Evolução das Interações entre as Espécies

Profª Ana Luisa Miranda-Vilela

Objetivos

- Compreender a influência das interações entre espécies sobre a evolução das espécies envolvidas.
- Refletir sobre os impactos que estas interações têm sobre variações históricas da diversidade e da biogeografia das espécies.

MADAGASCAR
ESCAPE 2 AFRICA

"*Nosso mundo é uma rede vasta e complexa de inter-relações. Os animais, inclusive nós, precisam achar parceiros, cuidar de suas famílias e manter boas relações com os vizinhos. Todos esses relacionamentos influem na maneira como nos apresentamos e comportamos. Esta é a surpreendente história de como as inter-relações entre todas as criaturas vivas vêm moldando a aventura da vida.*"

Filme "*Vivendo Juntos*" (BBC)

Filme “Vivendo juntos” - Resenha

http://www.educadores.diaadia.pr.gov.br/modules/debaser/singlefile.php?com_mode=flat&com_order=1&id=8893

http://www.biologia.bio.br/curso/curso_3.htm

Coexistência

- Todos os organismos ou conjunto de organismos da mesma espécie (populações) ou de espécies diferentes (comunidade) que compartilham uma mesma localidade no tempo e no espaço estão sujeitos a interação.
- Esta interação pode ocorrer caso eles tenham recursos (alimentos, bebida, etc.) ou condições (clima, inimigos naturais, etc.) em comum ou quando um é o recurso ou condição do outro.

Interações

- São resultantes das atividades de obtenção de recursos (abrigo, alimento, condições favoráveis para reprodução) de cada espécie afetando positiva ou negativamente as outras com as quais convive.
- São significativas apenas quando há efeito na dinâmica de pelo menos uma das populações envolvidas.

Interações

- As interações entre organismos não são constantes e dependem da
  - idade/fase do ciclo de vida
  - características do meio
  - densidade da população

E quais seriam os tipos de interações existentes entre espécies?

Tipos de interações entre espécies

Tipo de interação	Espécies		Observações
	1	2	
Competição	–	–	Inibição mútua
Predação	–	+	O predador mata ou explora a presa
Parasitismo	–	+	O parasita explora o hospedeiro
Amensalismo	–	0	Inibição unilateral
Comensalismo	+	0	Benefício unilateral
Inquilinismo	+	0	Benefício unilateral
Protocooperação	+	+	Benefício mútuo (facultativa)
Mutualismo	+	+	Benefício mútuo (obrigatória)

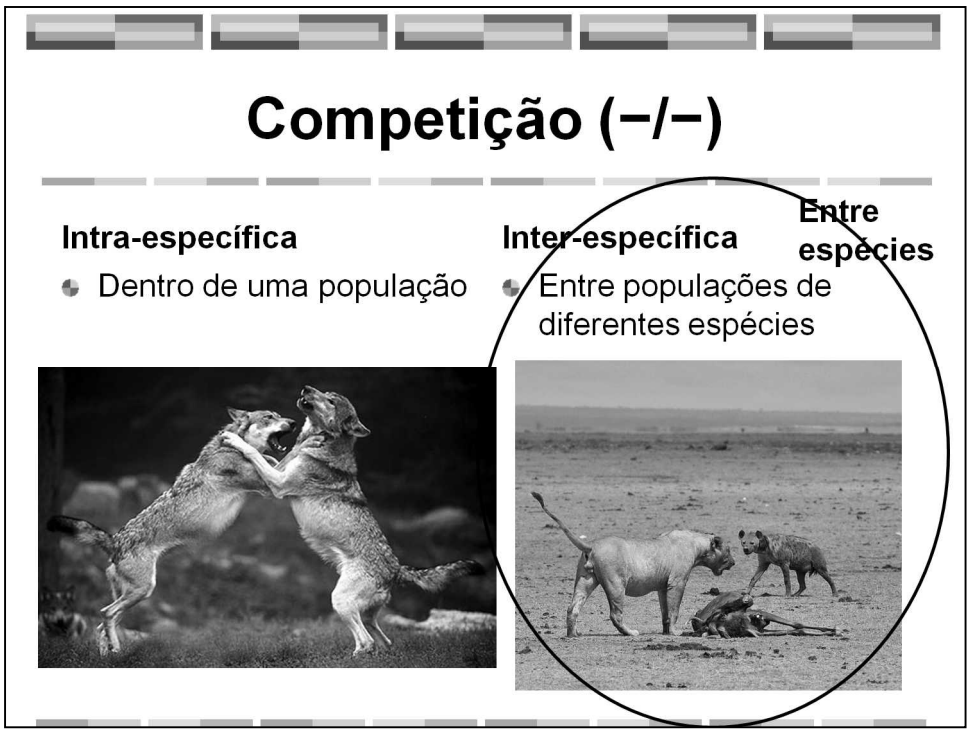
Efeitos na população:
0 = sem alteração
– = decréscimo
+ = incremento

Amensalismo: uma espécie inibidora prejudica a outra espécie (amensal) por meio da produção de substancias que prejudicam o crescimento e/ou a reprodução da outra espécie (alelopatia, antibiose).

Alelopatia: qualquer efeito causado, direta ou indiretamente, por um organismo sobre outro, através da liberação no meio ambiente de produtos químicos por ele elaborados.

Competição (−/−)

- Animais competem pelo território, pelo alimento e por locais e/ou parceiros na reprodução.
- Vegetais competem pelos nutrientes do solo, luz, água, etc.



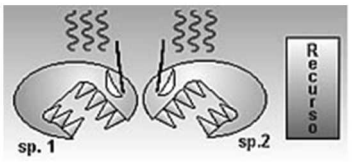
A competição pode ser intraespecífica, entre indivíduos da mesma espécie (por exemplo, peixes da mesma espécie num mesmo lago ou duas árvores que cresçam perto uma da outra vão competir por recursos como a água e os nutrientes disponíveis no solo), podendo resultar numa redução das taxas de crescimento e reprodução de alguns indivíduos, na exclusão de alguns indivíduos de certos habitats ou até na morte de alguns. A competição interespecífica, entre indivíduos de diferentes espécies (por exemplo, dois predadores que se alimentam do mesmo tipo de presa), afeta os indivíduos da mesma forma que a competição intraespecífica mas pode levar também à exclusão de determinada espécie de certos habitats onde a mesma não pode ser bem sucedida.

Mecanismos de Competição

- **Por exploração** (indireta): uma espécie torna o recurso menos disponível para outra
- **Por interferência** (direta): uma espécie impede ativamente a utilização do recurso por uma outra (territorialidade; comportamento agressivo)

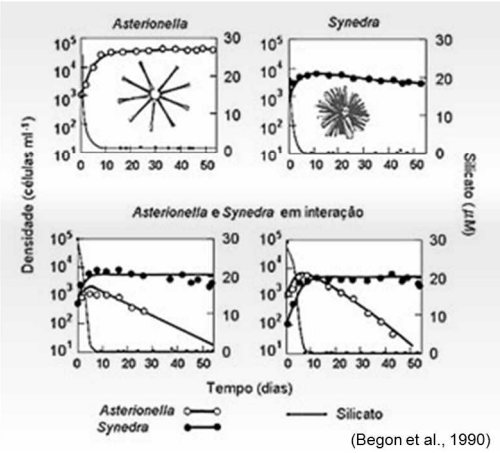
Por exploração

Por interferência



http://www.ib.usp.br/ecologia/populacoes_interacoes_print.htm

Competição por exploração



(Begon et al., 1990)

http://www.ib.usp.br/ecologia/populacoes_interacoes_print.htm

Cultivos de diatomáceas
Silicato fornecido em fluxo constante.
Isoladas: As duas espécies apresentam crescimento logístico.
Em interação: Devido ao consumo por *Synedra* a concentração de silicato do meio torna-se inferior àquela necessária a *Asterionella*

Competição por interferência

http://www.asnailsodyssey.com/LEARNABOUT/ANEMONE/anemAggr.php

Metridium senile: os tentáculos defensivos (*catch tentacles)* são geralmente utilizados em interações agressivas com outras anêmonas de outras espécies ou da mesma espécie. A vítima da esquerda está fortemente contraída e inflando vários tentáculos defensivos.

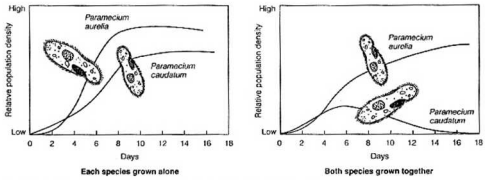
Algumas espécies de anêmonas acontiárias (por exemplo, *Metridium senile*) possuem dois tipos de tentáculos: alimentares e defensivos (denominados "*catch tentacles*" ou tentáculos de captura). Os tentáculos alimentares se movimentam sincronicamente na captura das presas, em quanto que os de defesa atuam independentemente um de outro, estendendo-se três ou quatro vezes seu tamanho.

Competição (−/−)

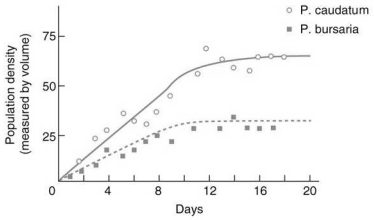
- Utilização de um mesmo recurso **restrito**
  - maior gasto energético na aquisição do recurso → menos energia disponível para crescimento e reprodução

Competição (−/−)

- Espécies que utilizam os mesmos recursos, de forma muito semelhante (grande sobreposição de nichos) não podem coexistir numa mesma área e num mesmo momento.
  - a espécie que utiliza o recurso de forma mais eficiente exclui a outra.



- **Coexistência**: diminuição da intensidade da competição por diminuição da sobreposição (diferenciação) de nicho ecológico



Coexistência de *Paramecium caudatum* e *Paramecium bursaria*: embora tenham os tamanhos de suas populações reduzidas, as duas espécies persistem nos cultivos porque: (1) ocupam posições distintas no meio de cultivo; (2) utilizam diferentes formas de microorganismos como alimento.

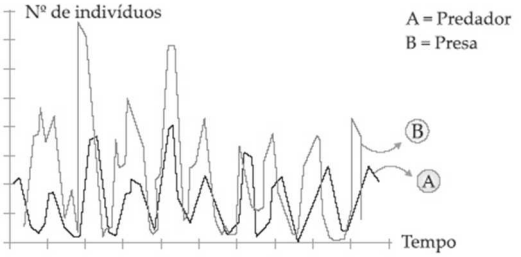
Predação e Parasitismo (−/+)

- Indivíduos de uma população (+) utilizam os de uma outra (−) como recurso, consumindo-os total ou parcialmente.

Os tamanhos das populações naturais podem também ser controlados por meio de relações ecológicas como a predação e o parasitismo.

Predação (−/+)

- A população de predadores determina o tamanho da população de presas pelo ato da predação
- A população de presas pode determinar o tamanho da população de predadores pela disponibilidade de alimentos



http://interna.coceducacao.com.br/ebook/pages/3053.htm

Predação (−/+)

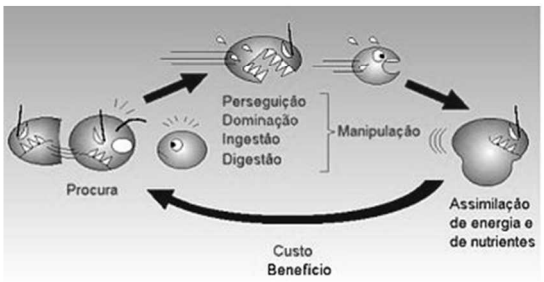
- Estratégias de predação

	Monofagia/Oligofagia (especialistas)	Polifagia (generalistas)
Número de itens	um; poucos	vários
Favorável em situações em que a abundância do(s) item(ns) é	alta	variável
Tempo de manipulação da presa em relação ao tempo de procura	longo	curto
Características peculiares	tende a diminuir a competição com outras espécies por diferenciação de nicho	dieta balanceada, evitando concentração de substâncias nocivas

A evolução da generalidade ou da especialização é parcialmente afetada pela diferença entre as espécies-recursos potenciais com relação à tolerância dos genótipos das espécies focais. Dois recursos que são suficientemente diferentes não podem ser ambos efetivamente utilizados, mesmo pelo genótipo mais generalizado. Entretanto, mesmo no espectro de recursos utilizáveis, os genótipos generalizados terão uma vantagem em algumas circunstâncias e os especializados em outras. Embora uma população possa ter, em algumas circunstâncias especiais, um amplo nicho em virtude de um polimorfismo para genótipos individualmente especializados (polimorfismo de nicho múltiplo), é mais provável que a seleção favoreça mais genótipos que se especializam em espécies-recursos comuns do que em espécies-recursos-raras. Se nenhuma espécie-recurso é abundante, os genótipos especializados serão favorecidos.

Predação (−/+)

- Custos e Benefícios



http://www.ib.usp.br/ecologia/populacoes_interacoes_print.htm

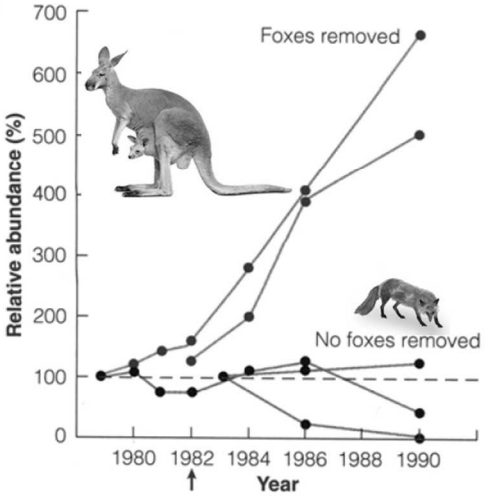
Predação (−/+)

- **Carnivoria**: forma típica de predação em que a presa é morta na maioria dos casos
  - exclusão de indivíduos da população explorada

Predação - Carnivoria (−/+)

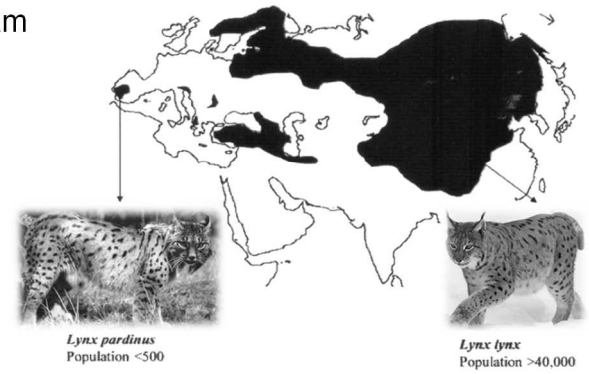
- Os predadores determinam a distribuição e abundância das presas ➞ frequente

Na Austrália, várias espécies de canguru foram levadas quase à extinção devido à introdução da raposa vermelha. Na ausência de raposas as populações recuperavam rapidamente.



Predação - Carnivoria (−/+)

- As presas determinam a distribuição e abundância dos predadores ➞ mais raro
  - não existem presas alternativas ➞ predador obrigatório ou especializado



Distribuição mundial dos linces. A espécie ibérica divergiu da euroasiática na última glaciação e especializou-se em coelhos.

Em áreas ou em alturas em que a abundância de coelho é baixa, o lince ibérico caça também outros tipos de presas, como roedores, gamos, lebres, patos ou perdizes, ainda que prefira o coelho.

Predação - Carnivoria (−/+)

- **Canibalismo**: predação intra-específica

Predação (−/+)

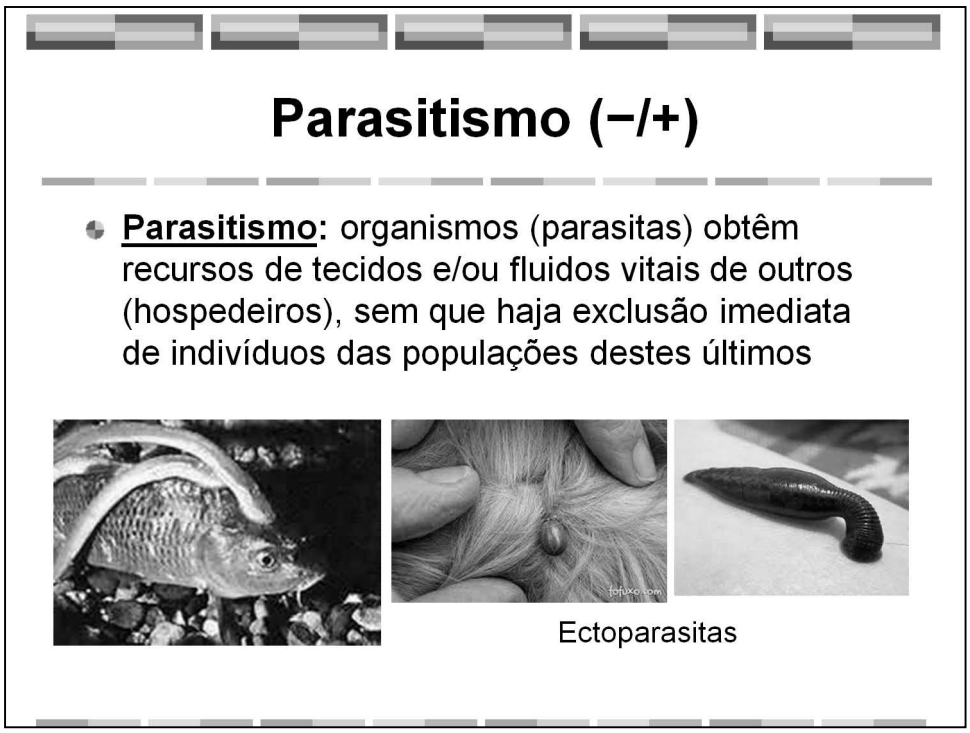
- **<u>Herbivoria</u>:** caracterizada pela peculiaridade da presa ser um produtor, que pode ser consumido total ou parcialmente

Predação - Herbivoria (−/+)

- Presas determinando a distribuição e abundância dos predadores
  - deslocamento das manadas para zonas com alimento disponível.

Devido à neve ou gelo o alimento pode ficar inacessível para herbívoros.

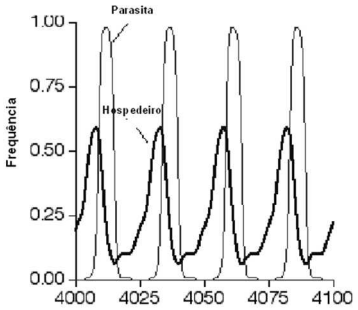
A Rena (*Rangifer tarandus*) é um cervídeo de grande porte, encontrado na América do Norte (onde é mais conhecido por caribu), na Europa e Ásia do Norte e na Gronelândia, com várias sub-espécies. As manadas migram para passar os invernos em climas mais protegidos, alimentando-se principalmente de ervas e plantas abundantes nas tundras.



Tipicamente, ocorre uma proximidade física muito grande entre parasita e hospedeiro, embora animais que consomem partes de outros seres também possam ser incluídos nesta categoria.

Parasitismo (−/+)

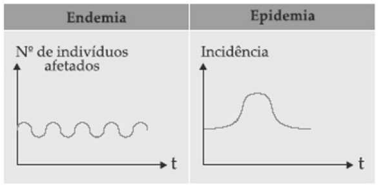
- Do mesmo modo que na relação predador x presa, a relação parasita × hospedeiro tende ao equilíbrio das populações



– frequência de um genótipo do hospedeiro
– frequência do genótipo do parasita que pode infectá-lo

Parasitismo (−/+)

- O parasita pode manter com o hospedeiro uma relação **endêmica** ou **epidêmica**
  - **endêmica**: quando o número de hospedeiros parasitados numa população é estável, podendo se fazer uma previsão do número de futuros parasitados
  - **epidêmica ou de surto**: quando o número de hospedeiros parasitados ultrapassa exageradamente o número previsto



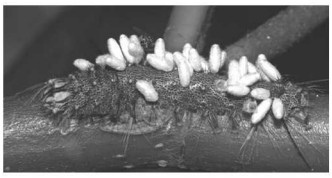
http://interna.coceducacao.com.br/ebook/pages/3053.htm

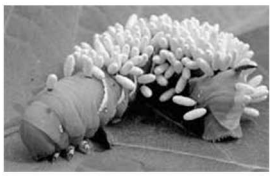
A relação é pandêmica quando surgem vários focos epidêmicos em áreas diferentes e ao mesmo tempo.

Galdério: nome vulgar: pássaro preto, maria preta, chopim. O tico-tico (*Zonotrichia capensis*) é muito parasitado e a adaptação vantajosa para o chopim é a postura de seu ovo antes ou no mesmo dia daquela do primeiro ovo do hospedeiro. Como o período de incubação do chopim é de 11 ou 12 dias, um a menos do que o do tico-tico, seu filhote, que é bem maior, nasce antes. Desta forma, o filhote do chopim pode eliminar do ninho seus companheiros tico-ticos ou receber mais alimento, tendo maior probabilidade de sobrevivência.

Parasitismo (−/+)

- **<u>Parasitoides</u>:** formas imaturas de insetos intimamente associadas a um outro organismo (inseto, aracnídeo), o qual acaba consumindo por completo

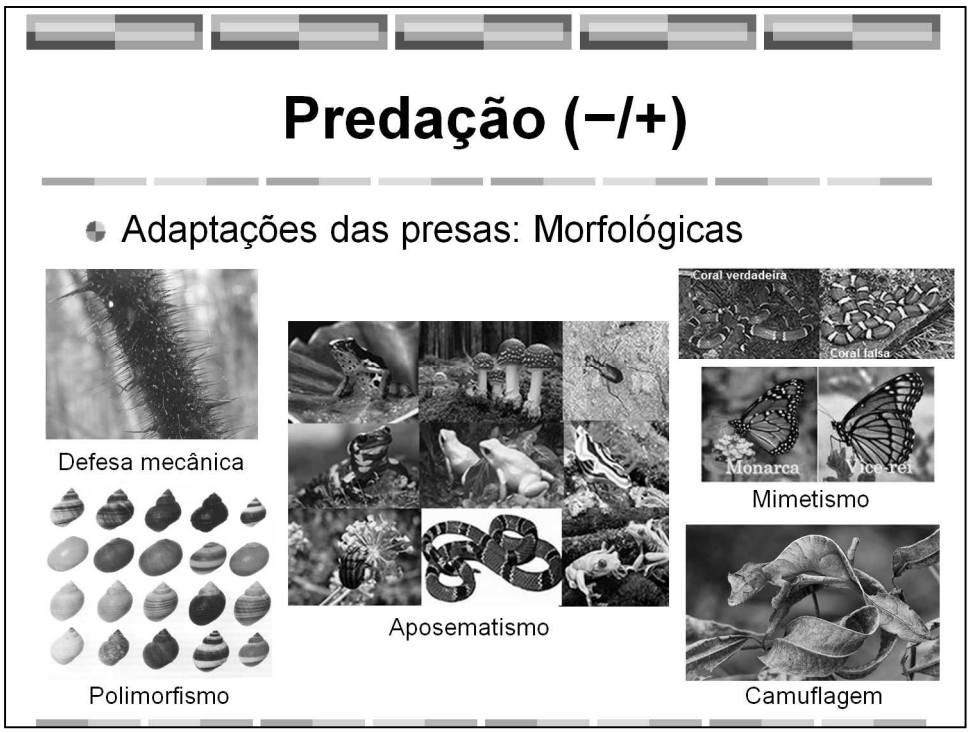




Vespas braconídeas depositam seus ovos em lagartas de borboletas.

Predação e Parasitismo (−/+)

- Presas e hospedeiros apresentam adaptações que os predadores/parasitas precisam sobrepujar para obter o recurso



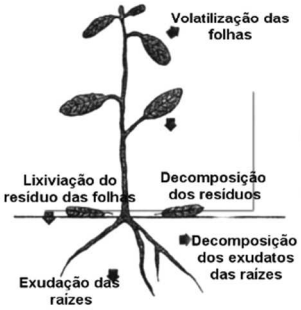
A coloração críptica (aposematismo) é normalmente uma adaptação para evitar predação, servindo como uma forma de advertir seus possíveis predadores de seu gosto impalatável ou dos venenos que possui.

O tamanduá-mirim, assim como todos os tamanduás, é capaz de se levantar e assumir uma postura bípede. Essa atitude o faz parecer maior e pode intimidar seu agressor. Caso a ameaça persista, o tamanduá abre os braços e mostra suas garras afiadas.

Predação (−/+)

- Adaptações das presas: Fisiológicas

Folhas, raízes e resíduos são fontes de aleloquímicos



Defesas químicas

Produção excepcional de frutos e sementes em alguns anos

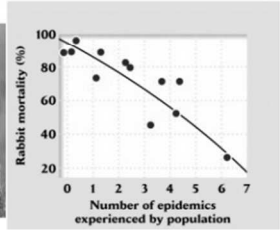
Parasitismo (−/+)

- Adaptações dos hospedeiros

Comportamentais

Limpeza corpórea

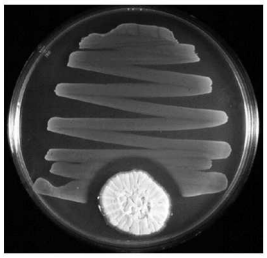
Fisiológicas



Sistema imunológico: 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.

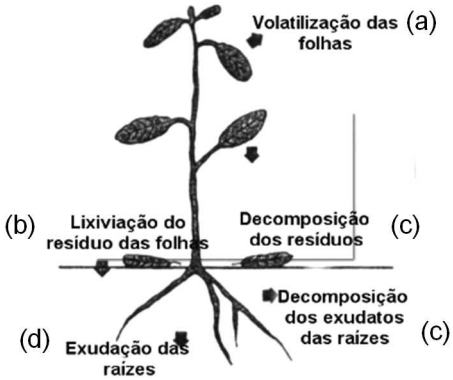
Amensalismo (−/0)

- Uma espécie inibidora prejudica a outra espécie (amensal) por meio da produção de substancias que prejudicam o crescimento e/ou a reprodução da outra espécie.



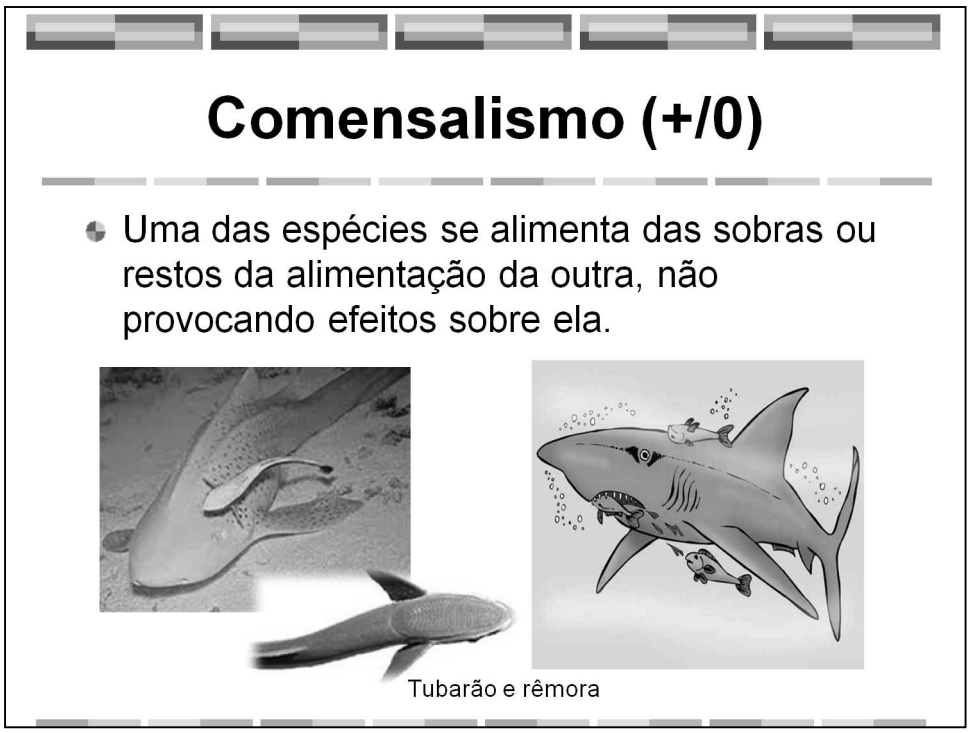
Antibiose

Amensalismo (−/0)



a) Monoterpenos, sesquiterpenos.
b) Fenólicos, alcaloides.
c) Aminoácidos, nucleotídeos.
d) Flavonoides.

Alelopatia: qualquer processo envolvendo metabólitos secundários produzidos pelas plantas e microorganismos que influencia o crescimento e o desenvolvimento de sistemas agrícolas e biológicos (incluindo animais) (Sociedade Internacional de Alelopatia, 1996).



Tubarão e Peixe Rêmora: o tubarão é reconhecidamente o maior predador dos mares; já o peixe-rêmora é pequeno e incapaz de realizar a façanha da predação. O peixe-rêmora vive então associado ao grande tubarão, preso em seu ventre através de uma ventosa (semelhante a um disco adesivo). Enquanto o tubarão encontra uma presa, estraçalhando-a e devorando-a, a rêmora aguarda pacientemente, limitando-se a comer apenas o que o grande tubarão não quis. Após a refeição, o peixe-rêmora busca associar-se novamente a outro tubarão faminto. Para a rêmora a relação é benéfica, já para o tubarão é totalmente neutra.

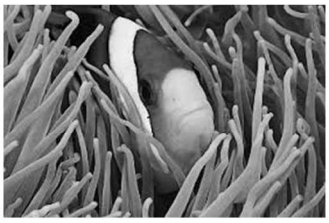
Inquilinismo (+/0)

- Associação entre indivíduos de espécies diferentes, onde um utiliza o outro, como moradia - suporte ou abrigo.

As epífitas (bromélias e as orquídeas) que vivem sobre os troncos de árvores.

Bernardo-eremita e Anemôna-do-mar: O bernardo-eremita é um crustáceo do gênero *Pagurus* cuja principal característica é a de possuir a região abdominal frágil, em razão do exoesqueleto não possuir a mesma resistência do cefalotórax. Este crustáceo ao atingir a fase adulta (ainda em processo de crescimento, portanto realizando as mudas) procura uma concha de molusco gastrópode (caramujo) abandonada, e instala-se dentro desta. De certa forma o crustáceo permanece protegido. Entretanto, alguns predadores, ainda assim conseguem retirar o *Pagurus* de dentro da concha. É aí que entra a anêmona-do-mar, um cnidário. Como todos os cnidários (ou celenterados), a anêmona-do-mar é dotada de estruturas que liberam substâncias urticantes com a finalidade de defender-se. A associação beneficia tanto a anêmona quanto o Bernardo: o Bernardo consegue proteção quando uma anêmona se instala sobre sua concha (emprestada), pois nenhum predador chega perto. Já a anêmona beneficia-se porque seu "cardápio" alimentar melhora bastante quando de "carona" na concha do Bernardo. A anêmona normalmente faz a captação de seus alimentos (partículas) através de seus inúmeros tentáculos, esperando que estes passem por perto. Na carona do Bernardo há um significativo aumento no campo de alimentação para a anêmona.

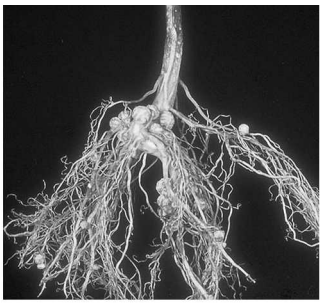
Protocooperação (+/+)



O peixe-palhaço esconde-se dos predadores nas anêmonas. Na base das mesmas, botam seus ovos, assegurando a proteção de sua prole. Em retorno, os restos do alimento do peixe-palhaço são utilizados pela anêmona. Uma associação que beneficia os dois parceiros.

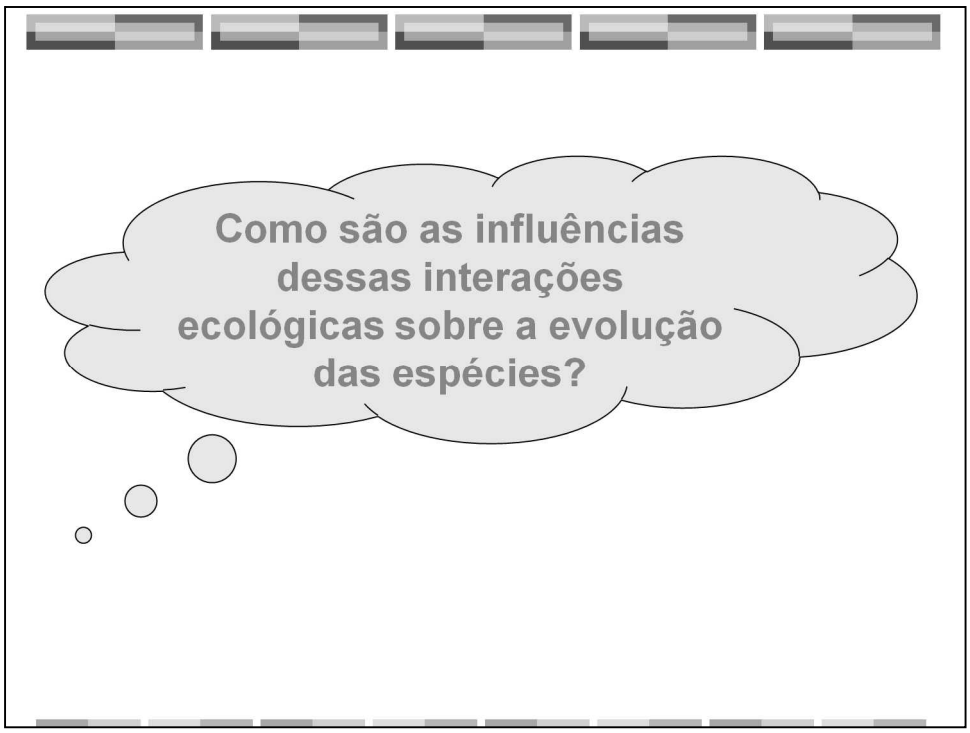
Mutualismo (+/+)

- Relação entre espécies diferentes onde ambas são beneficiadas e não podem viver separadamente.



Micorrizas

Líquens

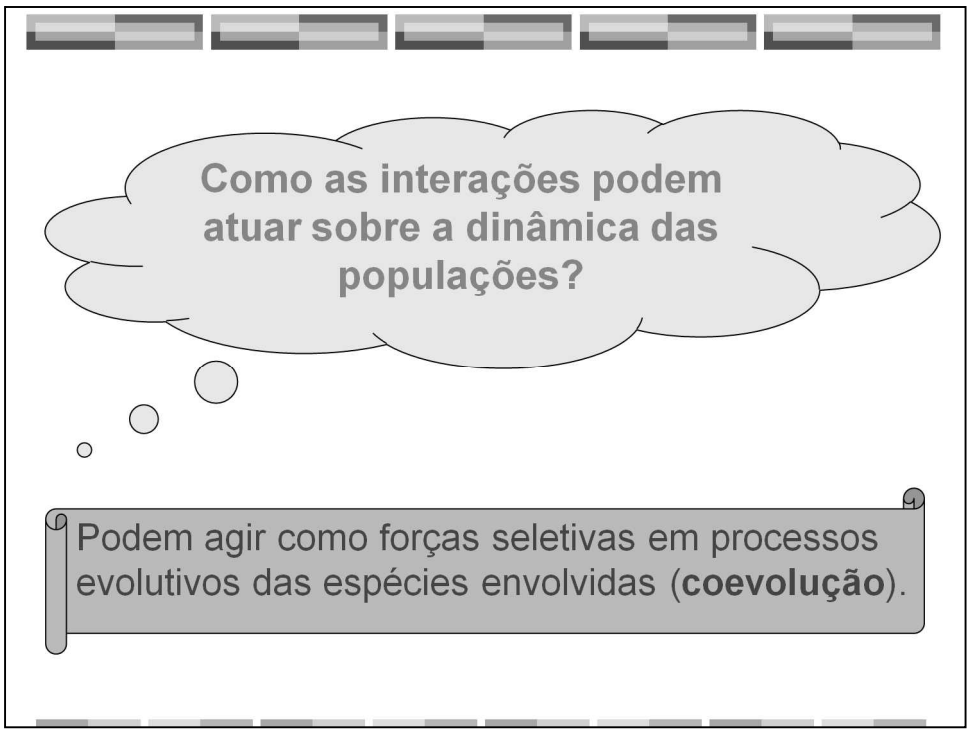

Como são as influências
dessas interações
ecológicas sobre a evolução
das espécies?

Interações interespecíficas e evolução

- Um dos maiores desafios para a biologia evolutiva é entender como as interações interespecíficas influenciam as taxas de evolução e os padrões de radiação adaptativa e como a evolução afeta as interações interespecíficas e, assim, a estrutura de comunidades ecológicas.

⇩

- Requer a síntese de duas teorias complexas
  - teoria genética da evolução
  - teoria ecológica da estrutura da comunidade



Diversas interações ecológicas podem produzir 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.

Coevolução

- Termo usado pela primeira vez por Ehrlich e Raven (1964) na descrição sobre as possíveis influências que plantas e herbívoros têm sobre a evolução um do outro.

- Representa a influência evolutiva mútua entre duas espécies, cada uma exercendo uma pressão seletiva sobre a outra, afetando, assim, a sua evolução e levando a um certo grau de especialização.

Coevolução

- Não há um acordo geral sobre sua definição (Futuyma e Slatkin 1986).

Roughgarden (1976)	Evolução na qual a adaptabilidade de cada genótipo depende das densidades populacionais e da composição genética da própria espécie e da espécie com a qual interage.
Jansen (1980)	Evolução de uma característica em uma espécie em resposta a uma característica na outra espécie, que por sua vez evoluiu em resposta à característica da primeira.
Ricklefs (1996)	Respostas evolutivas recíprocas entre as populações.

O termo tem sido usado em vários aspectos e não há um acordo geral sobre a sua definição (Futuyma e Slatkin 1986). Tem sido amplamente definido (Roughgarden, 1976) como evolução na qual a adaptabilidade de cada genótipo depende das densidades populacionais e da composição genética da própria espécie e da espécie com a qual interage. Outros autores (por exemplo, Janzen, 1980) são mais específicos, exigindo que cada uma das espécies em interação varie em composição genética em resposta a uma variação genética na(s) outra(s). Desse modo, uma característica em uma espécie evoluiu em resposta à característica da primeira. Essa definição implica que duas ou mais linhagens, por exemplo, um predador e uma presa, evoluam especificamente e reciprocamente uma em resposta à outra. Tal evolução levanta várias questões (apresentadas no próximo slide).

Coevolução - Questões

- A evolução promove coexistência ou desestabiliza a interação e leva à extinção?
- Espécies antagonistas evoluem indefinidamente em uma “luta” evolutiva ou chegam a um equilíbrio evolutivo?
- Pode a evolução ser suficientemente rápida para preservar uma espécie da extinção por competição ou predação?

Problemas mais facilmente imaginados em termos de um único par de espécies, como uma presa e um predador.

Coevolução

- Maioria das espécies interage com uma variedade de presas ou de predadores
  - duvidoso que todas evoluam da mesma maneira em resposta a uma mudança evolutiva em qualquer uma delas

A maioria das espécies interage com uma variedade de presas ou de predadores, sendo duvidoso que todas evoluam da mesma maneira em resposta a uma mudança evolutiva em qualquer uma delas.

Coevolução

- Uma característica em uma espécie de presa, portanto, evolui frequentemente em resposta a um grupo de predadores, em vez de a um predador específico qualquer.
- As interações evolutivas recíprocas entre grupos de espécies (COEVOLUÇÃO DIFUSA) devem ser muitas vezes afetadas por conflitos entre adaptações apropriadas a cada interação do par.

Uma característica em uma espécie de presa, portanto, evolui frequentemente em resposta a um grupo de predadores, em vez de a um predador específico qualquer. As interações evolutivas recíprocas entre grupos de espécies, denominadas frequentemente COEVOLUÇÃO DIFUSA, devem ser muitas vezes afetadas por conflitos entre adaptações apropriadas a cada interação do par.

Coevolução

- Antes de admitir que as características que influenciam uma interação interespecífica foram moldadas pela coevolução, devemos indagar se elas podem ser adequadamente explicadas sem referência à interação particular em questão

Coevolução

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

Daniel Janzen

When is it Coevolution?

Daniel H. Janzen

Evolution, Volume 34, Issue 3 (May, 1980), 611-612.

Coevolução

When is it Coevolution?

Daniel H. Janzen

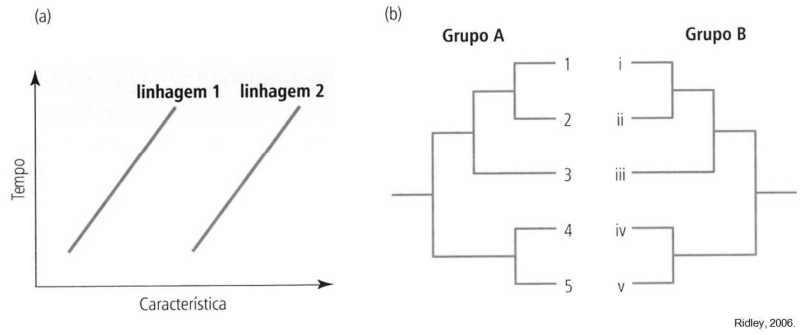
Evolution, Volume 34, Issue 3 (May, 1980), 611-612.

"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."

As coadaptações surgem provavelmente por coevolução entre as linhagens que levaram às espécies atuais. Entretanto, só a constatação de coadaptação entre duas linhagens não é suficiente para confirmar que elas coevoluíram. Demonstrar coevolução exige que se mostre não só que as duas formas estão coadaptadas agora, mas também que seus ancestrais evoluíram juntos, exercendo forças seletivas uns sobre os outros. Na prática os biólogos tendem a assumir que as coadaptações interespecíficas são devidas a uma longa história de coevolução, a menos que uma hipótese alternativa possa ser convincentemente priorizada.

Coevolução



Ridley, 2006.

Coevolução significa que duas linhagens independentes influenciam mutuamente suas evoluções. As suas linhagens tendem a **(a)** mudar conjuntamente e **(b)** especiar-se conjuntamente.

A coevolução refere-se a um caso especial de evolução em que o próprio ambiente da espécie está em evolução.

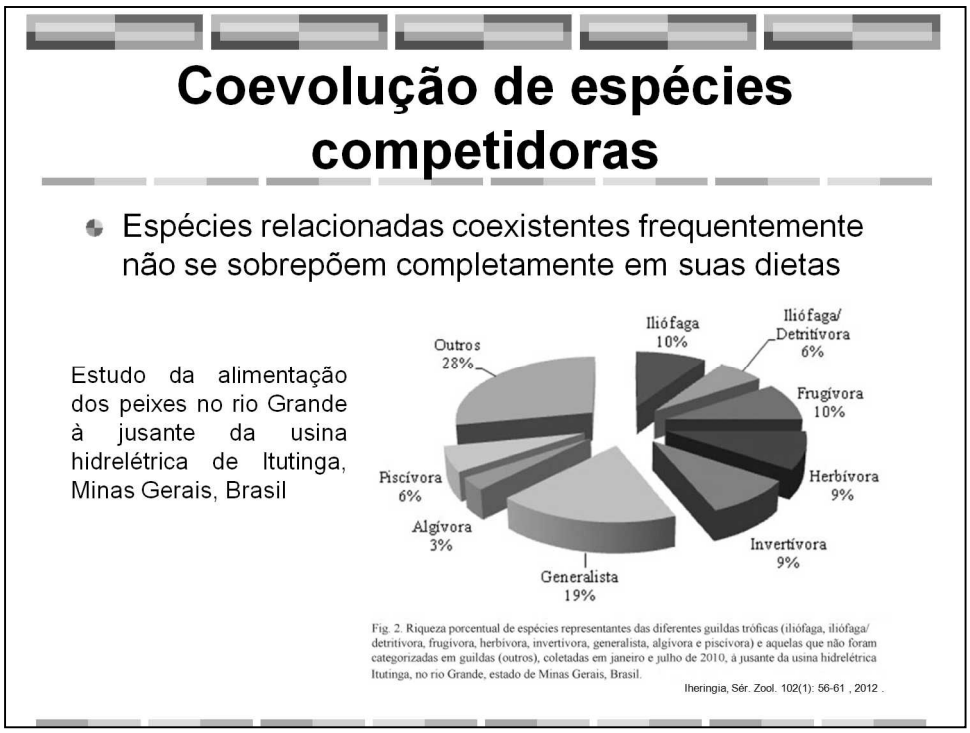
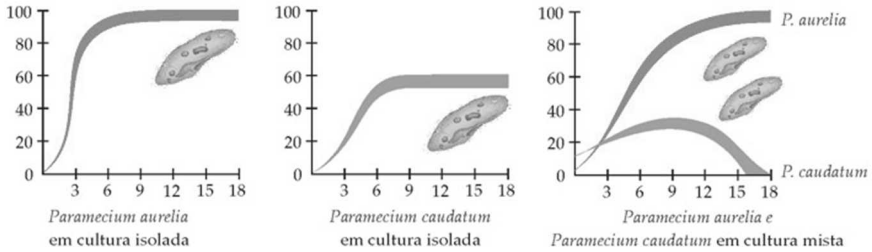


Figura: foram analisadas 32 espécies de peixes, pertencentes às ordens Characiformes, Gymnotiformes, Perciformes e Siluriformes

Coevolução de espécies competidoras

- É possível que, sob pressão de competição passada, elas desenvolveram diferenças na dieta em resposta à sua coexistência
- Teoria ecológica



Princípio da exclusão competitiva de Gause

É possível que, sob pressão de competição passada, elas desenvolveram diferenças na dieta em resposta à sua coexistência. Mas a teoria ecológica nos diz que, em algumas condições, a sobreposição excessiva na utilização de recursos por duas espécies competidoras leva à extinção de uma delas por exclusão competitiva.

Coevolução de espécies competidoras

- Únicas espécies coexistentes podem ser aquelas que já tinham evoluídos para dietas diferentes antes de se encontrarem
- Assim...
  - As propriedades das espécies coexistentes podem ser então melhor explicadas por processos ecológicos de imigração e extinção (durante a constituição de comunidades) do que por coevolução.

A coevolução pode originar coadaptações entre espécies

- Coadaptação complementar entre uma formiga (*Formica fusca*) e uma lagarta de borboleta licenídea (*Glaucopsyche lygdamus*)

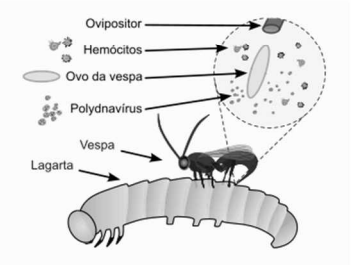
Glaucopsyche lygdamus (adulto)

Glaucopsyche lygdamus (larva)

Formiga bebendo um líquido adocicado, secretado em um órgão especial da lagarta.

A coevolução pode originar coadaptações entre espécies

- Coadaptação complementar entre uma formiga (*Formica fusca*) e uma lagarta de borboleta licenídea (*Glaucopsyche lygdamus*)



As lagartas são parasitadas por vespas braconídeas e moscas taquinídeas. Sozinhas, elas são quase indefesas contra esses parasitas letais.

Formiga defendendo a lagarta de *G. lygdamus* contra uma vespa parasita, apreendendo-a com a mandíbula.

A formiga defende a lagarta contra uma vespa braconídea parasita, apreendendo a vespa em suas mandíbulas.

A coevolução pode originar coadaptações entre espécies

- Coadaptação complementar entre uma formiga (*Formica fusca*) e uma lagarta de borboleta licenídea (*Glaucopsyche lygdamus*)

Experimento de Pierce e Mead (1981)

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 nelas e em uma amostra de lagartas-controle, não-tratadas. Os dois locais ficam no condado de Gunnis, 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.

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

Ridley, 2006.

Coevolução inseto-planta

- Plantas produzem inseticidas naturais que podem envenenar insetos herbívoros

⇩

- Insetos podem desenvolver resistência a esses produtos químicos, por exemplo, por meio de mecanismos de desintoxicação

⇩

- Ao surgir um novo mecanismo de desintoxicação abre uma nova coleção de suprimentos de comida

⇩

- Insetos podem alimentar-se delas e diversificar-se para explorar esse recurso

Coevolução inseto-planta

- A ação da seleção natural sobre as plantas, por sua vez, favorece a evolução de inseticidas melhorados
- Assim...
  - A coevolução deveria constituir-se de ciclos, na medida em que os grupos de plantas são incluídos nas dietas dos grupos de insetos, ou delas retirados, e os insetos se “movem” evolutivamente entre os tipos de plantas, de acordo com as suas capacidades bioquímicas

Coevolução inseto-planta

- A corrida armamentista bioquímica entre plantas e insetos deveria favorecer persistentemente novos mecanismos, de ambos os lados, e assim promoveria a diversificação de insetos e angiospermas

Corrida armamentista evolutiva é uma expressão usada em biologia evolutiva para indicar o desenvolvimento de características em espécies ou populações que possuem uma determinada relação ecológica, onde o desenvolvimento dessas características, adaptações, em uma das populações força o desenvolvimento de novas características adaptativas naquela outra população que se encontra na interação.

Coevolução inseto-planta

- A coevolução entre os venenos de plantas e a desintoxicação dos insetos é apenas um dos modos pelos quais os insetos e as plantas floríferas podem ter influenciado em sua mútua evolução

Qual seria o outro exemplo?

Coevolução inseto-planta

Em qualquer espécie de flor, a seleção natural favorece aquelas flores cujo pólen só é transportado para outras flores da mesma espécie. Uma flor pode guardar seu néctar de recompensa em um local que só pode ser alcançado por insetos que tenham um órgão especializado, como uma língua longa, por exemplo. Os insetos com a adaptação especializada provavelmente voarão para outra flor do mesmo tipo, porque ali também serão recompensados.

Coevolução parasita-hospedeiro

- Ao contrário da coevolução mutualista de formigas e lagartas ou de plantas floríferas e polinizadores, a coevolução de parasitas e hospedeiros é antagônica
- Se a diversidade de variantes genética no parasita e no hospedeiro é limitada, a coevolução pode ser cíclica
- Se novos mutantes surgem constantemente, o parasita e o hospedeiro podem sofrer intermináveis mudanças conjuntas

A ocorrência de coevolução passo a passo é especialmente provável entre os parasitas e seus hospedeiros. Eles podem ter relações específicas e estreitas, sendo fácil imaginar como uma mudança em um parasita, que melhore sua capacidade de penetrar no hospedeiro, irá provocar, reciprocamente, a seleção para uma mudança no hospedeiro. Se a diversidade de variantes genética no parasita e no hospedeiro é limitada, a coevolução pode ser cíclica; mas, se novos mutantes surgem constantemente, o parasita e o hospedeiro podem sofrer intermináveis mudanças conjuntas, que podem ser direcionais ou não, conforme o tipo de mutações que surgem. Ao contrário da coevolução mutualista de formigas e lagartas ou de plantas floríferas e polinizadores, a coevolução de parasitas e hospedeiros é antagônica.

Muitas propriedades biológicas dos parasitas e dos hospedeiros foram atribuídas à coevolução. Aqui nos concentraremos em duas. A primeira é a virulência parasítica. Formalmente, a virulência é expressa como a redução do valor adaptativo de um hospedeiro parasitado em relação a um hospedeiro não-parasitado. Um parasita de alta virulência é o que mata o hospedeiro rapidamente, reduzindo seu valor adaptativo a zero. Normalmente imaginamos a virulência de um parasita como um efeito colateral do modo como o parasita abate seu hospedeiro. Se, por exemplo, um parasita consome uma grande proporção das células de seu hospedeiro é mais provável que o mate e, por isso, será mais virulento do que um parasita que consuma menos células do hospedeiro. O segundo tópico que examinaremos é até que ponto as filogenias dos parasitas e de seus hospedeiros têm a mesma forma.

Coevolução parasita-hospedeiro

- Na Austrália, a virulência parasítica do mixomavírus e a resistência dos coelhos hospedeiros apresentam mudanças evolutivas

Depois da introdução do mixomavírus, os coelhos desenvolveram resistência, ao longo do tempo. Esses resultados são de coelhos selvagens (*Oryctolagus cuniculus*), capturados em diferentes épocas em duas regiões (Mallee e Gippsland) de Vitória, na Austrália; os coelhos foram confrontados, então, com uma linhagem-padrão de laboratório (SLS) de mixomavírus, altamente virulenta. A linhagem causou 100% de mortalidade em coelhos não-selecionados. De Fenner e Myers (1978), baseados nos dados de Douglas *et al.*

	Mallee		Gippsland	
	Número testado	Mortalidade (%)	Número testado	Mortalidade (%)
Coelhos não-selecionados		100		100
Coelhos selecionados				
1961-66	241	68	169	94
1967-71	119	66	55	90
1972-75	73	67	482	85

Ridley, 2006.

Quando de seu primeiro ataque à população de coelhos da Austrália (e da Europa), o mixomavírus era altamente virulento, matando 100% dos hospedeiros infectados. Logo, porém, a taxa de mortalidade declinou. Esse declínio podia resultar de qualquer combinação de aumento da resistência do hospedeiro e diminuição da virulência viral e, normalmente, não saberíamos qual estava atuando. Nesse caso, porém, um conjunto de experimentos cuidadosamente controlados permitiu que os dois fatores fossem desmembrados. O declínio da virulência do mixomavírus foi demonstrado por meio da infecção, em laboratório, de coelhos de linhagens-padrão com vírus obtidos na natureza em anos sucessivos. Sendo a linhagem de coelhos controlada e constante, qualquer diminuição na taxa de mortalidade deveria ser causada pela diminuição da virulência do vírus. Em ambos os locais (Austrália e Europa), os vírus começaram com virulência máxima (matando 100% dos coelhos infectados), mas logo houve um rápido aumento nas linhagens menos virulentas da população viral – as linhagens menos virulentas matam uma proporção menor de coelhos infectados e, quando o fazem, levam mais tempo para matar. Enquanto isto, os coelhos também desenvolviam resist~encia. Isso podia ser demonstrado por confrontação de coelhos selvagens com linhagens-padrão do vírus em uma série temporal; agora o vírus era mantido constante e qualquer declínio na taxa de mortalidade tinha de ser causada por mudanças nos coelhos.

Coevolução parasita-hospedeiro

- Na Austrália, a virulência parasítica do mixomavírus e a resistência dos coelhos hospedeiros apresentam mudanças evolutivas

Frequência de linhagens do vírus mixoma, com diferentes graus de virulência, coletados em coelhos na Austrália

	Grau de virulência[a]					
	I	II	IIIA	IIIB	IV	V
1950-1951[b]	100	-	-	-	-	-
1958-1959	0	25,0	29,0	27,0	14,0	5,0
1963-1964	0	0,3	26,0	34,0	31,3	8,3

De May and Anderson (1983)

Futuyma, 2002

[a] Graus de I a V são séries de maior para menor grau de virulência.
[b] O vírus foi introduzido em 1950.

Ridley, 2006.

Quando de seu primeiro ataque à população de coelhos da Austrália (e da Europa), o mixomavírus era altamente virulento, matando 100% dos hospedeiros infectados. Logo, porém, a taxa de mortalidade declinou. Esse declínio podia resultar de qualquer combinação de aumento da resistência do hospedeiro e diminuição da virulência viral e, normalmente, não saberíamos qual estava atuando. Nesse caso, porém, um conjunto de experimentos cuidadosamente controlados permitiu que os dois fatores fossem desmembrados. O declínio da virulência do mixomavírus foi demonstrado por meio da infecção, em laboratório, de coelhos de linhagens-padrão com vírus obtidos na natureza em anos sucessivos. Sendo a linhagem de coelhos controlada e constante, qualquer diminuição na taxa de mortalidade deveria ser causada pela diminuição da virulência do vírus. Em ambos os locais (Austrália e Europa), os vírus começaram com virulência máxima (matando 100% dos coelhos infectados), mas logo houve um rápido aumento nas linhagens menos virulentas da população viral – as linhagens menos virulentas matam uma proporção menor de coelhos infectados e, quando o fazem, levam mais tempo para matar. Enquanto isto, os coelhos também desenvolviam resist~encia. Isso podia ser demonstrado por confrontação de coelhos selvagens com linhagens-padrão do vírus em uma série temporal; agora o vírus era mantido constante e qualquer declínio na taxa de mortalidade tinha de ser causada por mudanças nos coelhos.

Coevolução parasita-hospedeiro

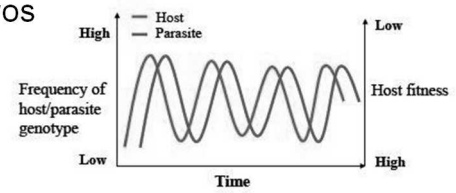
- Tanto a virulência parasítica quanto a resistência do hospedeiro podem evoluir

↓

- A seleção natural sempre favorecerá o aumento da resistência dos hospedeiros, mas pode também favorecer uma virulência mais alta ou mais baixa do parasita, conforme o modo de transmissão do parasita e outros fatores

Coevolução parasita-hospedeiro

- Uma das ideias sobre como a seleção natural atuará sobre a virulência é de que geralmente ela agirá para reduzi-la
- Os parasitas dependem de seus hospedeiros e, se eles o matam, logo morrerão também
- Assim...
  - Os parasitas podem evoluir para manter seus hospedeiros vivos



Objeção: embora, a longo prazo, seja interessante para uma espécie de parasita não destruir o recurso do qual ela vive, a seleção natural em parasitas individuais favorecerá aqueles que se reproduzem em maior número, em detrimento dos que se restringem em proteger seus hospedeiros. A vantagem individual da maior reprodução em curto prazo geralmente suplantará qualquer vantagem de grupo ou de espécie em restringir a reprodução em longo prazo.

Coevolução parasita-hospedeiro

- A teoria moderna da virulência examina outros fatores
  - Nº de parasitas que infectam o hospedeiro
    - infecções únicas → um só parasita
    - várias infecções
  - Transmissão vertical ou horizontal dos parasitas
    - vertical
    - horizontal

Um segundo fator é se a transmissão dos parasitas entre os hospedeiros é vertical ou horizontal. Em um ectoparasita,

Nº de parasitas que infectam o hospedeiro

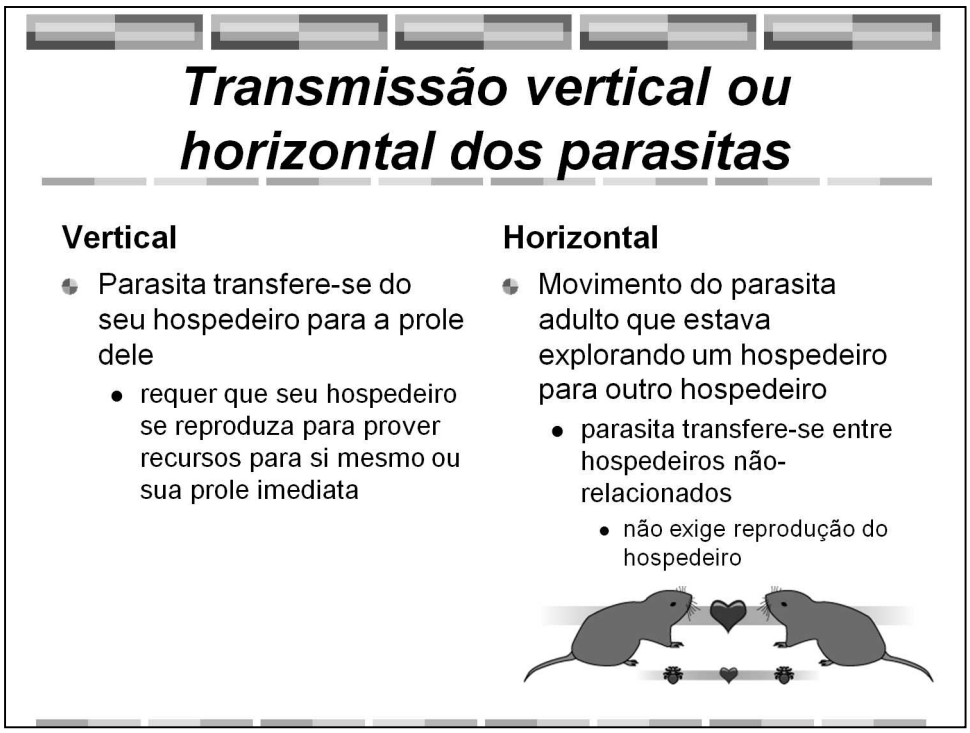
Infecções únicas

- Todos os indivíduos parasitados serão descendentes do colonizador original → **geneticamente relacionados**
- Seleção de parentesco atuará para reduzir qualquer proliferação egoísta no hospedeiro
  - **menor virulência**

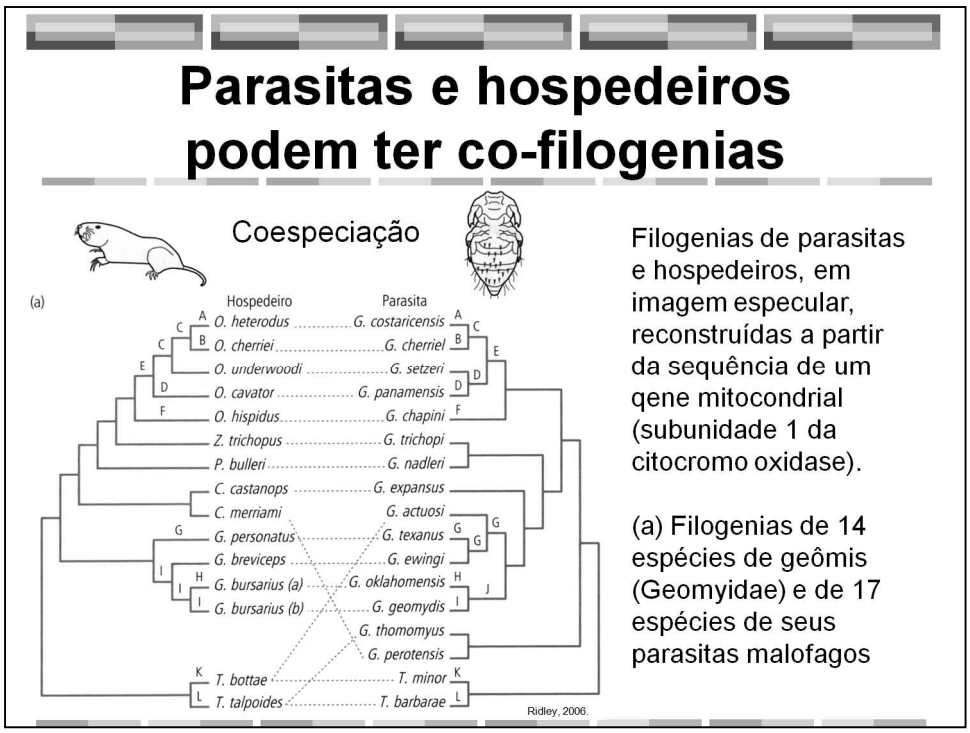
Várias infecções

- Parasitas não serão relacionados
- Seleção natural favorecerá os parasitas individuais que conseguem extrair o máximo do hospedeiro, o mais rápido possível, antes que outros parasitas se aproveitem do recurso
  - **evolução em direção a parasitas mais virulentos**

A teoria moderna da virulência examina outros fatores. Um é o número de parasitas que infectam um hospedeiro. Se o hospedeiro está infectado por um só parasita, todos os indivíduos parasitados serão descendentes do colonizador original e serão irmãos e irmãs geneticamente relacionados. Então, a seleção de parentesco atuará para reduzir qualquer proliferação egoísta no hospedeiro. Por outro lado, se o hospedeiro sofreu varias infecções, os parasitas não serão relacionados. A seleção natural favorecerá os parasitas individuais que conseguem extrair o máximo do hospedeiro, o mais rápido possível, antes que outros parasitas se aproveitem do recurso. A virulência aumentará. Se um indivíduo se auto-restringe para preservar o hospedeiro, outros parasitas o ultrapassarão, apossando-se dele. Em infecções múltiplas, se o tempo de geração dos parasitas é mais curto do que o dos hospedeiros, pode ocorrer evolução em direção a parasitas mais virulentos, inclusive em um mesmo hospedeiro. Existem evidências abundantes de que as linhas mais virulentas podem evoluir por competição entre parasitas de um mesmo hospedeiro (Ebert, 1998). Em geral podemos prever que a doença que surge de infecções únicas terá menor virulência do que a que surge de múltiplas infecções.



Transmissão pode significar o movimento do parasita adulto que estava explorando um indivíduo hospedeiro para outro hospedeiro. Em endoparasitas significa, tipicamente, o movimento da prole dos parasitas que vivem no interior do hospedeiro para outro hospedeiro. Na transmissão vertical, um parasita transfere-se do seu hospedeiro para a prole dele; isso pode ser feito por vários mecanismos - pelo leite materno ou simplesmente pulando do hospedeiro-pai para o hospedeiro-filho quando os dois estão juntos ou no interior de um gameta. Na transmissão horizontal, o parasita transfere-se entre hospedeiros não-relacionados, e não especificamente de genitor para prole, podendo isso ser feito por meio da respiração ou de um vetor, como um inseto picador, ou na cópula entre dois hospedeiros. Alguns parasitas são transmitidos vertical, outros horizontalmente: que consequência tem isso para a evolução da virulência? Um parasita transmitido verticalmente, para prover recursos para si mesmo ou sua prole imediata, requer que seu hospedeiro se reproduza enquanto os parasitas transmitidos horizontalmente não têm essa exigência.



Se a associação entre duas espécies é muito próxima, elas podem sofrer especiação em paralelo. Isso é chamado coespeciação; especialmente provável de acontecer entre parasitas e seus hospedeiros.

Para ver como isso funciona, imagine uma espécie de piolho (*Mallophaga*) vivendo em uma espécie de roedor da família Geomydae (os geômis, também chamados ratos-de-bochecha). Quando os geômis se juntam para acasalar, os piolhos têm a oportunidade de mudar de hospedeiro e talvez acasalar com piolhos em outro geômis. A troca de hospedeiros permite o fluxo gênico entre as espécies de piolho.

Considere o que acontece com os piolhos se a linhagem de geômis se separar em linhagem A e B:

- Os piolhos têm poucas oportunidades de trocar de geômis e os piolhos da linhagem A não acasalam com os piolhos que vivem na linhagem B.

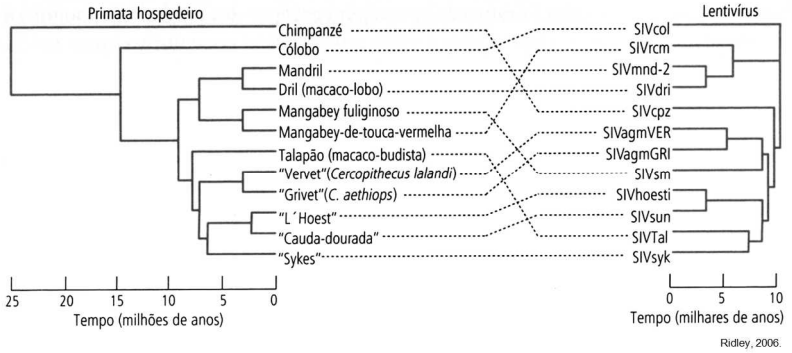
- Esse isolamento "geográfico" das linhagens de piolho pode torná-los reprodutivamente isolados e, portanto, espécies separadas.

Biólogos evolutivos podem sempre dizer quando linhagens coespeciaram porque a filogenia do parasita irá "espelhar" a filogenia do hospedeiro.

Figura: Filogenias de parasitas e hospedeiros, em imagem especular, (a) Filogenias de 14 espécies de geômis (Geomyidae) e de 17 espécies de seus parasitas malofagos. As filogenias foram reconstruídas a partir da sequência de um qene mitocondrial (subunidade 1 da citocromo oxidase), usando o princípio da parcimônia. De modo geral as filogenias formam imagens especulares, mas há alguns casos de prováveis trocas de hospedeiros. Um geômis (*Geomys bursarius*) e um piolho (*Geomydoecus geomydis*) também são ilustrados, (b) O teste de simultaneidade de especiação em parasitas e hospedeiros. O número esperado de substituições em vários ramos da filogenia do hospedeiro é picotado contra os números correspondentes nos ramos da imagem especular da filogenia do parasita. As letras do gráfico referem-se às letras dos ramos em (a). Provavelmente os relógios dos dois táxons andem tem velocidades diferentes por diferenças na duração das gerações. Se os eventos de especiação fossem realmente simultâneos, os pontos cairiam sobre a linha. O ajustamento e melhor quando só as mudanças sinônimas são computadas.

Eles apresentam co-filogenias porque o poder de dispersão dos piolhos, independente de seus hospedeiros, é limitado. Outros táxons de piolhos, que podem mover-se com independência, não apresentam filogenias com imagens especulares de seus hospedeiros.

Parasitas e hospedeiros podem ter co-filogenias



Filogenias de primatas hospedeiros e de lentivírus de primatas (grupo de vírus que inclui o HIV) formando imagens especulares aproximadas, mas imperfeitas.
Note o tempo diferente nos dois táxons: relações co-filogenéticas **não são devidas a coespeciação**.

Por que os lentivírus dos primatas t~em uma filogenia semelhante à de seus hospedeiros? Uma possibilidade é que os vírus tendem a trocar de hospedeiros, entre os que são bastante relacionados filogeneticamente. Provavelmente o sistema imune dos humanos é mais parecido com o dos chimpanzés do que com o dos babuínos. Um vírus adaptado a viver em chimpanzés provavelmente tem mais facilidade de mudar, para explorar humanos, do que um vírus adaptado a explorar babuínos. Assim, todas as mudanças na filogenia dos lentivírus representam trocas de hospedeiros. A concordância entre as filogenias não seria devida a coespeciação, mas a mudanças de hospedeiros. A influência da fisiologia dos hospedeiros e particularmente de seus sistemas imunes poderia ser análoga à influência da química das plantas sobre a evolução dos insetos.

Coevolução parasita-hospedeiro

- Em resumo, são possíveis três relações entre as filogenias dos parasitas e hospedeiros
  - co-filogenias por causa de coespeciação
  - co-filogenias por outra razão que não a da coespeciação
  - não serem co-filogenias

Coevolução predador-presa

- A seleção individual, de um modo geral, deve acarretar em espécies presas a evolução de características protetoras, e em espécies predadoras a evolução da competência para capturar e subjugar suas vítimas, mesmo que isto resulte na diminuição ou mesmo extinção da população da presa

- A seleção para a capacidade predadora torna-se mais intensa se a população do predador é limitada pela escassez da presa

Coevolução predador-presa

- Maioria dos modelos → uma espécie de predador e uma espécie de presa, os quais devem evoluir em uma "luta" sem fim
  - eventualmente resulta na extinção de uma ou de ambas as espécies, a menos que cada avanço evolutivo de uma espécie seja precisamente neutralizado por um avanço da outra

A maioria dos modelos de coevolução predador-presa tem considerado uma espécie de predador e uma espécie de presa, os quais devem evoluir em uma "luta" sem fim, que eventualmente resulta na extinção de uma ou de ambas as espécies, a menos que cada avanço evolutivo de uma espécie seja precisamente neutralizado por um avanço da outra.

Coevolução predador-presa

- Stenseth e Maynard Smith (1984)
  - espécies ou coevoluem indefinidamente, algumas tomando-se extintas no processo, ou atingem um **equilíbrio estático**, sem evolução
    - não leva em conta a extensão com que a variação genética pode limitar a taxa de evolução
- Rosenzweig (1978): baseado na Hipótese da Rainha Vermelha
  - coevolução de predador e presa continua indefinidamente, mas raramente leva à extinção → **equilíbrio dinâmico**
    - taxa de fixação de mutações que melhoram a capacidade de um predador ou a resistência de uma vítima depende de quanto a espécie já é capaz ou resistente

Os modelos existentes de relações explorador-vítima não são modelos genéticos explícitos e diferem em suas previsões sobre a ubiquidade e consequências de tais lutas. Stenseth e Maynard Smith (1984) desenvolveram um modelo de coevolução bastante geral no qual as espécies ou coevoluem indefinidamente, algumas tomando-se extintas no processo, ou atingem um equilíbrio estático, sem evolução. Esse modelo, contudo, não leva em conta a extensão com que a variação genética pode limitar a taxa de evolução. Schaffer e Rosenzweig (1978), por outro lado, admitem que a coevolução de predador e presa continua indefinidamente, mas raramente leva à extinção. Nesse modelo, a taxa de fixação de mutações que melhoram a capacidade de um predador ou a resistência de uma vítima depende de quanto a espécie já é capaz ou resistente. A capacidade evolui mais rapidamente em um predador ineficiente do que a resistência em uma presa já resistente e a resistência evolui mais rapidamente em uma vítima altamente vulnerável do que a capacidade em um predador eficiente. As taxas evolutivas são, portanto, balanceadas e é provável que nenhuma delas "vença" a competição. Contudo, tal competição evolutiva deveria reduzir-se para uma parada se a seleção para maior resistência ou capacidade fosse neutralizada pelo seu maior "custo". Uma razão provável para tal custo é que as características de uma espécie-presa, que proporcionam resistência a um predador, podem toma-la mais vulnerável a outros.

Hipótese da Rainha Vermelha

- Proposta por Leigh Van Valen (1973)
  - alusão ao livro de Lewis Carroll "*Alice através do espelho*", onde é dita a seguinte frase:
    - "*Aqui, como você vê, é preciso correr o máximo possível, para permanecer no mesmo lugar*".

Hipótese da Rainha Vermelha

- Tem como mecanismo a **corrida armamentista evolutiva**, onde as espécies precisam estar sempre se modificando para permanecerem na mesma condição

A luta pela sobrevivência nunca se torna fácil, pois todas as populações estão constantemente sendo forçadas a aprimorar seu design para permanecer competitivas em um ambiente onde a disponibilidade de recursos é, grosso modo, fixa (Van Valen, 1973, 1976, 1980).

Fitness = valor adaptativo

As espécies precisam estar sempre se modificando para permanecer na mesma condição. O que a hipótese da Rainha Vermelha estipula é que a evolução seja algo como caminhar em uma esteira rolante: é preciso estar sempre movimentado-se para permanecer no mesmo lugar.

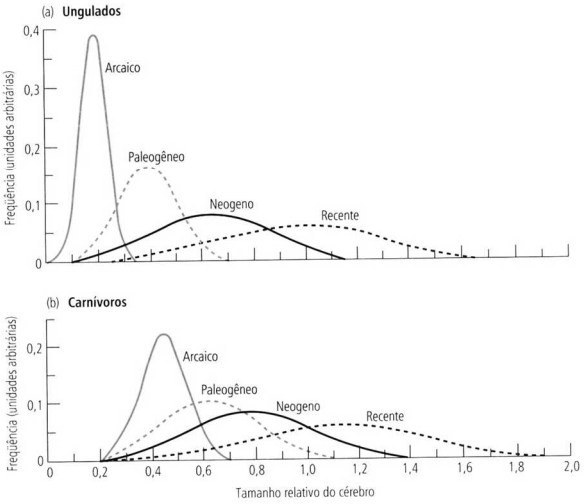
Coevolução predador-presa

- **Jerison (1973):** seleção natural favoreceu a maior inteligência tanto da presa, para escapar dos predadores, quanto do predador, para apanhar a presa
  - mamíferos do cenozoico → predadores tinham cérebros maiores que suas presas
  - tamanho relativo dos cérebros tanto de predadores quanto de presas aumentou com o tempo

Coevolução predador-presa

Jerison (1973)

Houve uma corrida armamentista coevolutiva entre predador e presa, levando a cérebros cada vez maiores em ambos



Para estimar a encefalização de um fóssil é preciso estimar o tamanho corporal (o quoeficiente de encefalização de uma espécie é a razão entre seu tamanho cerebral real e o tamanho esperado em função do tamanho de seu corpo). Apesar do trabalho de Jerison ter sido criticado porque para estimar a encefalização de um fóssil é preciso estimar o tamanho corporal, é difícil demonstrar relações coevolutivas em fósseis. Assim, apesar da evidência nesse caso continuar inconclusiva, o trabalho de Jerison merece consideração como um raro exemplo em que a coevolução é uma explicação plausível.

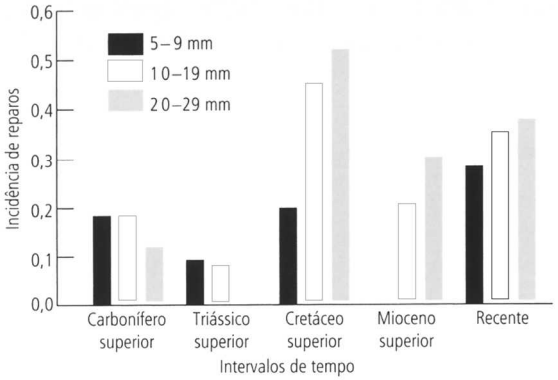
Corridas armamentistas coevolutivas podem resultar em escalada evolutiva

- **Vermeij (1987, 1999):** tipicamente os predadores e as presas apresentam um padrão evolutivo → **escalada**
- A vida se tornou mais perigosa ao longo do tempo evolutivo: os predadores desenvolveram armas mais poderosas e as presas desenvolveram defesas mais poderosas contra elas
  - a melhoria nas adaptações predatórias pode ser neutralizada pelas melhorias nas defesas das presas

Vermeij (1987, 1999) utilizou o mesmo argumento usado por Jerison, mas de modo muito mais geral. Vermeij sugere que, tipicamente, os predadores e as presas apresentam um padrão evolutivo que ele chama de escalada. Com escalada ele quer dizer que a vida se tornou mais perigosa ao longo do tempo evolutivo: os predadores desenvolveram armas mais poderosas e as presas desenvolveram defesas mais poderosas contra elas. Vermeij distingue entre a escalada e o progresso evolutivo. Se a evolução é progressiva, os organismos irão tornar-se mais bem-adaptados às suas circunvizinhanças ao longo do tempo evolutivo; se ela é em escalada a melhoria nas adaptações predatórias pode ser neutralizada pelas melhorias nas defesas das presas, e não resultará qualquer avanço. Os dois conceitos são fáceis de distinguir por meio de um experimento imaginado. Se a evolução dos predadores (por exemplo) é progressiva, os predadores atuais seriam melhores em capturar suas presas do que os predadores mais antigos. Se, porém, a evolução é em escalada, os predadores mais modernos não serão melhores do que seus ancestrais eram em capturar os tipos de presas contemporâneas deles. Mas, se transportados em uma máquina do tempo e soltos junto às presas que eram caçadas por seus ancestrais, eles deveriam arrasá-las como faria um moderno avião de caça em um combate aéreo com um antigo biplano.

Corridas armamentistas coevolutivas podem resultar em escalada evolutiva

Note que: (i) a incidência de reparos é maior em tempos mais recentes e (ii) em tempos mais recentes, a incidência de conchas maiores comparada com as conchas menores é relativamente mais alta em relação aos tempos mais antigos. As conchas maiores tendem a ser mais resistentes às quebras do que as conchas menores. Uma interpretação da segunda tendência é de que os predadores mais recentes se tornaram mais fortes e, por isso, mais capazes de danificar os animais com conchas grandes (10 mm).



Incidência de reparos de conchas divididas em três classes de tamanho, em cinco períodos sucessivos de tempo.

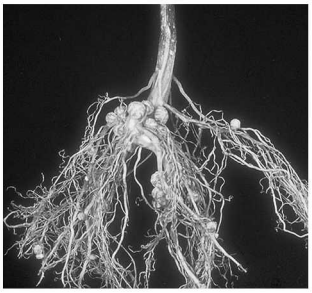
Vermeij e seus seguidores identificaram evidências biogeográficas e paleontológicas de escalada. Grande parte delas provêm de moluscos de ambientes marinhos de águas rasas – os fósseis de moluscos são abundantes e a própria natureza da concha pode revelar o grau de adaptação de uma espécie como predadora ou como presa. As conchas mais bem-protegidas são as que têm propriedades tais como um espessamento geral da concha ou um espessamento concentrado em volta de suas aberturas. As espécies que se enfocam, ou as que se incrustam são mais protegidas do que as que repousam soltas sobre o fundo. Examinemos algumas das evidências de Vermeij. A frequência de reparos nas conchas é um indicador de interação entre predador e presa fósseis. Quando um molusco sofre um ataque não-letal, ele repara o dano à sua concha e o padrão do reparo pode ser observado nela. As proporções de conchas apresentando vestígios de reparo foram medidas em várias faunas fósseis e parece haver uma tendência para o aumento do número de reparos com o tempo. Vermeij interpreta isso como significando que as presas vinham sofrendo ataques predatórios cada vez mais frequentes ao longo do tempo evolutivo.

Outras evidências:

- em geral, os moluscos mais recentes parecem ser mais fortemente protegidos do que eram seus ancestrais mais remotos (espessamento interno da concha e estreitamento da abertura).

Mutualismo

- Espécies que interagem mutualisticamente não contribuem propositalmente com o sucesso recíproco → exploram uma à outra como recurso



Fungos de micorrizas beneficiam as plantas aumentando a captação de nutrientes minerais às custas da utilização de seus carboidratos.

Mutualismo

- Roughgarden (1975, 1983)
  - Um hóspede deve privar-se de uma excessiva exploração de seu “hospedeiro” se isto contribuir para aumentar a sobrevivência do hospedeiro e, consequentemente, do hóspede

Mutualismo

- Espécies que participam de interações mutualísticas altamente específicas frequentemente possuem adaptações altamente refinadas umas com as outras
  - consequências da coevolução são mais evidentes em pares de espécies que interagem fortemente

Ensifera ensifera, um colibri com um bico extraordinariamente longo (mais de 80 mm) que se alimenta exclusivamente de flores de maracujá nas quais a corola atinge 114 mm de comprimento ➞ **polinizador especializado**

Alguns mutualismos surgem de relações comensais

- Nectários extraflorais atraem muitas espécies de formigas agressivas que defendem as plantas

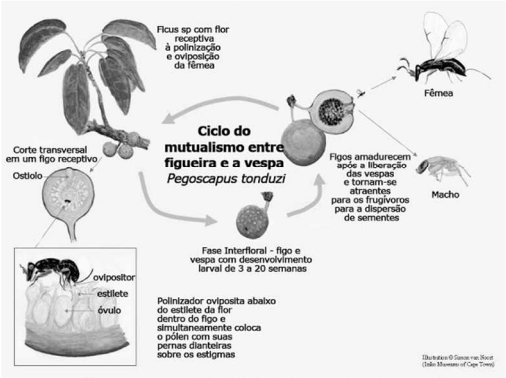
Algumas espécies de *Acacia* fornecem não somente néctar extrafloral, mas corpos proteicos alimentares e espinhos com cavidades que são ninhos exclusivos de algumas formigas do gênero *Pseudomyrmex*. As formigas protegem seus hospedeiros não somente contra herbívoros, mas também contra videiras e plantas competidoras.

Outros mutualismos parecem originar-se de relações parasita-hospedeiro

As iúcas (*Yucca*) são polinizadas exclusivamente por mariposas (*Tegeticula*), cujas larvas se alimentam de algumas sementes em desenvolvimento que resultam da atividade polinizadora de seus progenitores.

Outros mutualismos parecem originar-se de relações parasita-hospedeiro

Os figos são polinizados de uma maneira muito complexa por vespas agaonídeas cujas larvas se alimentam de alguns dos seus óvulos em desenvolvimento.



http://ead.hemocentro.fmrp.usp.br/joomla/index.php/publicacoes/ciencia-em-foco/418-relacao-mutualistica-entre-especies

A figueira *Ficus citrifolia* da família Moraceae, são monoicas, caracterizadas por sua inflorescência, com suas flores diminutas, reunidas de forma especial denominado sicônio, que consistem em um receptáculo fechado, com as flores inseridas no lado de dentro, e um orifício de saída no ápice, ou ostíolo. Assim formando um dos sistemas mais curiosos, com suas flores fechadas não ocorrendo contato com o exterior, não havendo transferência do pólen espontaneamente. As vespas da espécie *Pegoscapus tonduzi,* da família Agaonidae, conseguem entrar no interior do figo. Lá dentro colocam seus ovos em muitas das flores e polinizam as restantes, assim a figueira proporciona moradia e abrigo aos filhotes da vespa ao mesmo tempo em que ocorre a fecundação e desenvolvimento das sementes do próprio figo. Próximo ao final do período de desenvolvimento das sementes, a prole de vespas entra no estagio adulto, os machos fecundam as fêmeas e abrem orifícios para elas saírem do interior do figo; as fêmeas vão ao encontro de outras figueiras para colocar seus ovos e prolongar a espécie. Em seguida, as sementes terminam o seu desenvolvimento e o fruto torna-se um atrativo para animais e por sua vez tornam-se como dispersores naturais.

Outros mutualismos parecem originar-se de relações parasita-hospedeiro

- Tanto mariposas como vespas originam-se de ancestrais parasitas de sementes que polinizam seus hospedeiros somente incidentalmente

Bibliografia Principal

- FUTUYMA, D. J. Biologia Evolutiva. Ribeirão Preto, Funpec, 2002. 631 p.
- RIDLEY, M. Evolução. 3ª ed. Porto Alegre, Artmed Editora S.A., 2006.