

Coevolução

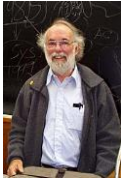
Mudanças recíprocas advindas das interações interespecíficas e evolução sequencial (não-coevolutiva)

Professor Fabricio R Santos
fsantos@icb.ufmg.br
Departamento de Biologia Geral, UFMG
2012

Definição

Evolução simultânea de adaptações em duas ou mais espécies que interagem tão intimamente que cada uma delas age como uma força seletiva sobre a outra.

Coevolução pode ser entendida como a evolução integrada de coadaptações ao longo de várias gerações de espécies interagentes que respondem uma à outra e vice-versa.



Daniel H. Janzen (1980)

Quando há coevolução?
Evolution, 34 (3): 611-612

Em alguns casos, duas espécies que **evoluem de modo independente** podem em um determinado tempo estar mutuamente adaptadas (pré-adaptadas).

Portanto, para demonstrar **coevolução**, deve-se não só mostrar que as duas formas estejam coadaptadas hoje, mas também que suas linhagens ancestrais evoluíram juntas, exercendo forças seletivas uma sobre a outra.

Daniel H. Janzen (1980)

Uma definição mais precisa de coevolução “requer que cada uma das espécies interagentes mude sua composição genética adaptativa em resposta a uma mudança genética na(s) outra(s)”

Coevolução – Adaptação recíproca entre duas espécies; cada espécie exerce uma pressão seletiva sobre a outra espécie, evoluindo em resposta à outra espécie.

“**Interação**” é a causa chave; diversas interações ecológicas podem resultar em coevolução: mutualismo, predador-presa, competição, parasitismo etc.

No entanto esta interação deve ser de longo prazo, alterando as características adaptativas de cada espécie devido à seleção natural imposta de uma sobre a outra e vice-versa.

Interações ecológicas

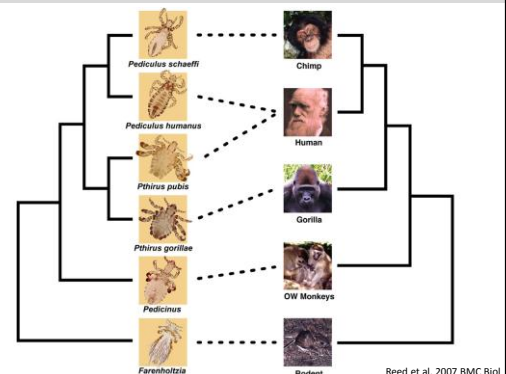
I. Antagonística (+ / - ou - / -)

- A. Hospedeiro/parasita - presa/predador
- B. Rainha Vermelha (equilíbrio coevolutivo)
- C. Competição e deslocamento de caráter

II. Mutualística (+ / +)

- A. Trófica
- B. Defensiva
- C. Dispersiva

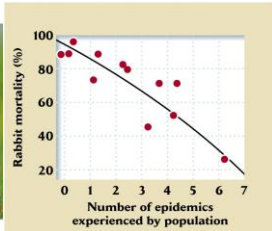
Coevolução no parasitismo: piolhos e primatas



Antagonismo +/- sem coevolução aparente

Parasitismo

Cochos e vírus na Austrália



Em 1950, a mortalidade dos myxoma vírus importados do Brasil era alta entre os coelhos europeus, exóticos na Austrália. Rapidamente, as populações de coelhos se tornaram mais e mais resistentes, mas não foi observada até o momento uma resposta coevolutiva dos vírus myxoma. Em 1991, liberaram outro vírus, o calicivírus RCD, para tentar novamente controlar a população de coelhos.

Mutualismo sem coevolução aparente

Será que todo mutualismo é exemplo de Coevolução?

Coadaptação implica em coevolução?

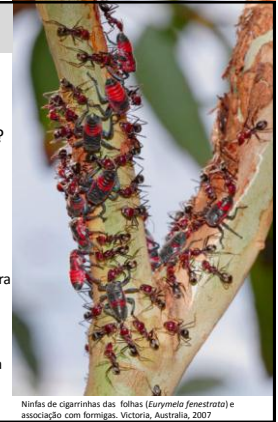
Como pode a coadaptação entre formiga e cigarrinha ter ocorrido?

1 – Coevolução

2 – Alternativa?

Cigarrinhas fornecem uma secreção doce para as formigas que “protegem” a cigarrinha.

Coadaptação interespecífica, ou seja, adaptação mútua de duas espécies sugere Coevolução... mas não é evidência definitiva de que a coevolução foi o processo que produziu a coadaptação.



Ninfa de cigarrinha das folhas (*Eurymeto fenestrata*) e associação com formigas, Victoria, Austrália, 2007

Evolução sequencial – alternativa

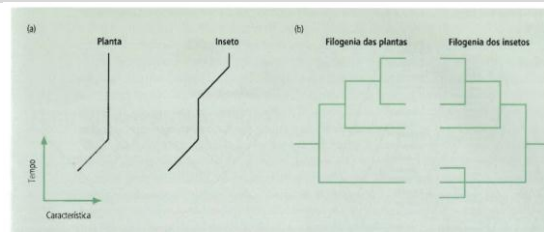


Figura 22.4

Evolução sequencial significa que a mudança em uma linhagem seleciona a favor de uma mudança na outra linhagem mas não o oposto. A seleção sequencial seria aplicável a plantas e insetos se a evolução das plantas influenciasse a do insetos, mas a evolução dos insetos tivesse pouca influência na das plantas. O padrão de modificações em (a) linhagens e (b) filogenias difere da coevolução estrita (compare com a Figura 22.2). (a) Mudanças nas plantas coevoluem com mudanças nos insetos, mas mudanças (de outros tipos que não as mudanças em plantas) nos insetos não causam mudanças nas plantas. (b) Quando há especiação das plantas, também há nos insetos, mas, quando há especiação nos insetos, ela não tem efeito sobre as plantas.

Interações ecológicas e Coevolução

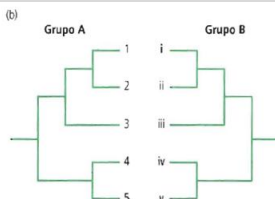
I. Antagônica (+ / - ou - / -)

- A. Hospedeiro/parasita - presa/predador
- B. Rainha Vermelha (equilíbrio coevolutivo)
- C. Competição e deslocamento de caráter

II. Mutualística (+ / +)

- A. Trófica
- B. Defensiva
- C. Dispersiva

Associação histórica entre as filogenias de linhagens em coevolução: a biologia comparativa histórica faz o uso de filogenias para identificar o padrão e o tempo em que ocorreram as mudanças



Frequentemente, interações de longo prazo podem levar a uma **coespeciação** (ex: parasita/hospedeiro ou predador/presa), isto é, a especiação da **linhagem hospedeira** (A) está correlacionada com a especiação na **linhagem do parasita** (B), demonstrando ocorrer **coevolução** quando esta é acompanhada de **coadaptação**.

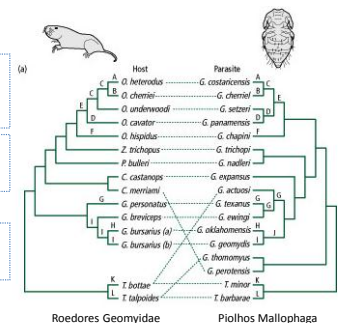
Obs: Mas nem toda coespeciação é coevolução, e nem toda coevolução gera um padrão de coespeciação.

Coevolução parasita-hospedeiro

Há **coespeciação** e alguns eventos de troca de hospedeiro

Por que hospedeiros e seus parasitas deveriam especiar sincronicamente?

As mesmas circunstâncias favorecem a especiação em ambos os grupos.



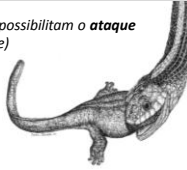
Evento vicariante afetando os roedores pode resultar no mesmo padrão no piolho, devido à sua restrita capacidade de dispersão.

Corrida armamentista

Adaptações recíprocas nas interações antagonistas que possibilitam o **ataque** (predação, herbivoria ou parasitismo) e a **defesa** (escape)

Sistema predador-presa

Salamandras *Taricha granulosa* possuem poderosas tetrodotoxinas (TTX) que são secretadas para proteção contra predadores.



A serpente *Thamnophis sirtalis* é o predador principal desta salamandra que evoluiu resistência às TTX

Coevolução inseto-planta

Predação (herbivoria)

“Corrida armamentista”

- A síntese de inseticidas naturais (**defesa**) pelas plantas predadas envenenam alguns insetos fitófagos.
- Mecanismos de desintoxicação (**ataque**) em alguns insetos permitem que estes se alimentem destas plantas.
- Estes mecanismos de **defesa** e **ataque** podem revelar ciclos de coadaptação com ou sem coespeciação.

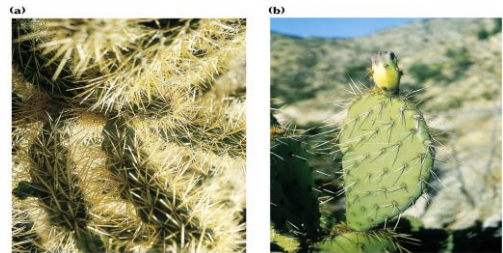
Coevolução inseto-planta

Predação (herbivoria)

“Corrida armamentista”

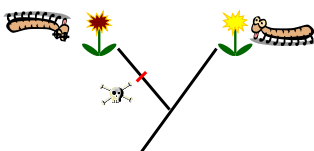
A coevolução pode ser observada na invasão de um novo nicho delimitado quimicamente: a **desintoxicação** apresentada por alguns insetos pode permitir predação plantas não necessariamente próximas filogeneticamente, basta que apresentem similaridades bioquímicas nas suas defesas (ex: mesmo tipo de alcalóide...).

Adaptações estruturais e químicas de plantas espinhos, pêlos, cascas das sementes, resinas adesivas, alcalóides etc



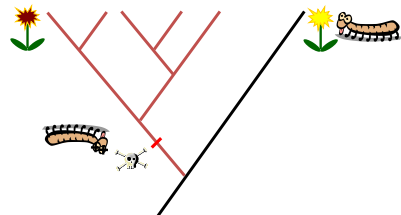
Várias adaptações em plantas estão relacionadas à proteção contra herbivoria

Escape e radiação coevolutiva (Ehrlich e Raven, 1964)



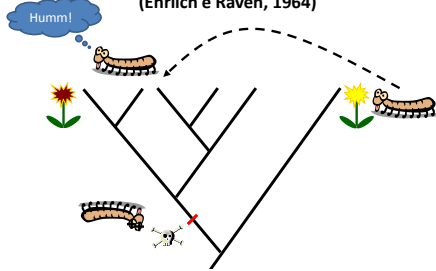
Etapa 1: Uma nova mutação aparece e é fixada por seleção natural entre os hospedeiros (planta) por conferir resistência ao parasitismo/herbivoria (seleção positiva).

Escape e radiação coevolutiva (Ehrlich e Raven, 1964)



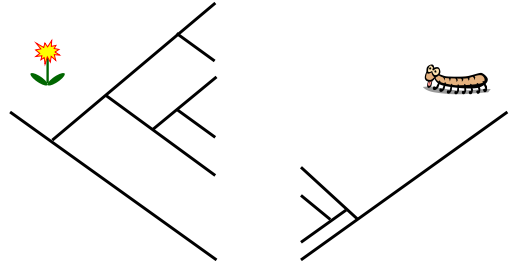
Etapa 2: A linhagem resistente do hospedeiro diversifica rapidamente (radiação pós-escape) na ausência de herbivoria/parasitismo

Escape e radiação coevolutiva (Ehrlich e Raven, 1964)



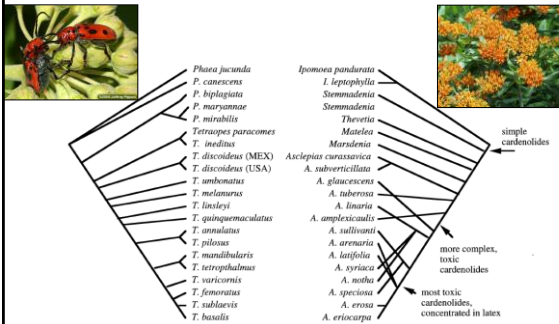
Etapa 3: Uma nova mutação na população do parasita/herbívoro permite que este se alimente das plantas hospedeiras previamente resistentes. Em seguida ocorre uma rápida diversificação dos herbívoros (escape e radiação adaptativa)

Escape e radiação coevolutiva (Ehrlich e Raven, 1964)



Como resultado ocorrem rápidos episódios de diversificação adaptativa. Em alguns casos se observa coevolução, mas não coespeciação.

Coevolução plantas e insetos - herbivoria



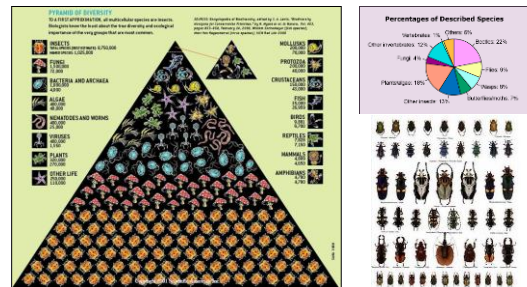
Coespeciação incompleta entre besouros *Tetraopes* que se alimentam de plantas do gênero *Asclepias*

Coevolução e radiação

Teólogos perguntaram ao biólogo JBS Haldane:

"O que alguém poderia concluir sobre o Criador a partir de sua criação divina?"

Haldane respondeu: "Que Ele era um fanático por besouros"



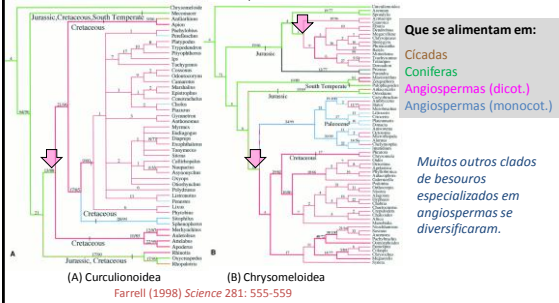
Coevolução e radiação

Por que existem tantas espécies de besouros?

Os besouros fitófagos formam um grupo monofilético, mas aqueles especializados em angiospermas se diversificaram em múltiplas formas.

Que se alimentam em:
Cicadas
Coníferas
Angiospermas (dicot.)
Angiospermas (monocot.)

Muitos outros clados de besouros especializados em angiospermas se diversificaram.

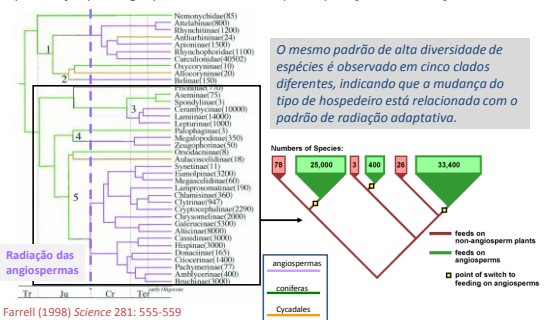


Coevolução e radiação

Por que existem tantas espécies de besouros?

Especialização para angiospermas levou a uma rápida especiação via coevolução.

O mesmo padrão de alta diversidade de espécies é observado em cinco clados diferentes, indicando que a mudança do tipo de hospedeiro está relacionada com o padrão de radiação adaptativa.



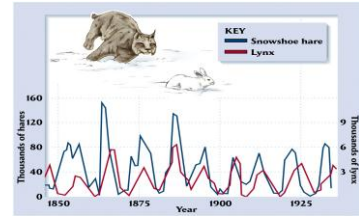
Coevolução
Antagônica +/-

Predação

O "equilíbrio" entre populações de predadores (consumidores) e presas (recursos) depende das adaptações acumuladas ao longo da evolução de cada linhagem



A dinâmica da predação

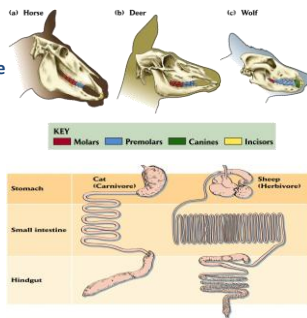


Presas e predador sofrem pressões seletivas recíprocas por longos períodos de tempo

Predadores têm adaptações para explorar suas presas (forma e função relacionada com a dieta)

À medida que as presas aumentam de tamanho ou ficam mais velozes, tornam-se mais difíceis de capturar, os predadores se tornam mais especializados:

1. Mobilidade;
2. Órgãos de sentido (visão, olfato, audição etc);
3. Estruturas bucais e aparelho digestivo relacionados com a dieta.



Interações de predação:

presas fixam adaptações que auxiliam a evitar seus predadores

- Refúgios físicos e funcionais (tamanho)
- Escape (sentidos aguçados e velocidade)
- Coloração (críptica/coloração de advertência)
- Adaptações estruturais e químicas nas plantas e animais (cheiros ruins, secreções nocivas, espinhos, carapaças, etc)

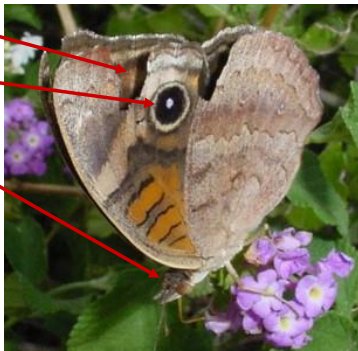


Coevolução antagonística e camuflagem

Bicadas de aves

Olho falso

Olho verdadeiro



Catídidos (Katydidae) da Amazônia

Diabo Espinhoso
Spiny Devil subfamília
Cophopterinae



Folha morta

Variante rosa de
espécie verde
subfamília
Phaneropterinae



Folha com doença

Com camuflagem de
líquen



Folha seca,
parcialmente comida

Arco-íris - imita uma
vespa quando em
perigo



Catídido Bolívar
Folha seca bem
mastigada

Catíddeos (Katydidæ) da Amazônia

Com camuflagem de musgo



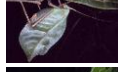
Imitador de vespa da subfamília Phaneropterinae



Catíddeo aeroplano



Folha verde com fezes de passarinho



Imita folhas que direcionam água da chuva para o chão



Catíddeo Pavão

Mimetismo Batesiano

Monarca



Danaus plexippus

Vice-rei



Limenitis archippus

Monarca é venenosa, vice-rei não é.

Coevolução antagonística +/-

Mimetismo Batesiano

animais e plantas palatáveis mimetizam espécies impalatáveis
a) vespa, b) mantídeo, c) mariposa



Mimetismo Mülleriano



Heliconius erato



Heliconius melpomene



Heliconius sapho



Heliconius cydno

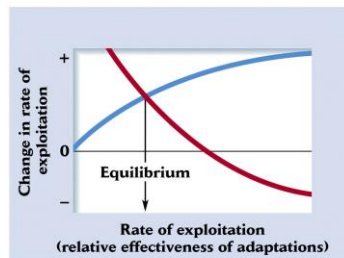
Todas são venenosas

Coevolução mutualística +/+

Coevolução presa/hospedeiro e predador/parasita

- **INSTABILIDADE:** espécies A e B coevoluem e, em determinado momento, A pode ter novas adaptações que não são correspondidas adaptativamente por B que, nesse caso, pode se extinguir.
- **EQUILÍBRIO ESTÁTICO:** A e B adquirem um conjunto de adaptações ótimas e ali permanecem (raro).
- **EQUILÍBRIO DINÂMICO** (ou equilíbrio da Rainha Vermelha): por Seleção Natural, A e B estão continuamente coadaptando-se, com novas estruturas e mecanismos de ataque e defesa aparecendo nas populações ao longo das gerações.

Equilíbrio dinâmico



KEY

— Predator (increased exploitation)

— Prey (decreased exploitation)

Equilíbrio dinâmico e a Rainha Vermelha

O modelo mais simples de taxas de evolução entre consumidores e recursos sugere um equilíbrio estável no qual estas são iguais, e a taxa de exploração dos recursos permanece constante.



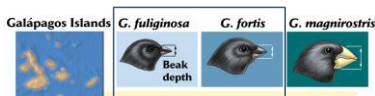
*"Temos de correr o máximo para sempre continuar no mesmo lugar!"**

* de 'Alice no país dos espelhos' por Lewis Carroll

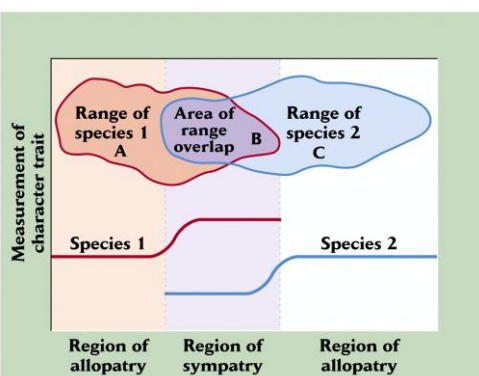
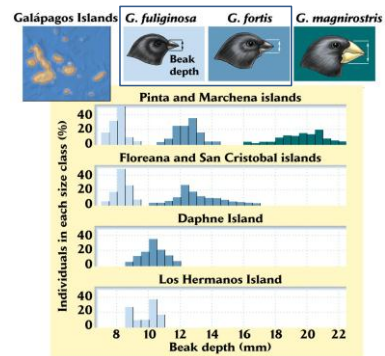
Competição e deslocamento de caráter

Se um determinado caráter de duas espécies estreitamente relacionadas diferem mais nas regiões em que estas ocorrem em simpatria do que nas áreas alopatricas, este padrão pode ter se originado por pressão seletiva biótica mútua, levando à divergência em simpatria devido à competição.

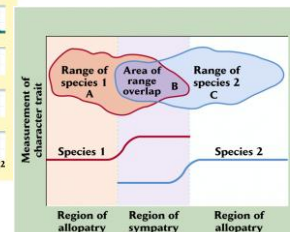
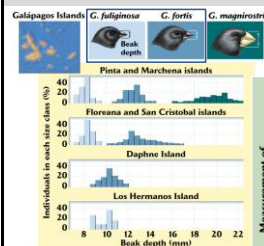
Competição e deslocamento de caráter



- Caracteres de duas espécies relacionadas diferem mais em regiões em simpatria do que em alopatria.
- Este padrão pode se originar da pressão seletiva promovendo divergência em simpatria, devido a competição por nichos parecidos.



Competição e deslocamento de caráter



Coevolução
mutualísticaMutualistas apresentam funções
complementares

Interações entre espécies que trazem benefícios a ambos parceiros podem levar à coevolução:

- Cada parceiro é especializado em realizar uma função complementar à função do outro;
- Tipos : Trófico, Defensivo, Dispersivo.

Mutualismo Trófico

Geralmente envolve parceiros especializados na obtenção de energia e nutrientes:

- Tipicamente, cada parceiro supre um nutriente limitado ou fonte de energia que o outro não pode obter por si próprio.

Líquens: fungos (heterotróficos)* associados com algas ou cianofíceas (autotróficos)

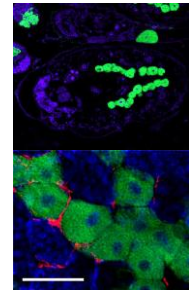
Corais: celenterados coloniais associados com dinoflagelados fotossintetizantes



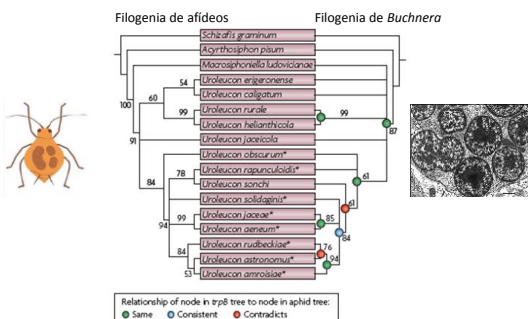
Afídeos e endossimbiontes



Espécies de afídeos

Bactérias do gênero *Buchnera* nas células intestinais de afídeos (coloração verde)

Coespeciação e mutualismo trófico



Evolução de dois táxons associados mutualisticamente: afídeos e seus endossimbiontes

Mutualismo Defensivo

Envolve espécies que recebem alimento ou abrigo de seus parceiros em troca de uma função defensiva:

- A função defensiva pode proteger um parceiro contra herbívoros, predadores ou parasitas

Heremitas e anêmonas (não há evidência de coevolução)



Acácias e formigas (parece que há realmente coevolução em alguns casos)

Mutualismos e formigas



Formigas sustentando uma lagarta



Formigas sugando "néctar" de afídeos

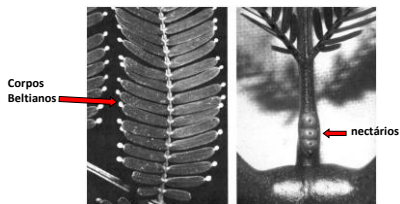
Formigas e Acácias

Especialistas em mutualismo



Formigas e Acácia

- Formigas *Pseudomyrmex* vivem em caules de *Acacia* na América do Sul
- Formigas protegem as acácias de outros herbívoros e cortam outras plantas competidoras.
- Acácias alimentam formigas com corpos Beltianos e nectários



Corpos Beltianos

nectários

Formigas e Acácia na África

- Na África, múltiplas espécies de formigas competem pelas acácias.
- As espécies em desvantagem desfolham suas próprias hospedeiras para evitar competição.
- Isto previne a planta de se reproduzir e o **mutualismo** se torna **parasitismo**.



Mutualismo Defensivo formigas e lagartas



Lagartas licenídeas (*Glaucopsyche* sp) secretam "néctar adocicado" que formigas bebem. As formigas defendem as lagartas contra vespas parasitas.

A secreção de "néctar" pelas lagartas e a defesa pelas formigas são coadaptações.

Mutualismo formigas e lagartas

Tabela 22.1

Há maior probabilidade de parasitismo das lagartas da borboleta licenídea *Glaucopsyche lygdamus* se elas não forem protegidas por formigas. Algumas lagartas foram afastadas experimentalmente das formigas e a taxa de parasitismo foi medida neles e em uma amostra de lagartas-controle, não-tratadas. Os dois locais ficam no condado de Gunnison, no Colorado. Os parasitas eram vespas e moscas e *n* é o tamanho da amostra. Reproduzida de Pierce e Mead (1981), com permissão. © 1981 American Association for the Advancement of Science.

Local	Lagartas sem formigas		Lagartas com formigas	
	% parasitadas	n	% parasitadas	n
Gold Basin	42	38	18	57
Naked Hills	48	27	23	39

Mutualismo: proteção das formigas contra as vespas e moscas e alimentação das formigas por secreção do órgão de Newcomer

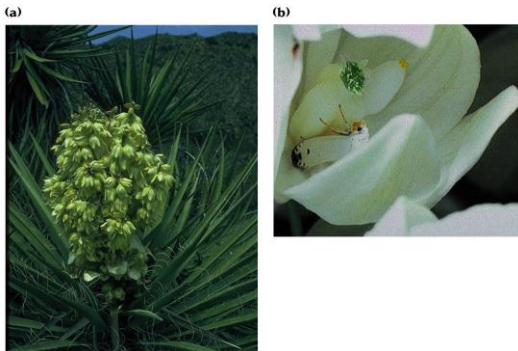
Mutualismo Dispersivo

- Envolve animais que:
 - transportam pólen em troca por recompensas tais como néctar (e.x. flor e abelha);
 - fazem o transporte e a dispersão de sementes em troca do valor nutritivo das frutas ou outras estruturas associadas com as sementes.

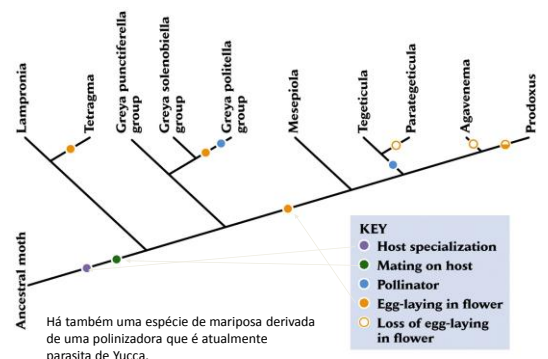
Coevolução e mutualismo dispersivo



Yucca e a mariposa



Filogenia das mariposas da Yucca



Interações e coevolução 1

- Interações entre espécies são as principais fontes de seleção e resposta evolutiva.
- Coevolução é a evolução interdependente de espécies que interagem ecologicamente.
- Evidências de mudanças evolutivas nos sistemas consumidor-recurso vem dos estudos de interação hospedeiro-parasita.

Interações e coevolução 2

- Predadores e presas podem alcançar um equilíbrio evolutivo.
- Competição pode exercer forte pressão seletiva entre competidores, cuja consequência principal pode ser o deslocamento de caráter.
- Mutualismos são relacionamentos com mútuos benefícios e podem ser: tróficos, defensivos, ou dispersivos.

Interações e coevolução 3

- Análise filogenética nos permite inferir a história evolutiva da interação interespecífica.
- Um estudo de caso detalhadamente estudado envolve yuccas (hospedeiros) e suas mariposas polinizadoras (simbiontes) ou parasitas.
- A identificação de relacionamentos coevoluidos é difícil, e pré-adaptações podem complicar a interpretação destes dados.
- Outra dificuldade se deve à existência de múltiplas interações que podem gerar a Coevolução Difusa.

Coevolução difusa

Envolve mais de duas espécies, às vezes em uma rede de interação de dezenas de espécies

Os casos mais claros de coevolução vem de interações entre pares, mas na prática, cada espécie experimenta pressões seletivas de várias outras espécies e também exerce pressões sobre várias outras espécies.

A evolução de uma espécie qualquer será uma resposta agregada (ou composta) a todas as espécies interagentes (mutualistas, competidoras, predadoras, presas) e qualquer mudança evolutiva em uma linhagem pode não ser facilmente explicada em termos de apenas uma espécie interagente.

Isto é **coevolução difusa**, por ser muito complexa é difícil de se estudar...

Estudo de caso:

Coevolução mutualística entre insetos e plantas



Caso antigo entre angiospermas e insetos

As interações contemporâneas entre as plantas com flores (Angiospermae) e seus polinizadores são interpretadas como uma longa e íntima relação coevolucionária, de aproximadamente 100 milhões de anos.

Histórico

- Final do Cretáceo
 - Aparecimento das plantas com flores
 - Radiação adaptativa dos insetos – principalmente nas famílias de abelhas
- Atualmente
 - Angiospermas é o grupo mais abundante e diverso dos vegetais.
 - Milhares de insetos polinizadores, principalmente Hymenoptera, Coleoptera, Lepidoptera e Diptera. Só abelhas e vespas são cerca de 30.000 espécies.

Reprodução cruzada

Atualmente, existem cerca de 250.000 espécies de angiospermas e uma grande parcela destas depende de insetos para sua polinização.

Esta interdependência coevolutiva parece ser fundamentada na vantagem adaptativa da reprodução sexuada nas Angiospermas.

Importância evolutiva

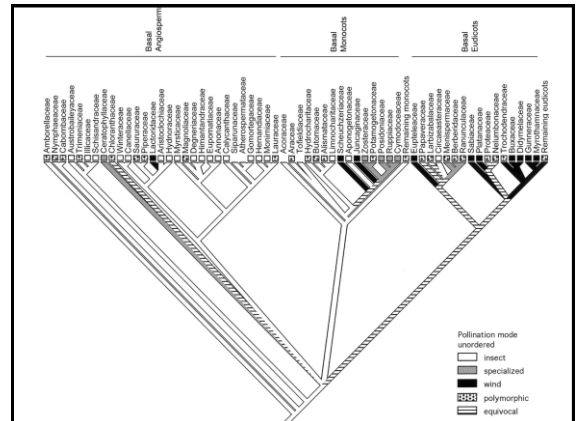
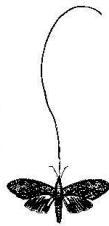
- Quanto mais atraentes são as flores para o inseto, mais frequentemente seriam visitadas;
- Quanto mais visitadas maior número de sementes (e de diferente país) poderia produzir;
- Existe uma correlação positiva entre tamanho populacional efetivo, diversidade genética, valor adaptativo e potencial evolutivo – que aumenta com a reprodução sexual exogâmica.

• Portanto:

Qualquer mudança fenotípica nas flores que tornasse essas visitas de polinizadores mais frequentes e/ou mais eficientes, ofereceria uma vantagem para a planta!

Polinização por insetos

A diversificação radiativa de angiospermas e insetos foi impulsionada por **Coevolução**



Atrativos das angiospermas

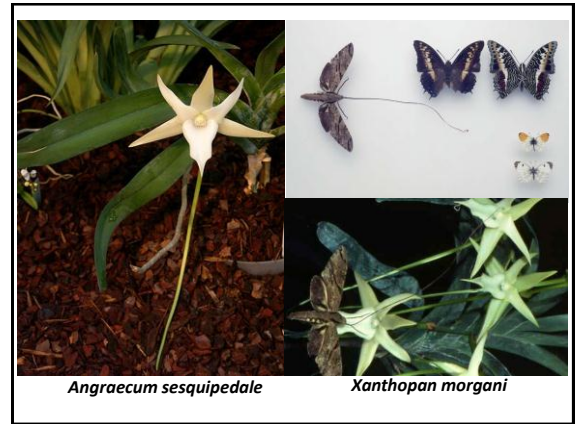
- Pólen, verticilos florais e, principalmente, néctar são fontes importantes de energia para muitas espécies de insetos que dependem de flores como recurso para a sua alimentação e também como provisão para as suas crias.



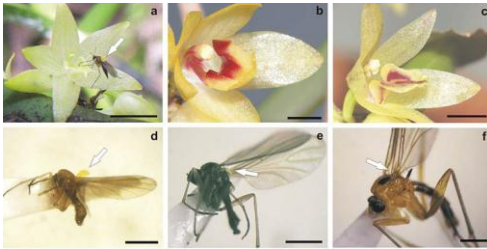
Abelhas e angiospermas



Ophrys vernixia



Especificidade de polinizadores dípteros em *Octomeria* sp.



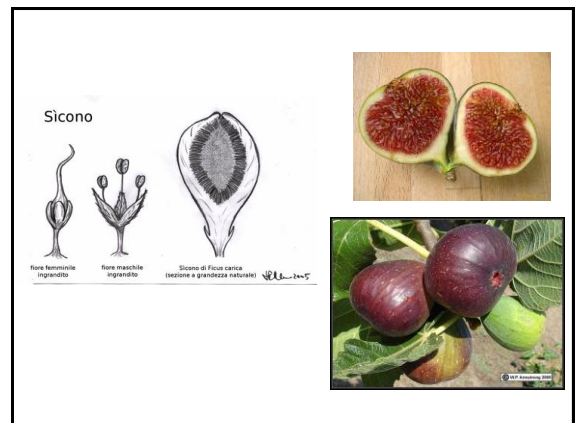
a *Octomeria crassifolia* com polinizador *Bradysia* sp. (Sciaridae) no labelo.
b *O. grandiflora*. **c** *O. praestans*. **d-e** espécies de *Bradysia* (Sciaridae), polinizadoras de *O. crassifolia*. **f** *Pseudosciara* sp. (Sciaridae), polinizadora de *O. grandiflora*.
 A seta branca aponta para a polínea (saco de pólen) preso às costas dos insetos.

Barbosa et al. (2009) Plant Syst Evol 283:1-8



Figos

- Inflorescências globulares do tipo sicônio
- Aproximadamente 900 espécies (*Ficus* sp.) da família Moraceae
- Inflorescência encerrada em uma cápsula
- Contém flores masculinas e femininas



Vespas da Família Agaonidae

- Tamanho diminuto
- Polinizadoras especializadas da família Moraceae, em particular, das várias espécies do gênero *Ficus*
- Dimorfismo sexual



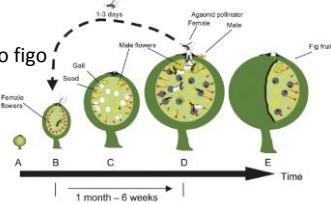
Características importantes

- Vespas
 - Peças bucais dos machos
 - Patas modificadas
 - Ovipositor
 - Coleta do pólen
 - Receptáculo para o transporte de pólen
 - Polinização
 - Comportamento "Altruista"
- Figos
 - Confinamento das flores
 - Abertura estreita
 - Alimentação



Fêmeas de vespas

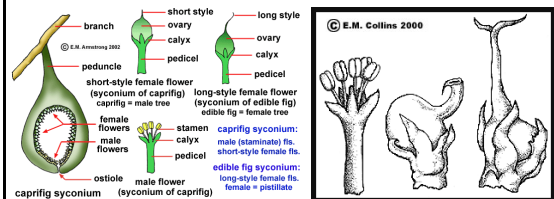
- Eclodem fecundadas
- Coletam o pólen
- Buscam por um novo figo
- Entram pelo orifício
- Polinização
- Oviposição



Polinizar ou ovipositar?

Figueira

- Flores com estiletes diferentes
- Flores com estiletes iguais

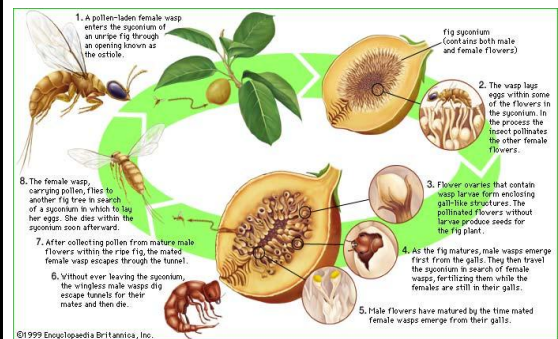


Vespas machos

- Após a fecundação das fêmeas, ainda em suas cápsulas, os machos cavam um túnel com suas peças bucais especializadas por onde sairão as fêmeas na fase adulta.
- Por que cavar e não copular?



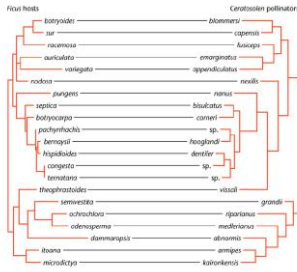
Ciclo



Mutualismo figo-vespa

Coespeciação

Figos e vespas polinizadoras apresentam um alto grau de coespeciação



Weiblen e Bush (2002) *Mol. Ecol.* 11:1573-1578

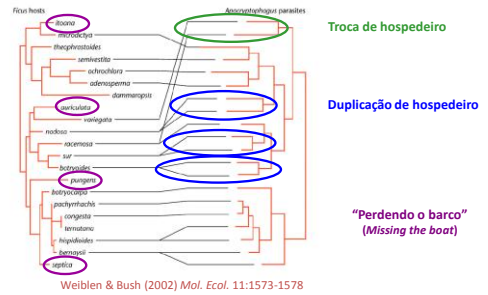
Apesar da existência de algumas vespas parasitas, a especificidade figo-polinizador é mantida.

Isto indica um relacionamento ecológico interdependente de longo prazo.

Parasitismo figo-vespa

Coespeciação

Figos e vespas parasitas não apresentam coespeciação



Weiblen e Bush (2002) *Mol. Ecol.* 11:1573-1578