

Coevolução => influência recíproca

...um caso especial onde o próprio ambiente da espécie está em evolução...

Definições:

“Evolução simultânea de adaptações ao longo de várias gerações em duas ou mais populações (ou espécies) que interagem tão intimamente que **cada uma delas age como uma força seletiva** sobre a outra.”

Futuyma 1998 → “Mudanças genéticas recíprocas de espécies interagentes devido a **seleção natural** imposta por cada uma sobre a outra.”

- **Coevolução específica:**

Duas ou poucas espécies interagindo e produzindo pressões seletivas recíprocas.

(A) Specific coevolution

Legend: — Prey or host species (red line), — Predator or parasite species (blue line)

The graph shows two lines that rise and fall in a reciprocal pattern over time, indicating mutual selective pressures.

Coevolução Difusa

As relações coevolutivas freqüentemente são difusas

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** e é muito difícil de se estudar....

Escape e Radiação Coevolutiva

(C) Escape-and-radiate coevolution

The graph shows a branching tree of species over time. A single line representing a trait value increases as the species branch out, illustrating the 'escape-and-radiate' model.

Coevolução

- **Por que estudar coevolução?**

Controle biológico de pragas: a compreensão de como evoluem as interações entre parasitas e hospedeiros pode auxiliar na **busca de mecanismos eficientes de controles das pragas agrícolas**.

Agricultura: formação de **linhagens mais produtivas e mais resistentes**.

Medicina: **controle de doenças**.

Preservação da biodiversidade: as interações entre espécies também tornam diverso o meio biótico. Interações com uma história (co-)evolutiva são ainda mais ricas, devido às adaptações das espécies participantes. A manutenção de ecossistemas funcionais depende das interações entre as populações existentes:

- parasitas e predadores controlam os **tamanhos populacionais** de suas presas;
- competidores interferem mutuamente nas **larguras de nicho** uns dos outros;
- mutualistas aumentam a **complexidade do sistema**.

Co-adaptação X coevolução

Co-adaptação **pode indicar** coevolução

Formica fusca

órgão de Newcomer

Borboleta licenideia (*Glaucopsyche lygdamus*)

Vespa braconídea
Mosca taquíneida

Pierce e Mead (1981)

- Evolução em conjunto? Ancestrais coevoluíram?
- Evolução independente? Ancestrais evoluíram independentemente para, mais tarde, se "encontrarem".
- Quando há várias espécies dentro de um grupo de espécies que apresentam características de co-adaptação similares => sugestivo de coevolução

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

Daniel H. Janzen (1980)
Quando há coevolução?
Evolution, 34 (3): 611-612



Duas espécies podem estar evoluindo de modo independente e em um determinado tempo pode simplesmente ocorrer que as duas formas estejam mutuamente adaptadas (pré-adaptadas).

Logo, **para demonstrar coevolução** deve-se não só mostrar que as duas formas estejam coadaptadas hoje, mas que **seus ancestrais evoluíram juntos, exercendo forças seletivas um sobre o outro.**

Coevolução inseto-planta

- Venenos de plantas x mecanismos de desintoxicação de insetos

Grupo bioquímico
(podem ser espécies filogeneticamente distantes)

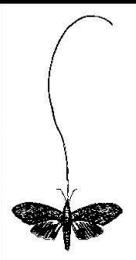


Insetos resistentes
(que se alimentam de espécies deste grupo)

- Diversificação de ambos os grupos.

Dieta e Polinização

- Especialização de polinizadores e diversificação de tipos de flores
- Dependência de insetos para a polinização

Xanthopan morgani *Angraecum sesquipedale*

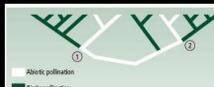
Coevolução inseto-planta

Insetos e angiospermas

- Os 2 táxons se diversificaram na mesma época?
 - Plantas floríferas -> Cretáceo
 - Os insetos já estavam se diversificando?
 - Sua diversificação se intensificou?
- Labandeira e Sepkoski (1993): Nº de famílias
 - 100 no Triássico -> 300 no Cretáceo inf.
 - 400 no Terciário inf. -> 700 no Terciário Sup.
 - Crece em linha (logarítmica) reta: sem aceleração
- Grimaldi (1999): diversificação dentro das famílias
- Os grupos de angiosp. polinizadas por insetos são mais diversos do que os polinizados abioticamente?
 - Dodd et al. (1999)

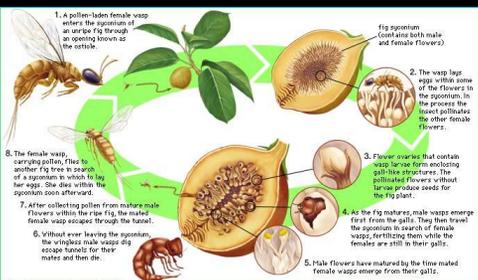


Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera e Diptera



Coevolução inseto-planta

- Exemplo clássico: vespas e figos



- A pollen-laden female wasp enters the spigotium of an unripe fig through an opening known as the ostiole.
- The wasp lays eggs within some of the flowers in the spigotium, in the process she pollinates the other female flowers.
- Flower ovaries that contain "big" seeds form encasing gall-like structures. The pollinated flowers without larvae produce seeds for the fig plant.
- As the fig matures, male wasps emerge first from the galls. They then travel the spigotium in search of female wasps, fertilizing them while the females are still in their galls.
- Male flowers have reached by the time male female wasps emerge from their galls.
- Without ever leaving the spigotium, the viviparous male wasp dig escape tunnels for their mates and then die.
- After collecting pollen from mature male flowers within the ripe fig, the mated female wasp escapes through the tunnel.
- The female wasp, carrying pollen, flies to another fig tree to create a spigotium in which to lay her eggs. She dies within the spigotium soon afterwards.

© 1999 Encyclopaedia Britannica, Inc.

Coevolução inseto-planta

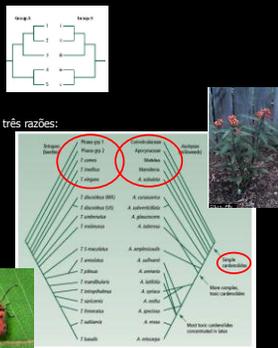
- Filogenia especular -> se a filogenia dos dois táxons tem o mesmo padrão de ramificações (ou quase o mesmo) são co-filogenias.

As co-filogenias podem surgir por, pelo menos, três razões:

- Coevolução
- Evolução sequencial
- Especiação independente

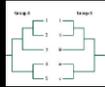
Mútua influência evolutiva
Mútua especiação

- Ex.: em alopatria...



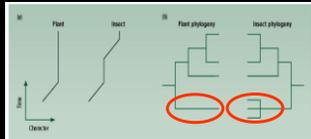
Coevolução inseto-planta

• **Filogenia especular** → se a filogenia dos dois táxons tem o mesmo (ou quase) padrão de ramificações são co-filogenias.



As co-filogenias podem surgir por, pelo menos, três razões:

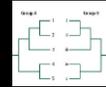
1. **Coevolução** ... Muitos insetos só comem um tipo de planta, enquanto as plantas são comidas por muitos insetos
2. **Evolução seqüencial** ...pressão seletiva apenas 'leve'...
3. **Especiação independente**



As mudanças em um táxon levam a mudanças no outro, mas o contrário não ocorre.

Coevolução inseto-planta

• **Filogenia especular** → se a filogenia dos dois táxons tem o mesmo (ou quase) padrão de ramificações são co-filogenias.



As co-filogenias podem surgir por, pelo menos, três razões:

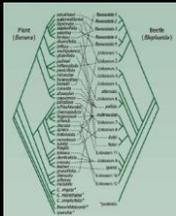
1. **Coevolução** ... Alguns fatores independentes levam a especiação de ambos...
2. **Evolução seqüencial**
3. **Especiação independente**



Dois táxons não têm mútua influência evolutiva, mas algum fator independente leva à especiação de ambos (ex: especiação alopátrica).

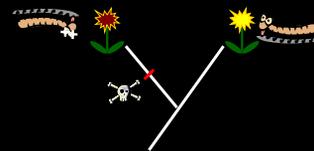
Coevolução inseto-planta

• **Não há filogenia especular** → exploração de grupos bioquímicos, não de grupos filogenéticos. Há coevolução mas não há co-filogenia.



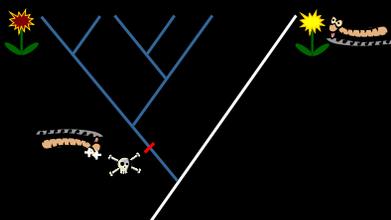
RESUMINDO
 Pode haver co-filogenia sem coevolução.
 Pode haver coevolução sem co-filogenia.

Escape e radiação coevolutiva (Ehrlich e Raven, 1964)



Etapa 1: Um nova mutação aparece entre os hospedeiros (planta) que confere resistência ao parasitismo (seleção positiva).

Escape e radiação coevolutiva (Ehrlich e Raven, 1964)



Etapa 2: A linhagem resistente do hospedeiro diversifica rapidamente na ausência de parasitismo

Escape e radiação coevolutiva (Ehrlich e Raven, 1964)



Etapa 3: Uma nova mutação aparece no parasita que permite-o alimentar-se nas linhagens hospedeiras previamente resistentes. Em seguida ocorre uma rápida diversificação dos parasitas

Escape e radiação coevolutiva (Ehrlich e Raven, 1964)

Como resultado ocorrem rápidos episódios de diversificação. Neste caso se observa coevolução, mas não coespeciação.

Coevolução parasita-hospedeiro

Uma mudança no parasita que melhore sua capacidade de penetrar no hospedeiro, irá provocar reciprocamente, a seleção para uma mudança no hospedeiro.

HOSPEDEIRO ↔ PARASITA

Coevolução antagonônica
X
Coevolução mutualista

Virulência parasítica é expressa como a **redução do valor adaptativo de um hospedeiro parasitado** em relação a um hospedeiro não-parasitado.

Quanto maior/mais rápido o dano causado ao hospedeiro → maior a virulência do parasito → menor o valor adaptativo do hospedeiro.

Coevolução parasita-hospedeiro

Oryctolagus cuniculus
(Europa → Austrália)

1950- vírus introduzido na Austrália para acabar com a praga

Mixomavírus (América do Sul)

Sylvilagus brasiliensis

- Com o passar do tempo tanto o hospedeiro aumentou sua resistência... a ação da SN ... quanto o vírus diminuiu sua virulência. Como???
- "A seleção natural pode favorecer uma virulência mais alta ou mais baixa, conforme o modo de transmissão do parasita..."

Coevolução parasita-hospedeiro

- Infecções únicas X infecções múltiplas

Parasita com menor virulência (seleção de parentesco)
X
parasita com maior virulência (parasita egoísta)

- Transmissão vertical X transmissão horizontal (para a prole)

Parasita com "interesse" no sucesso reprodutivo do hospedeiro
X
Parasita "independe" do sucesso reprodutivo do hospedeiro

Coevolução parasita-hospedeiro

- Também pode haver co-filogenia, com ou sem co-especiação.

Há **co-especiação** e alguns eventos de troca de hospedeiro

Por que hospedeiro e parasita haveriam de se especiar sincronicamente?

As mesmas circunstâncias favorecem a especiação em ambos os grupos.

Ex.: Evento vicariante no roedor; Capacidade de dispersão limitada do piolho

Coevolução parasita-hospedeiro

- Também pode haver co-filogenia, com ou sem co-especiação.

Sem co-especiação (observar escala de tempo, relógio molecular)

a Co-filogenia aqui não deriva de co-especiação e sim de...

...mudança de hospedeiros filogeneticamente relacionados

Influência da fisiologia e sistema imune dos hospedeiros

Primates e Lentivírus: imagens especulares

Coevolução presa-predador

- Uma "corrida armamentista" explicaria o aumento relativo do tamanho do cérebro dos vertebrados ao longo da evolução.

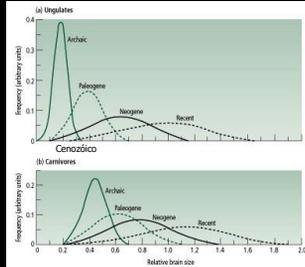
Jerison (1973)

Cérebros maiores...

...maior "esperteza" para pegar uma presa ou para escapar de um predador

EVOLUÇÃO PROGRESSIVA
Organismos mais bem adaptados às suas circunstâncias ao longo do tempo evolutivo

x
EVOLUÇÃO EM ESCALADA
Presas e predadores co-evoluindo para neutralizar as estratégias uns dos outros



Coevolução presa-predador

- INSTABILIDADE:** espécies A e B co-evoluem e em determinado momento **A pode ter adaptações superiores às adaptações de B** e, nesse caso, **B pode caminhar para a extinção**. Ou vice-versa.

- EQUILÍBRIO ESTÁTICO:** A e B adquirem um conjunto de adaptações ótimas e ali permanecem.

- EQUILÍBRIO DINÂMICO (ou equilíbrio Rainha Vermelha):** a SN atua continuamente em A para que ela enfrente os melhoramentos desenvolvidos por B. E vice-versa.



Lewis Carroll: Alice no país das maravilhas
"aqui você precisa correr tanto quanto se consegue para ficar no mesmo lugar."

Grandes questões...

- Qual o papel da co-evolução na MACROEVOLUÇÃO?
 - Nesse caso tanto **os fatores bióticos** quanto **abióticos** (mudanças no ambiente físico: climática, tectônica, impactos de asteróides).
 - Se o ambiente se tornasse estático, as mudanças evolutivas cessariam ou as relações entre espécies seriam suficientes para manter a evolução em andamento?
- O que é mais frequente: evolução seqüencial ou co-evolução recíproca?

Interações inter e intra específicas

	Espécie 1	Espécie 2
Mutualismo (mutualismo obrigatório)	+	+
Protocooperação (mutualismo facultativo)	+	+
Comensalismo	+	0
Parasitismo	+	-
Predação (inclui herbivoria e parasitoides)	+	-
Competição (interspecífica)	-	0
Allopatia	-	0
	-	+

	Indivíduo 1	Indivíduo 2
Interações sociais	+	+
Predação (canibalismo)	+	-
Competição (intraspecífica)	-	0

Coevolução

- 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

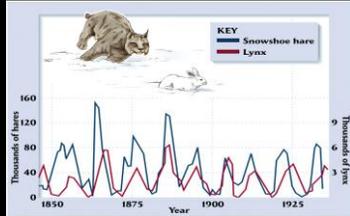
Coevolução
Antagonística +/-

Predação

O "equilíbrio" entre populações de consumidores e presas depende das adaptações desenvolvidas ao longo de sua evolução: a noção de coevolução



A dinâmica da predação

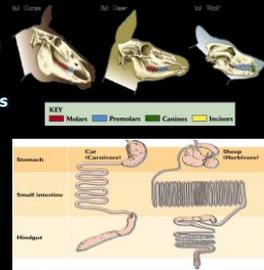


Presa e predador sofrem pressões seletivas recíprocas.

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

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

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



A percepção do risco da predação: presas desenvolvem adaptações para 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)



Adaptações estruturais de plantas (espinhos, pêlos, cascas das sementes, resinas adesivas, etc)



Coevolução antagonística e camuflagem

Bicadas de aves

Olho falso

Olho verdadeiro

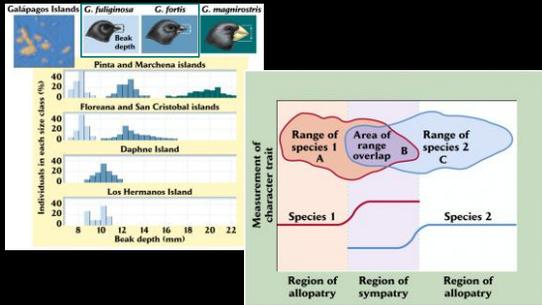


Coevolução Presa-Predador

As salamandas (*Taricha granulosa*) apresentam defesas contra a predação. Produzem uma neurotoxina (tetrodotoxina- TTX). As *Thamnophis sirtalis*, em contrapartida desenvolveram uma resistência a essa toxina – evolução Simpátrica.



Competição e deslocamento de caráter



Coevolução mutualística

Mutualistas apresentam funções complementares

- Interações entre espécies que beneficiem ambos parceiros podem levar à coevolução:
 - Cada parceiro é especializado em realizar uma função complementar à função do outro
 - Tipos : Trófico, Defensivo, Dispersivo

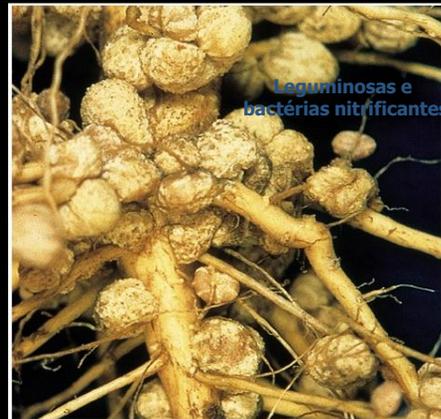
Mutualismo Trófico

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.

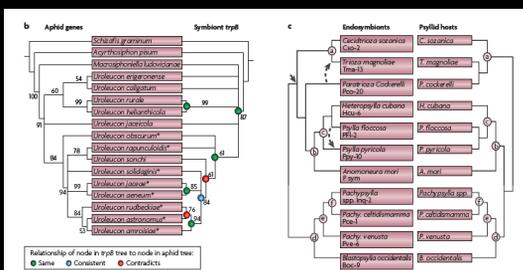
Líquens: fungos (heterotróficos) * algas ou cianófitas (autotróficos)

Corais: com dinoflagelados fotossintetizantes



Leguminosas e bactérias nitrificantes

Evolução paralela de dois táxons associados (como hospedeiros e seus simbiosites)



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 coevolução)

