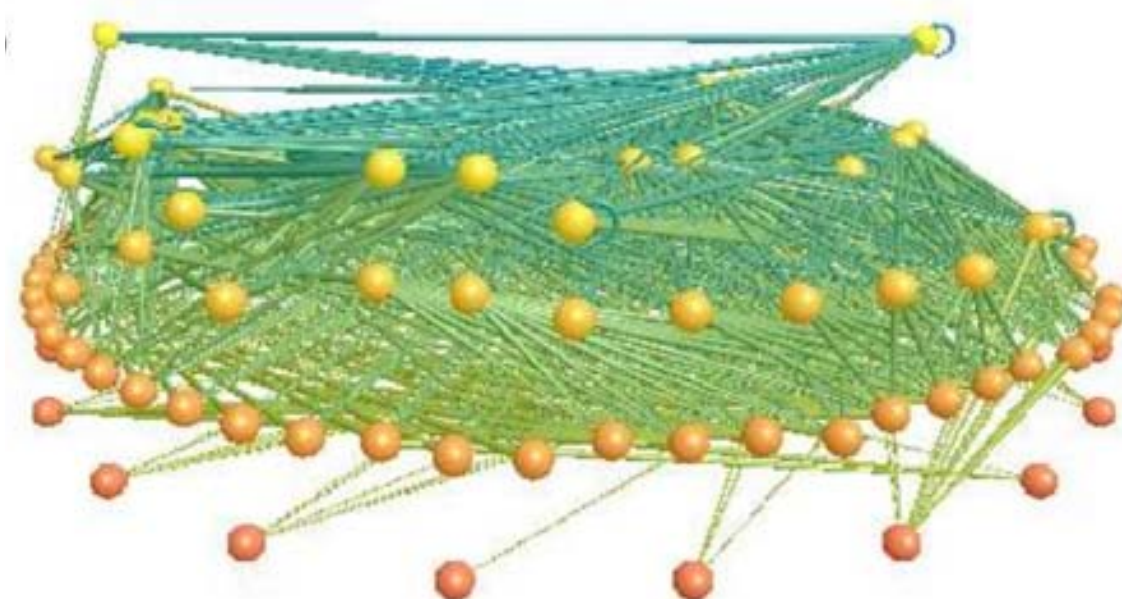


Figura 21 – Uma rede de alimento de interações presa-predador entre espécies num lago de água doce – Teia alimentar do Lago Little Rock, Wisconsin, atualmente a maior teia alimentar na literatura básica. Os nós são as ‘espécies tróficas’, funcionalmente distintas, contendo todos os táxons que compartilham a mesma série de predadores e presas. A altura indica o nível trófico composto principalmente por fitoplâncton, ao fundo e peixes no topo. O canibalismo é mostrado com laços, e a onivoria (alimentação sobre mais de um nível trófico) é mostrada por diferentes links coloridos para consumidores. Figura extraída do artigo de N. D. Martinez.

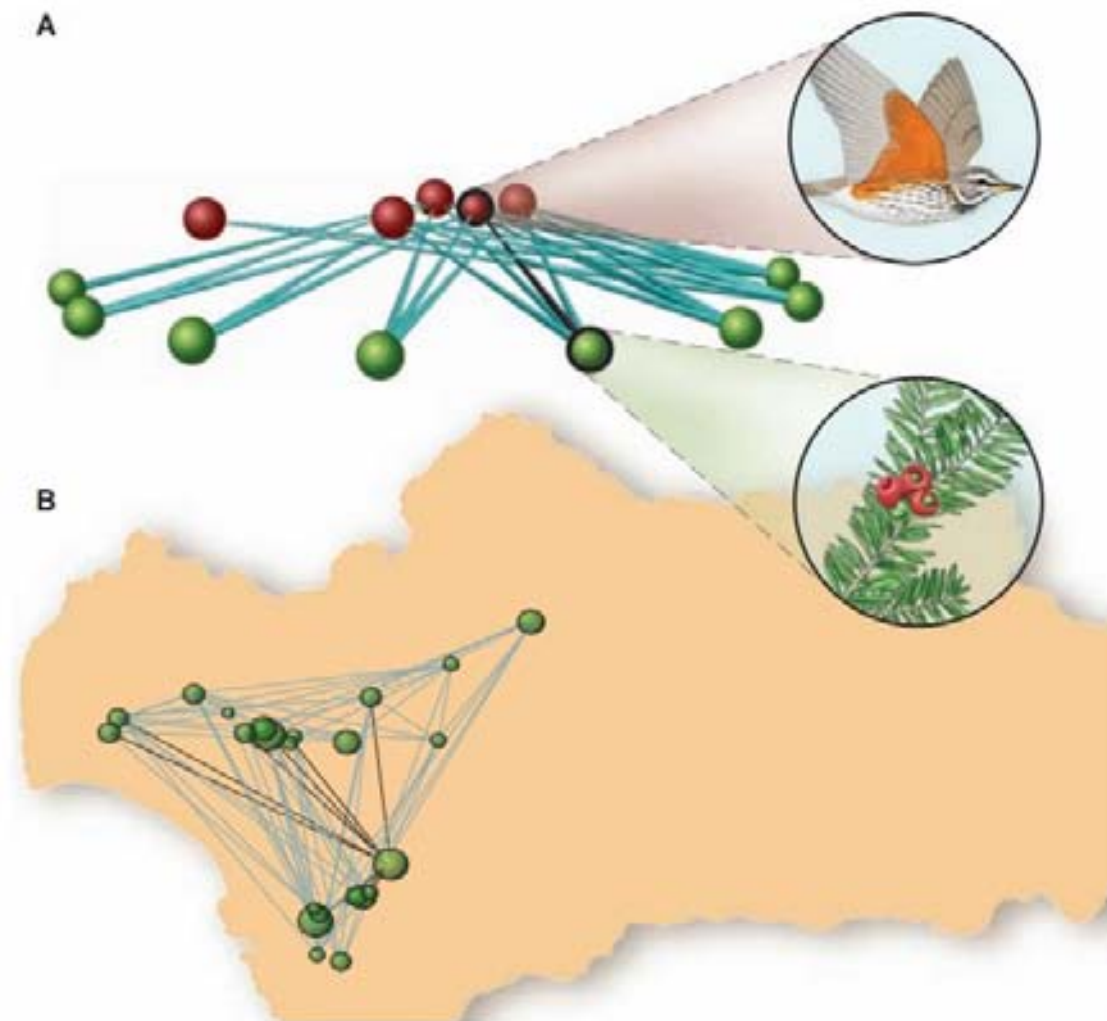


Figura 22 – A rede da vida é uma poderosa representação de conectividade ecológica encapsulada entre elementos. Exemplos de redes ecológicas ilustram como a escala de pares interage para a montagem total: **(A)** uma rede mutualística planta-animal descrevendo as interações de benefício mútuo entre plantas e seus dispersores de sementes e **(B)** uma rede de variação genética espacial em fragmentos de habitats numa paisagem heterogênea inabitada por uma planta do Mediterrâneo. Estudos tais como (A) foca sobre a coevolução para uma escala de comunidade e estabelece uma base para prever como a mudança global se propagará através de tais redes. Estudos tais como (B) fornecem um quadro de endereços para as influências simultâneas de todos os fragmentos sobre o fluxo gênico e quantificar a importância de um único fragmento para a persistência da metapopulação total. Figura extraída do trabalho de Jordi Bascompte, et. al.

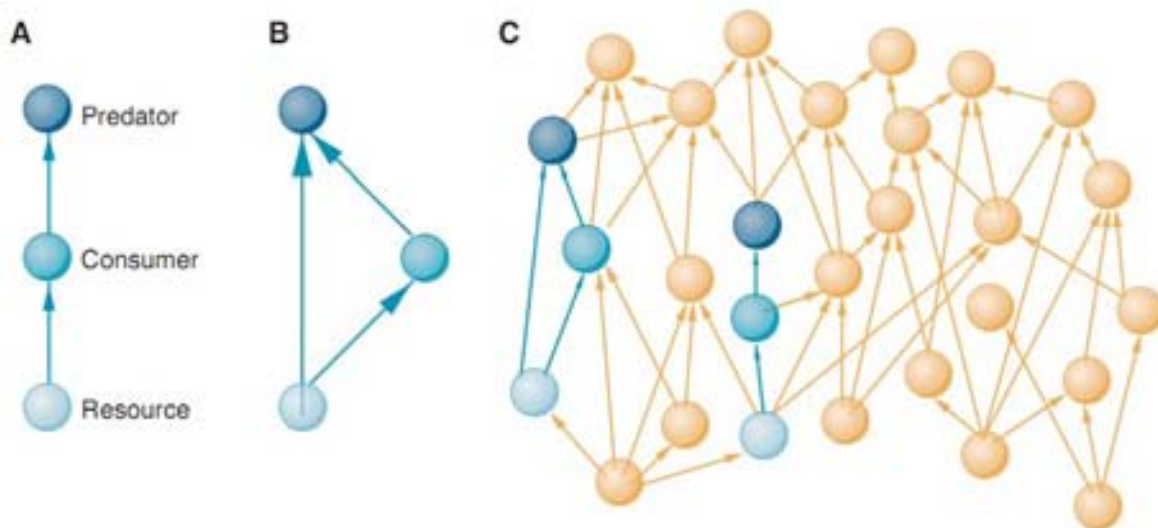


Figura 23 – Os blocos de construção básicos das redes ecológicas. (A e B) Dois módulos tróficos: uma cadeia alimentar tritrófica (A) e uma cadeia de onivoria (B), que têm sido os objetos das análises dinâmicas. Alguns desses módulos podem ser sobre-representados em redes inteiras, circunstâncias nas quais eles são considerados temas de redes (C). Estudos futuros esperam avaliar que a extensão da estabilidade de uma rede completa seja explicada pela estabilidade de seus blocos básicos. Figura extraída do trabalho de Jordi Bascompte, et. al.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo Geral:

Este trabalho tem como objetivo geral aplicar o conceito de redes complexas a um problema biológico de estrutura de comunidades de borboletas do gênero *Heliconius*.

2.2. Objetivos Específicos:

2.2.1. Desenvolver um arcabouço teórico que permita entender a técnica de marcação e recaptura dentro do conceito de redes.

2.2.2. Analisar as diferenças entre duas espécies de *Heliconius*: *melpomene* e *erato* usando o conceito de redes.

3. MATERIAL E MÉTODOS

Redes de marcação e recaptura: a lógica

Como o experimento de marcação e recaptura refere-se a eventos discretos dispersos no espaço e no tempo, a associação com uma estrutura de rede é natural. Com efeito, se o espaço é inicialmente dividido num conjunto de regiões N , as áreas de marcação e recaptura tornam-se os vértices da rede. Se um indivíduo é capturado e marcado no ponto i (vértice i), então, cada vez que este indivíduo é recapturado na região j , dizemos que existe uma ligação entre os vértices i e j . Assim, o movimento individual fornece ligações para estabelecer a conectividade da rede.

Para categorizar a nossa rede de marcação e recaptura, foram descritos alguns padrões de medidas usados na teoria de redes. A classificação usual utiliza rede de distribuição de conectividade e , de acordo com os tipos de redes, podem ser discriminadas como aleatórias, regulares e de livre-escala. Redes aleatórias são especialmente importantes porque produzem modelos nulos para a conectividade. Por outro lado, uma rede regular tem uma distribuição uniforme de conectividade, como no cristal de gelo, uma estrutura cristalina regular em que cada molécula de água está diretamente conectada a um número bem definido de moléculas. Contrariamente, uma rede aleatória tem as distribuições estocásticas de conectividade, isto é, o número de

vizinhos de cada vértice segue uma distribuição aleatória. Redes de livre escala têm alto poder de distribuição de conectividade e tornaram-se populares entre os físicos interessados em complexidade. Na verdade, muitas redes estruturadas, como as vias metabólicas da célula, teias alimentares, as rotas aéreas e redes sociais mostram um comportamento de rede de livre escala. Estas redes são caracterizadas por um pequeno número de pólos (vértices muito ligados) e um grande número delas possui baixa conectividade.

Sistema de estudos

As borboletas do gênero *Heliconius* apresentam uma diversa ordem de formato e ainda cores brilhantes demonstradas nas asas para advertir o predador de seu sabor desagradável (figura 24). As variações geográficas dessas espécies em inúmeras subespécies têm sido apresentadas para apoiar a hipótese de diversificação dos trópicos (Brower, 1994).



Figura 24 – Espécies utilizadas no estudo: *Heliconius erato phyllis* (A) e *Heliconius melpomene nanna* (B). Escala: 1 cm = 1.23 cm. Figura cedida por Luciana Lopes Ferreira de Lima.

A borboleta *Heliconius erato* Linnaeu, 1758, é uma espécie apostemática e impalatável (Benson, 1972 apud Jiggins et. al., 2005). A espécie descrita participa de anéis miméticos Mülllerianos junto a outras espécies do mesmo gênero. *H. erato* é encontrada em florestas secundárias, jardins, matas ciliares e savanas, desde o norte do

México até o nordeste do Peru e Argentina Central. Seu padrão de coloração, na região Sudeste do Brasil, é preta com larga banda vermelha nas asas anteriores e uma listra transversal amarela nas asas posteriores (Brown, 1981).

Heliconius melpomene é geralmente menos abundante que *H. erato*, mas ambas são encontradas em áreas abertas. *H. melpomene* pode ser encontrada em bordas de rio e ao longo de córregos, apresenta distribuição geográfica desde a América Central ao Sul do Brasil, na região Sudeste do Brasil, o padrão de coloração é muito semelhante ao de *H. erato*. *Heliconius melpomene* juntamente com *H. erato* tem pelo menos 30 subespécies geográficas (Brower et al., 2007).

Segundo Freitas & Ramos (1999), adultos de *Heliconius* podem ser vistos por volta das 08:00 horas durante o verão, e 09:30 horas, durante o inverno; entretanto, esse horário pode variar de acordo com a estação do ano e com as condições atmosféricas. Em dias muito frios, a atividade da espécie pode começar somente às 10:30 horas, por exemplo.

Heliconius são borboletas tropicais bem conhecidas, com uma longa história de estudos biológicos básicos. Os adultos são relativamente sedentários e após uma fase de dispersão inicial instalam-se numa área de vida, ocupando áreas de uso, que incluem adultos, bem como plantas hospedeiras de larvas (Mallet 1986, Murawski & Gilbert). Plantas hospedeiras das larvas estão na família Passifloraceae e a alimentação dos adultos provém de muitas fontes, mas podem incluir plantas das famílias Cucurbitaceae, Rubiaceae, Vitaceae e Verbenaceae. Marcação e recaptura e outros estudos observacionais têm mostrado que os adultos são sedentários, têm vida longa e são fiéis às plantas hospedeiras em suas formas adultas e larvais, muitas vezes, retornando aos seus postos de alimentação dentro de sua área de vida (Gilbert, 1991).

Como seria um mapa espacial da população de uma espécie com visão de pequeno alcance? O trabalho de campo com *Heliconius* sugere que as plantas de alimentação de adultos são atrativos importantes: os indivíduos que vivem muito aprendem a localizar as plantas e a visitá-las ao longo de suas vidas. Então, se o néctar ou pólen de planta é usado por vários indivíduos dentro de suas respectivas áreas de vida, esperamos a formação de pólos, uma característica de redes de livre escala. Além disso, se os movimentos são relativamente restritos localmente, esperamos que a rede apresentasse grupos restritos, ou seja, várias interações formadas por ligações fechadas.

Nós esperamos que a rede fosse capaz de detectar essas características espaciais intuitivas, mas também proporcionar uma abordagem mais quantitativa também.

Coleta de dados

Foi utilizado um conjunto de dados de marcação e recaptura de borboletas do gênero *Heliconius* que foi gentilmente cedido pelo professor M. Zikan. O experimento de marcação e recaptura foi realizado numa reserva natural de 80 hectares, na Mata do Jiqui, situada na periferia da cidade de Natal, no Nordeste do Brasil. Estes dados correspondem a três anos de trabalho nesta reserva, localizada no município de Parnamirim/RN (figura 25), situada nas coordenadas geográficas de 5° 46' de latitude S e 35° 12' de longitude W; possui uma área total de 520 ha, sendo esta dividida entre a área de Mata Atlântica e as áreas de plantios. A reserva contém um fragmento de mata atlântica bem preservada e é cercada por plantações experimentais agrícolas e uma planície de inundação de rio. A floresta é cortada por uma trilha de 800m de comprimento e 3m de largura e é limitada por uma estrada de barro de 1,5 km. Nessas trilhas, foi estabelecida a marcação em todas as estações 20 - (pista central) ou de 25 m (pista de estrada de terra). As borboletas foram exaustivamente procuradas ao longo dessas trilhas no período de 07h30min-12h00min e seu local de captação foi registrado referindo-se à estação mais próxima. Quando capturados, os insetos foram marcados com uma caneta de marcação sobre a asa anterior. Os estudos de marcação e recaptura foram realizados em três visitas por semana, durante janeiro-fevereiro e julho-agosto de 2007 e 2008.

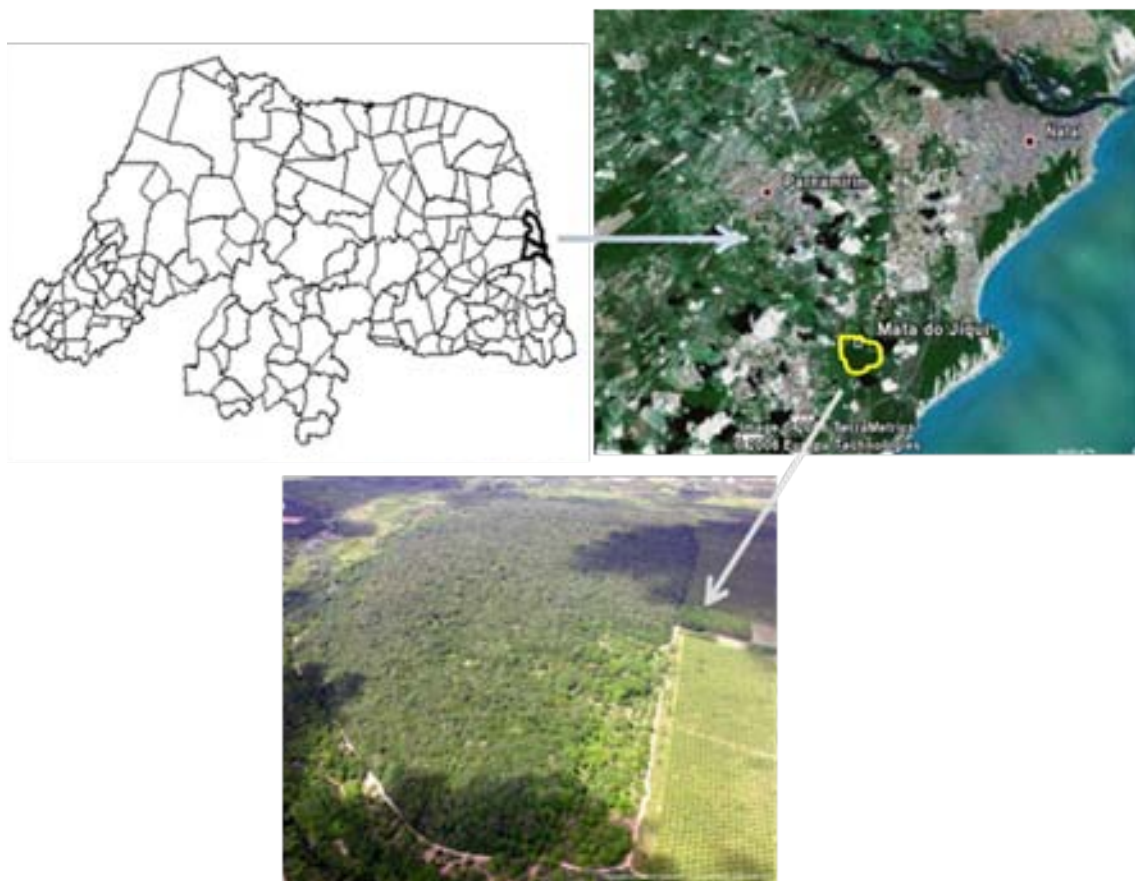


Figura 25 - Mapa do estado do Rio Grande do Norte, com destaque para os municípios de Natal e Parnamirim (porção superior esquerda), imagem de satélite da região de Natal e Parnamirim, com a mata do Jiqui em destaque (porção superior direita), e foto aérea da mata do Jiqui (porção inferior). Para efeitos de escala, a Mata do Jiqui encontra-se a cerca de 20 km da cidade de Natal (fonte: Google Earth e IDEMA). Figura cedida por Luciana Lopes Ferreira de Lima.

Análise de redes

A partir dos dados do problema, foi construída uma matriz quadrada cujas entradas correspondem às “estações” N do experimento de marcação e recaptura. Cada vez que um indivíduo capturado na região i é recapturado na região j , atribuímos o número 1 ao elemento da matriz $a_{i,j}$. No caso de não retornar às regiões k e l , atribuímos $a_{k,l}=0$. Para explorar mais esse problema, foi associada (ou interpretada) esta matriz como uma matriz de adjacência de uma rede. Com o intuito de aprofundar nossa análise, usamos a rede aleatória e a rede de livre escala. Em uma rede aleatória não há nenhuma ligação preferencial entre os vértices e as probabilidades de quaisquer dois vértices se ligarem é a mesma. Portanto, a distribuição de conectividade da rede aleatória segue uma forma binomial,

$$P(k) = C_N^k \cdot p^k (1-p)^{N-k} = \lambda^k e^{-k} / k!$$

onde p é a probabilidade de dois vértices se ligarem. No limite de N grande, esta fórmula pode ser aproximada por uma distribuição de Poisson (a última parte da equação). A rede de livre escala, por outro lado, tem uma distribuição de conectividade que segue uma lei de potência, cuja equação é dada por:

$$P(k) = Ak^{-\lambda}$$

onde A é uma constante de normalização e de parâmetro do expoente γ da distribuição.

O coeficiente de agrupamento C estima o número de grupos exclusivos numa rede, ou o quanto as ligações estão relacionadas entre si. Ela é normalmente usada para estimar a complexidade da rede. Em uma rede do tipo árvore (por exemplo, uma árvore filogenética), o coeficiente de agrupamento é nulo, enquanto que em redes complexas, com ricos padrões de grupos exclusivos, C terá valores elevados (Watts & Strogatz, 2001). Para a rede de Poisson, C é geralmente pequeno, caso em que C tem um valor bem definido de análise: $C_{\text{null}} = \langle k \rangle / N$.

4. RESULTADOS

Contexto espacial da rede de marcação e recaptura

Organizamos espacialmente nossa coleção usando as estações como as unidades localizadas no espaço e todas as capturas e recapturas dos indivíduos neste mapa de estação. As figuras 26 (a e b) mostram a localização de pontos com pelo menos uma captura. Pontos sem captura não são mostrados. Sempre que um indivíduo foi recapturado longe de seu ponto de captura inicial, conectavam-se estes dois pontos. As maiores recapturas entre dois pontos são representadas pelas linhas mais espessas que unem esses pontos. As capturas foram comuns nas duas partes da estrada de terra, com coleta mínima na trilha de floresta. A dispersão espacial das capturas foi semelhante nas duas espécies. Nesta representação, as distâncias entre cada dois vértices são proporcionais às distâncias reais espaciais. Os números na figura mostram 42 pontos de recapturas.

Distâncias entre as recapturas parecem ser maiores para *H. melpomene* que para *H. erato*. Além disso, a rede *erato* é mais desligada, sugerindo que esta espécie precisa viajar caminhos mais curtos. Estimativas do diâmetro da rede sugerem que a rede *erato* é menor do que a rede *melpomene*, com valores dimensionais de 5 e 9, respectivamente (Tabela 1).

Medidas de rede

Os principais parâmetros da rede de marcação e recaptura estão resumidos na Tabela 1. Ambas as espécies têm número similar de conexões (N) e vértices não considerando os pesos (L). No entanto, *melpomene* tem uma rede com ligações que pesou 50% mais que *erato*. A conectividade com a média das duas redes é semelhante, com $\langle k \rangle = 2,36$ e $2,12$ para *erato* e *melpomene*, respectivamente. Esta semelhança na conectividade das redes deriva de redes com N e L unidos. A conectividade média da rede ponderada, por outro lado, revela um maior valor para *melpomene* devido à sua elevada frequência de recaptura. A média da conectividade em torno de 2 é enganosa, pois quase metade dos vértices tem apenas 1 conexão com um par de vértices com k

maior que 5 ou 6 ligações. Esses vértices especiais, com um número elevado de conexões são os hubs (pólos).

As medidas de rede sugerem que *erato* tem uma rede mais compartimentada e de dispersão mais restrita do que *melpomene*. Assim, *erato* tem um número maior de componentes desconectados, n_c , na rede, e um menor diâmetro de rede. Além disso, os trajetos curtos de *erato* criam uma grande probabilidade de recaptura em torno de um mesmo grupo de vértices, o que configura a formação de grupos exclusivos na rede. O alto C é uma indicação de uma rede complexa. No nosso caso, o C elevado de *erato* é cinco vezes maior do que era esperado pelo modelo nulo.

A distribuição de frequência de conectividade de rede para ambas as espécies foi mais bem explicada pela lei de potência do que pela distribuição de Poisson. Na Figura 28, o eixo horizontal representa o número de conexões k e no eixo vertical, a frequência de k , $P(k)$. Os modelos da lei de potência e de Poisson e a inspeção visual dos gráficos mostram que a lei de potência prevê um ajuste melhor que a de Poisson para ambas as espécies. Além disto, apresenta o erro. A Tabela 2 apresenta os coeficientes γ e λ da lei de potência e o modelo de Poisson, (média dos resíduos quadráticos); a lei de potência que se ajusta melhor aos dados que a de Poisson para ambas as espécies. Além disto, a lei de potência de *erato* é bem melhor ajustada do que a de *melpomene*. Acreditamos que este resultado está ligado aos pequenos movimentos que *erato* faz na rede. À medida que *erato* se move menos que *melpomene*, ela fica em torno dos mesmos lugares, criando pólos bem definidos e vários vértices com apenas uma ligação. Esses dois ingredientes geram uma lei de potência adequada, $P(k)$ para a conectividade.

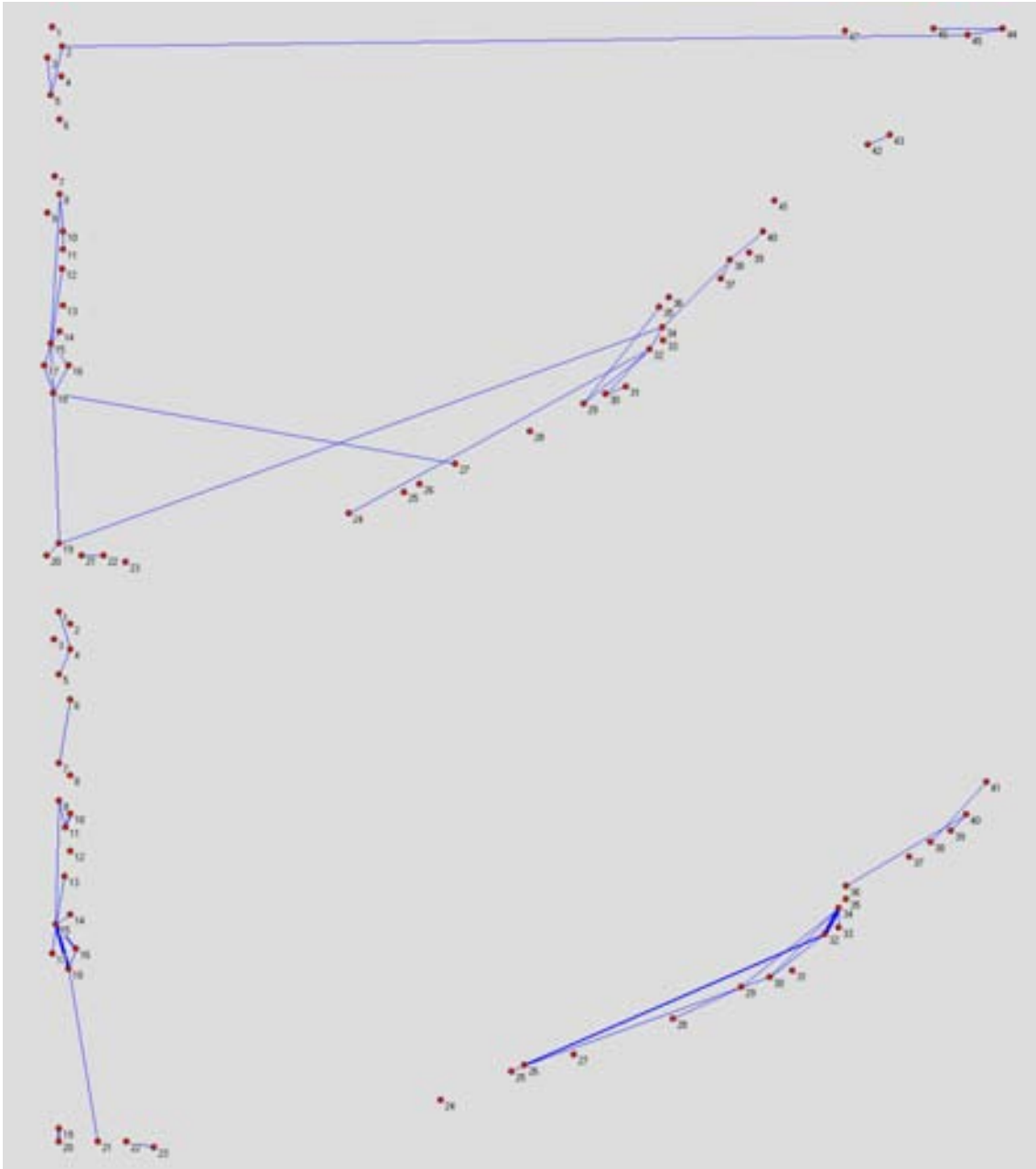


Figura 26 – As redes *erato* (acima) e *melpomene* (abaixo) no contexto espacial. Os vértices são as áreas de captura e recaptura, as arestas são as conexões que se estabelecem entre os vértices (áreas). As conexões entre cada dois vértices (áreas) se estabelecem quando um indivíduo que já foi encontrado e marcado numa área é recapturado na outra. As figuras mostram a localização de pontos com pelo menos uma captura.

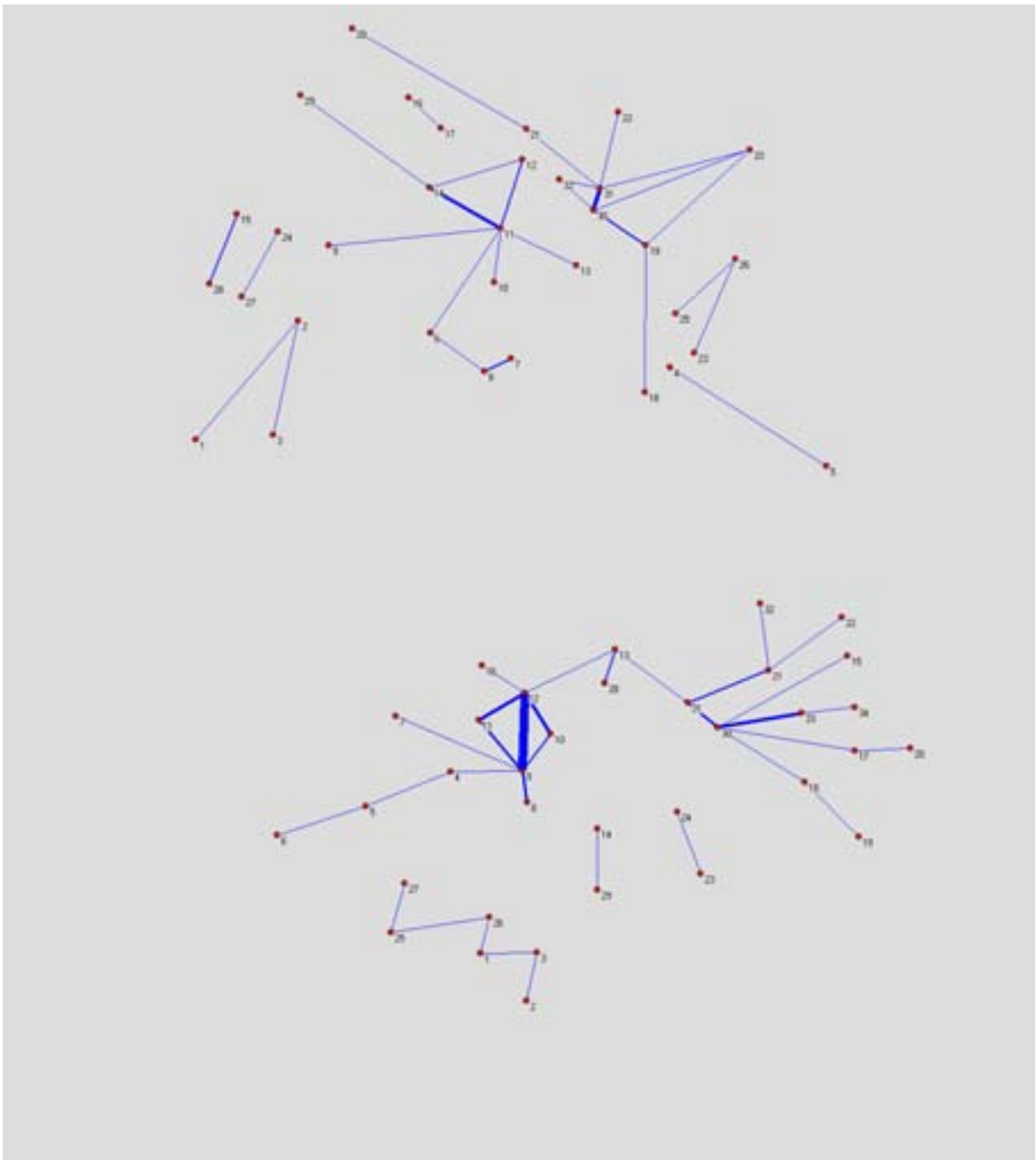


Figura 27 - pólos no contexto não-espacial de *erato* (acima) e *melpomene* (abaixo), evidenciando a formação de clustering – tanto transitividade (triângulo) como estrutura de comunidade (arestas densas).

Legenda das tabelas

Tabela 1

Os parâmetros de rede para *erato* e *melpomene*. O número de vértices N , ligações L , ligações com peso L_w , o diâmetro, o número de componentes da rede, n_c , os números médios de ligações para a rede simples $\langle k \rangle$ e para a rede ponderada $\langle k \rangle_w$, o coeficiente de agrupamento C e o C normalizado.

Tabela 2

Poisson e a potência de parâmetros de ajuste para *erato* e *melpomene* e a distribuição de conectividades. Usamos a distribuição de conectividade do modelo de rede com peso para ajustar os dados.

Tabela 1:

Medidas de redes									
Espécies	N	L	L_w	diâm	n_c	$\langle k \rangle$	$\langle k \rangle_w$	C	C/C_{null}
<i>erato</i>	33	28	103	5	8	2,36	7,35	0,25	4,9
<i>melpomene</i>	34	32	155	9	4	2,12	9,11	0,04	0,65

Tabela 2:

Curva de parâmetros de modelos				
Espécies	Lei de potência		Distribuição de Poisson	
	γ	erro	λ	erro
<i>erato</i>	1,85	0,46	1,88	18,3
<i>melpomene</i>	1,76	6,51	1,58	13

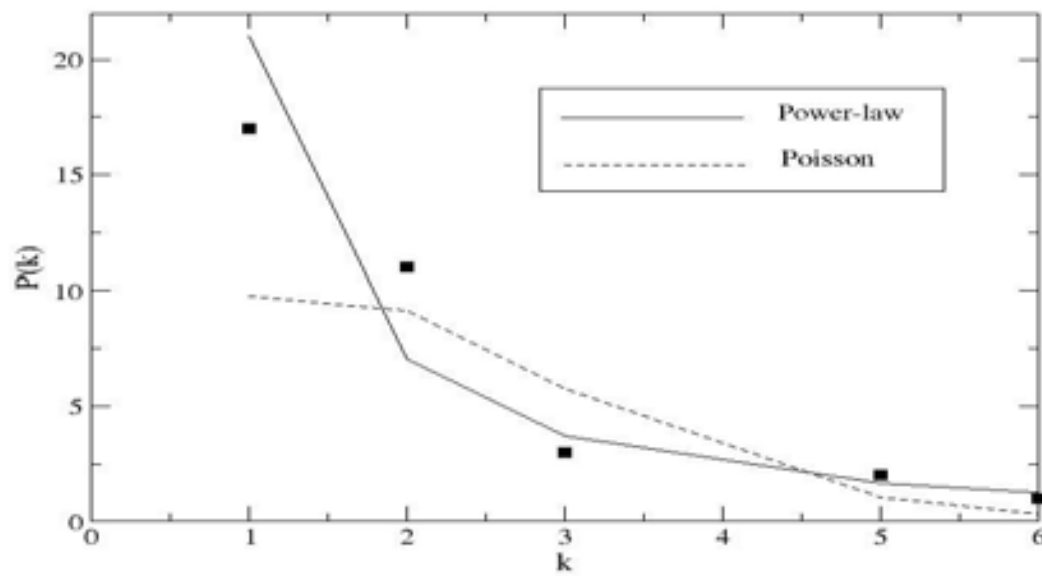
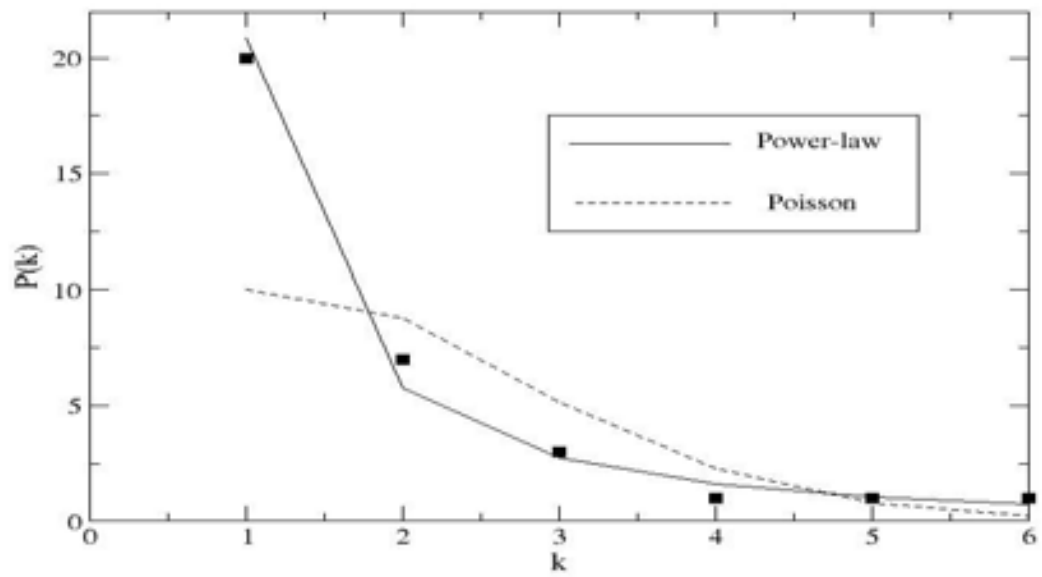


Figura 28 – (a) acima e (b) abaixo – conectividade das redes- *H. erato* e *H. melpomene* – usando a distribuição de Poisson e a Lei de Potência (Power-Law).

5. DISCUSSÃO

Nossos dados sobre movimentos de borboletas, adquiridos pela técnica de marcação e recaptura, foram descritos com sucesso pela nossa abordagem de redes. Com efeito, a aplicação de medidas de rede em nossos dados nos permitiu detectar com sucesso características que a intuição biológica casual evidenciou no passado. Estes dados e a capacidade de descrever numericamente os atributos da rede sugerem não apenas um conhecimento heurístico, mas um possível valor preditivo na presente abordagem.

Estudos sobre a biologia populacional de *Heliconius* demonstraram elegantemente que os indivíduos, após uma fase inicial de dispersão tendem a se estabelecer em áreas e desenvolver comportamento de área de uso. Isso leva a dispersões individuais altamente localizadas. A maior parte está relacionada à alimentação, localização de companheiro e busca por áreas de oviposição de adultos. A nossa rede de marcação e recaptura identificou claramente esses movimentos localizados. Além disso, conseguimos detectar diferenças sutis na configuração de rede em *erato* e *melpomene*. Isto se deve provavelmente a uma maior taxa de dispersão de *melpomene* quando comparada à *erato*. Isto sugere uma estrutura mais aberta na dispersão de adultos. Seria instrutivo aprender o quanto estes resultados são específicos para nossa área de estudo ou se eles são mais universais.

Ambas as espécies mostraram a formação de pólos em suas redes. A formação de pólos é característica de redes de livre escala, ilustrada classicamente por redes aéreas. Os pólos são áreas (ou vértices) com alta densidade de ligação. No nosso caso, a maioria dos pólos está correlacionada espacialmente com plantas de néctar adultas (*Lantana*). Não havia nenhuma evidência de rede ou dados de área sugerindo a formação de pólos em torno das plantas hospedeiras, embora as observações pessoais sugiram que eles estavam espalhados em torno de nossa área de amostragem. Como esperado, as plantas hospedeiras adultas desempenham uma importante estrutura na localização espacial dos indivíduos. Ambas as nossas observações de campo e as medidas de rede não consideraram o dormitório. Seria um exercício muito interessante se pudéssemos prever o dormitório pela nossa abordagem de rede, mas ainda não somos capazes de perceber isso.

O que a rede nos revela? Em *melpomene*, ela descreve uma espécie com vôos mais longos, número pequeno de agrupamentos e uma rede ampla. Em *erato*, os vôos

são mais curtos, um número maior de agrupamentos, vários grupos exclusivos, pólos mais bem definidos e um melhor ajuste de potência.

Os pólos não foram localizados por toda parte. Na verdade, a localização de pólos e maior densidade de captura indicam um habitat de borboleta funcional. Assim, as trilhas de floresta não têm plantas com néctar e têm uma baixa taxa de captura, enquanto as trilhas dos rios e das áreas vizinhas contêm várias plantas do gênero *Lantana* e maior densidade de captura. Além disso, dada a natureza desigual e fragmentada dos remanescentes de Mata Atlântica, sugerimos que o conhecimento da dinâmica de conexões seria extremamente valioso para compreender e prever a dinâmica populacional e as práticas de gestão guia. Por exemplo, a maior parte das conexões formadas em plantas de *Lantana* está localizada em áreas de fronteira que são facilmente impactadas pela atividade humana, tais como o corte de vegetação e as queimadas. Sabemos ainda como um colapso de pólos pode afetar a estrutura da população e que existe um limite para o colapso de pólos antes de a densidade populacional ser afetada. Prevemos que o colapso de pólos irá desviar os visitantes para outros pólos no sistema, reduzindo o tamanho da rede, mas, talvez, pelo menos temporariamente, aumentando a densidade de ligação. Quer sejam ou não outras conexões formadas, ainda precisam ser testadas experimentalmente. Nós visualizamos outros prováveis pólos para *Heliconius*. Acreditamos especificamente que a separação de pólos em camadas poderia ser feita com base na distribuição de dormitórios. Indivíduos *Heliconius* exibem uma correlação moderadamente fiel de dormitórios e estes podem ser compartilhados por muitos indivíduos. Devido à sua localização mais isolada, porém, estes não são facilmente encontrados em pólos de recursos. Os pólos podem ser um pouco correlacionados espacialmente, mas desvinculado, dada a inclusão de recursos e locais de repouso, dentro de uma moradia individual de borboletas. Nós especulamos que importantes locais de repouso não podem estar muito longe de centros importantes. Presumivelmente, a localização de pólos de recursos pode ser uma previsão de pólos de local de repouso. Assim, segundo as exigências biológicas da espécie, pode haver muitas razões para a existência de pólos, como recursos de larvas, recursos do adulto, locais de repouso, locais de hibernação, áreas para encontrar companheiros e assim por diante. Embora não seja nova, o uso de redes permitiu uma descrição mais quantitativa da estrutura espacial das populações locais. Como resultado, fomos capazes de visualizar as diferenças no movimento de adultos e na estrutura

espacial local nas duas espécies de borboletas. Uma visualização de rede mais importante nos permitiu quantificar a importância das conexões e prever a diminuição no futuro e a resistência da população. Isso proporciona uma base mais vantajosa e evidente para a conservação das espécies em seus habitats.

6. REFERÊNCIAS

- ALBERT, R. & BARABÁSI, A-L., **Statistical Mechanics of Complex Networks**, Rev. Mod. Phys., 74: 47-97. (2002).
- BARABÁSI, A-L. & ALBERT, R., **Emergence of Scaling in Random Networks**. Science, 286, 509-512, (1999).
- BARABASI, A-L. & BONABEAU, E. **Scale-Free Networks**. Scientific American, pp. 50-59, (2003).
- BASCOMPTE, J. **Disentangling the Web of Life**. , Science 325, 416-419, (2009).
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. & OLESEN J. M. **Asymmetric Coevolutionary Networks Facilitate Biodiversity Maintenance**. Science, 313: 431-433, (2006).
- BASCOMPTE, J. & JORDANO, P. **Plant-animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity**. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 38: 567-593, (2007).
- BASCOMPTE, J. **Networks in Ecology**. Basic and Applied Ecology, 8: 485-490. (2007).
- BEARMAN, P. S., MOODY, J., & STOVEL, K., **Chains of Affection: The Structure of Adolescent Romantic and Sexual Networks**, Preprint, Department of Sociology, Columbia University (2002).
- BENSON, W. W. **Nature Selection for Müllerian Mimicry in *Heliconius erato* in Costa Rica**. Science 176: 936–939, (1972).
- BENSON, W. W. **Resource Partitioning in Passion Vine Butterflies**. Evolution 32: 493–518, (1978).
- BROWER, A. V. Z. **Phylogeny of *Heliconius* Butterflies in Ferred from Mitochondrial DNA Sequences (Lepidoptera: Nymphalinae)**. Molecular Br Phylogenetics and Evolution 3: 159–174, (1994).

- BROWER, A. V. Z. **Parallel Race Formation and The Evolution of Mimicry in *Heliconius* Butterflies: a Phylogenetic Hypothesis from Mitochondrial DNA Sequences.** *Evolution*, 48: 000-000, (1994).
- BROWN, K. S. **The Biology of *Heliconius* and Related of genera.** *Annual Review Entomology* 26: 427-456, (1981).
- BROWN, K. S. Jr. & FREITAS, A. V. L. **Phylogeny of the Nymphalidae (Lepidoptera)** *Syst. Biol.* No prelo. (2004).
- CAIDA - Cooperative Association for Internet Data Analysis. Visualizing Internet Topology at a Macroscopic Scale. Disponível em http://www.caida.org/analysis/topology/as_core_network/.
- CALLAWAY, D. S., NEWMAN, M. E. J., STROGATZ, S. H., & WATTS, D. J., **Network robustness and fragility: Percolation on random graphs,** *Phys. Rev. Lett.* 85: 5468-5471, (2000).
- De VRIES, P. J. **The butterflies of Costa Rica and their natural history: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae.** Princeton University Press, (1987).
- ECKMANN, J-P. & MOSES, E. **Curvature of Co-links Uncovers Hidden Thematic Layers in The World Wide Web.** *PNAS*, pp. 5825-5829, (2002).
- GILBERT, L. E. **Biodiversity of a Central American *Heliconius* community: Pattern, Process and Problems,** *Revista Brasileira de Zoologia*, pp. 403-427. (1991).
- GILBERT, L. E. & SMILEY, J. T. **Determinants of Local Diversity in Phytophagous Insects.** LA Mound and N. Waloff (Eds.) *Diversity of Insect Faunas.* Blackwell Scientific, pp. 89-104, (1978).
- GIRVAN, M.; NEWMAN, M. E. J. **Community Structure in Social and Biological Networks.** *Proceedings of the National Academy of Science*, 99: 7821-7826, (2002).
- JIGGINS, C. D., MALVARES, J., BELTRAN, M., McMILLAN, W. O., JOHNSTON, J. S. & BERMINGHAM. **A Genetic Linkage Map of the Mimetic Butterfly *Heliconius melpomene*.** *Genetic* 171: 557-570, (2005).

- KOHN, K. W., **Molecular Interaction Map of the Mammalian Cell Cycle Control and DNA Repair Systems**. *Mol. Biol. Cell* 10: 2703–2734, (1999).
- MALLET J., **Gregarious Roosting and Home Range in Heliconius Butterflies**. *National Geographic Research* 2: 198–215, (1986).
- MARTINEZ, N. D., **Artifacts or Attributes? Effects of Resolution on The Little Rock Lake Food Web**, *Ecological Monographs* 61: 367-392, (1991).
- Mc MILLAN, W. O., JIGGINS, C. D. & MALLET, J. **What Initiates Speciation in Passion - Vine Butterflies?** *PNAS* 94: 8628-8633, (1997).
- MOODY, J., **Race, School Integration, and Friendship Segregation in America**, *Am. J. Sociol.* 107: 679-716, (2001).
- MOODY, J., **The Structure of a Social Science Collaboration Network**, Preprint, Department of Sociology, Ohio State University. (2003).
- MURAWSKI, D. A., GILBERT, L. E. **Pollen Flow in Psiguria Warscewiczii: A Comparison of *Heliconius* Butterflies and Humming Birds**. *Oecologia*, 68: 161–167, (1986).
- NEWMAN, M. E. J. & GIRVAN, M., **"Finding and Evaluating Community Structure in Networks"**, *Physical Review E*, 69, 2004.
- ONNELA, J. P., SARAMÄKI, J., KASKI, K., KERTESZ, J. **Complex Systems and Networks**, Annual Report pp. 48-56, (2004).
- POTTERAT, J. J., MUTH, S. Q., BRODY, S. 2000. **Evidence Undermining The Adequacy of the HIV Reproduction Number Formula**. *Sex Transm Dis* 27: 644–645.
- PRICE, P. W., Lewinsohn, T. M., Fernandes, G. W. & Benson, W. W., **Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions**. *Revista Brasileira de Zoologia*, 639, (1992).
- STROGATZ, S. H., **From Kuramoto to Crawford: Exploring The Onset of Synchronization in Populations of Coupled Oscillators**. *Physica D*, (2000).
- STROGATZ, S. H., **Exploring Complex Networks**, *Nature*, 410: 268-276, (2001).

- TURNER, J. R. G. **Butterfly Mimicry: The Genetical Evolution of an Adaptation.** Evolutionary Biology 10: 163-206, (1977).
- VANE-WRIGHT, R. I. **Butterflies.** In association with the Natural History Museum, London: Smithsonian Books, (2003).
- VERASSIN, I. G., KAEHLER, M. & GOLDENBERG, R., **Polinização de Uma Comunidade de Bromélias em uma Floresta Atlântica Alto - Montana no Estado do Paraná, Brasil.** Revista Brasileira de Botânica 2: 219-228. (2005).
- WATTS, D. J. & STROGATZ, S. H., **Collective Dynamics of 'Small-World' Networks.** Nature (1998).