CO-EVOLUÇÃO

Adaptação ao meio biótico

1. Definições

- Co-evolução
  - Co-evolução difusa
  - Simbiose

2. Mutualismo

- Definição
  - Polinização
  - Dispersão de sementes
  - Proteção de plantas por formigas

3. Co-evolução entre herbívoros e plantas

- Adaptações e contra-adaptações
- Teoria da evidência das plantas

4. Co-evolução entre predadores e presas

- Adaptações e contra-adaptações
- Por quê normalmente os predadores não extinguem suas presas?

5. Co-evolução nas comunidades naturais

- Dominância de Angiospermas
- Mutualistas-chave
- Efeito de mutualismos na comunidade

1. Definições

Co-evolução – a evolução simultânea de duas ou mais espécies com íntima relação ecológica, e sobre as quais pressões seletivas recíprocas atuam no sentido de tornar a evolução de uma delas pelo menos parcialmente dependente da outra e vice-versa.

Co-evolução Difusa – é interação evolutiva recíproca e simultânea como acima descrito, mas envolvendo grupos de espécies.

Simbiose – literalmente "viver junto", é uma associação íntima entre duas ou mais espécies, normalmente envolvendo co-evolução, e onde pelo menos uma das espécies se beneficia. Inclui comensalismo e mutualismo.

Comensalismo

Garça-vaqueira

© Nearctica.com, Inc.

Cracas em bivalve, abaixo fóssil de 15 milhões de anos

2. Mutualismo

Mutualismo – interação reciprocamente benéfica entre duas ou mais espécies que têm seu valor adaptativo aumentado. Pode ser obrigatório ou facultativo (neste caso, também chamado de protocooperação).

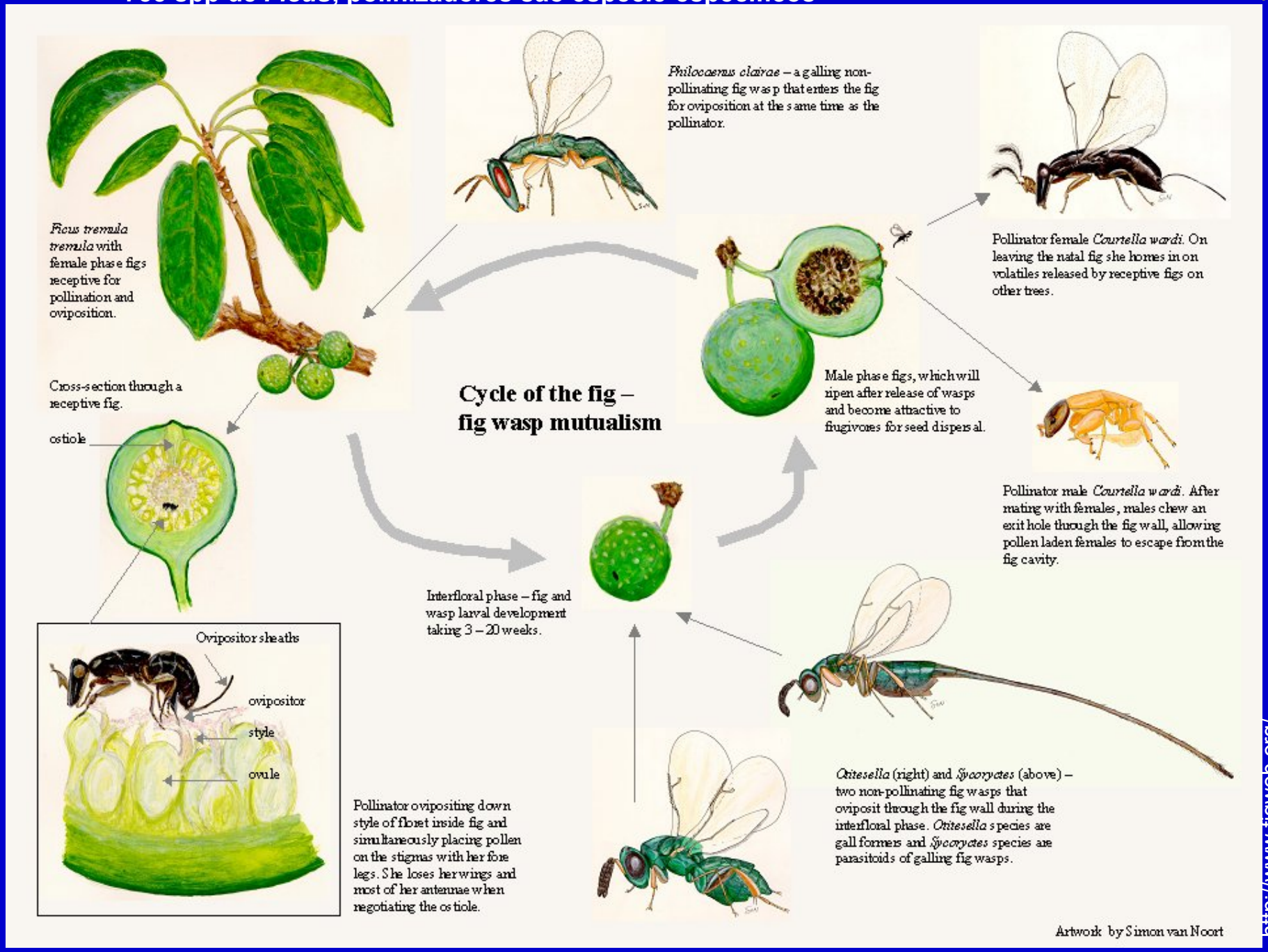
Alguns dos principais mutualismos entre animais e plantas

Interação	Vantagem para a planta	Vantagem para o animal
Polinização	Fertilização, especialmente com pólen de outras plantas	Néctar e/ou pólen - alimento para insetos e vertebrados

Adaptado de Howe e Westley (1988).

Polinização
Figueira (*Ficus* spp) – vespa microhimenoptera Chalcidoidea

755 spp de *Ficus*, polinizadores são espécie-específicos



http://www.figweb.org/

Produção assincrônica de figos em *Ficus microcarpa.*

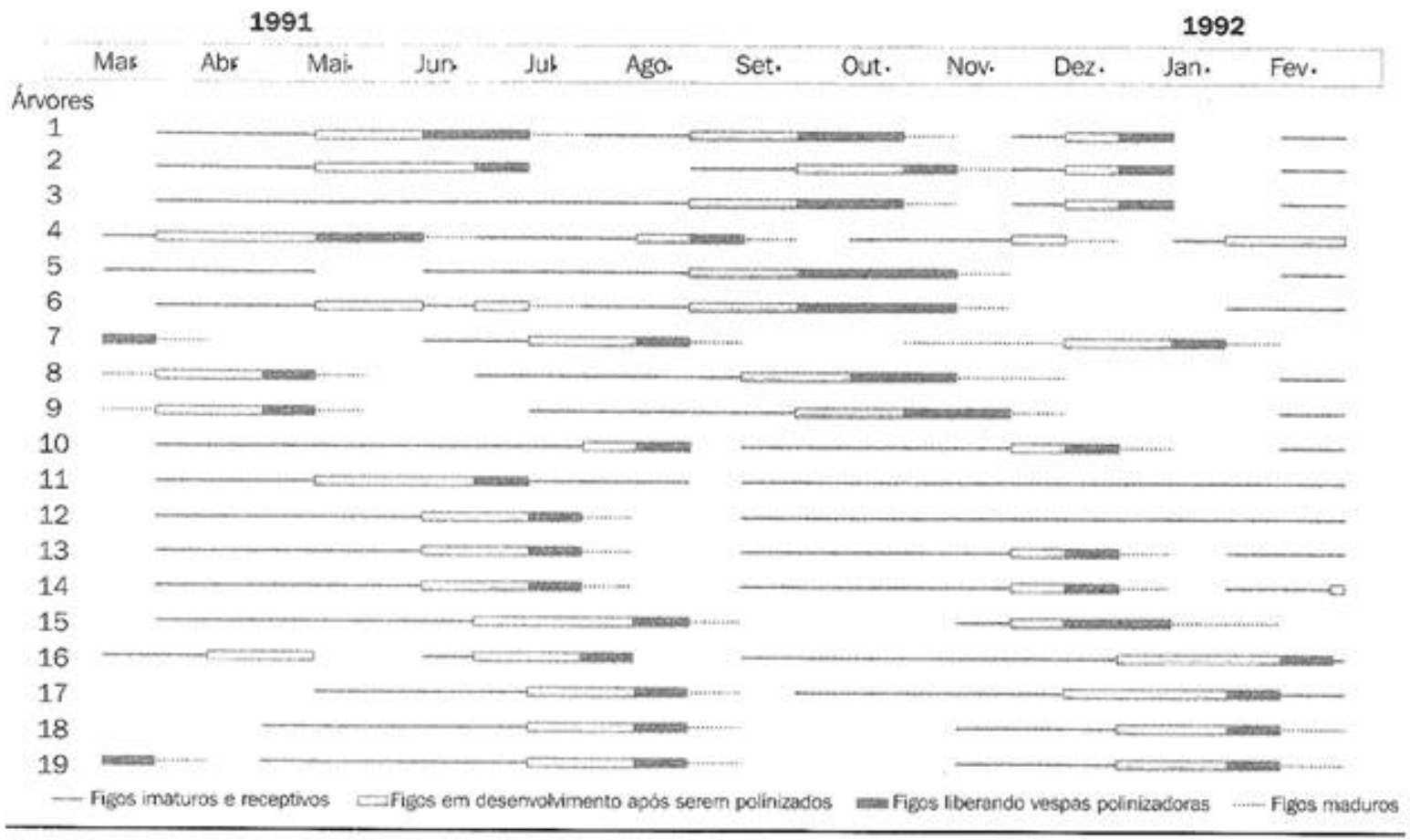


Figura 2. Diversas fases de desenvolvimento das infrutescências da figueira-asiática em uma população de 19 indivíduos de uma praça da cidade de São Carlos (SP).

Figueiredo & Motta-Junior (1997)

Alguns dos principais mutualismos entre animais e plantas

Interação	Vantagem para a planta	Vantagem para o animal
Polinização	Fertilização, especialmente com pólen de outras plantas	Néctar e/ou pólen - alimento para insetos e vertebrados
Dispersão de sementes	Fuga das sementes de predadores próximos da planta-mãe; disseminação p/a sítios apropriados a germinação e estabelecimento	Alimento para vertebrados e insetos que digerem a polpa/arilo comestível

Adaptado de Howe e Westley (1988).

Hipótese da "fuga de sementes" de Janzen

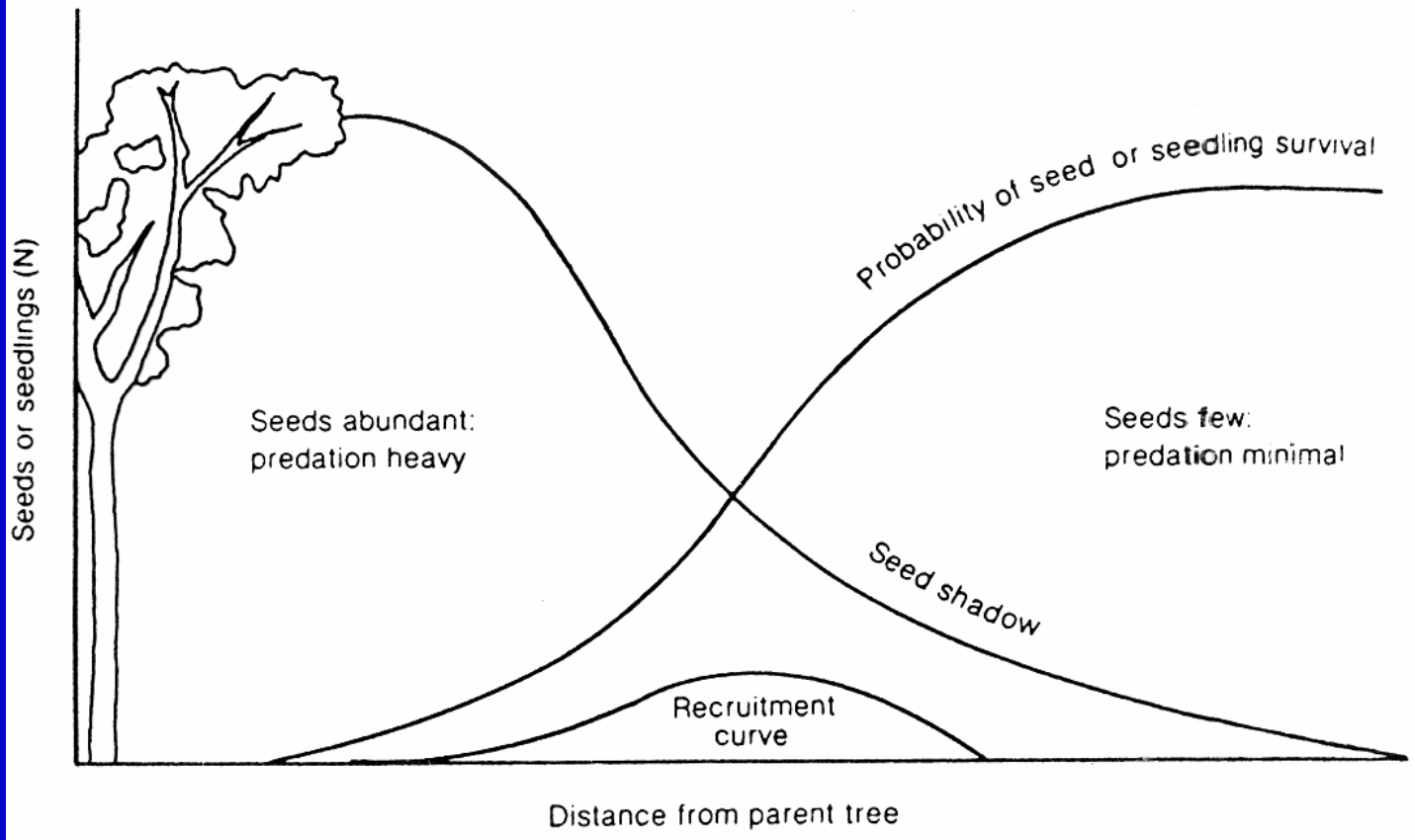


Fig. 7-15 Hypothesized escape of seeds from disproportionate mortality near parent trees. Seeds fall in a skewed distribution with the peak density under or near the parent. Mortality of seeds, seedlings, or saplings is greater near the parent than further away because of attacks by insects, pathogens, or rodents, or because of sibling competition. Consequently, overall survival increases with distance from the fruiting tree. A "recruitment curve" represents the distance at which greatest sapling survival is expected to occur. First proposed by D. H. Janzen (1970).

"Chuva de sementes" e sobrevivência de plântulas de *Virola surinamensis*

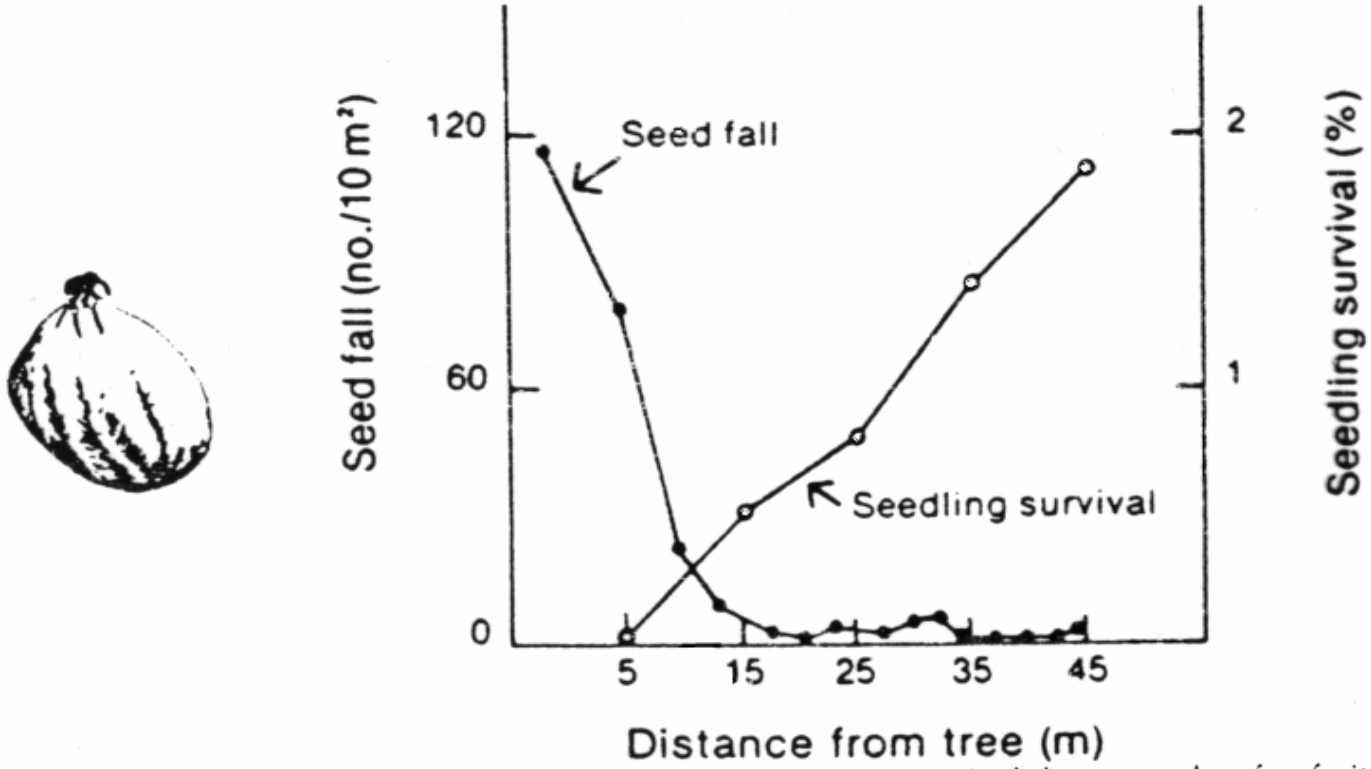


Fig. 7-16 Actual patterns of seed fall and seed and seedling survival three months after fruit drop in the toucan dispersed tree, *Virola surinamensis*, in Panama. Seed and seedling mortality due to *Conotrachelus* weevil infestations are so heavy under the crown that the seed fall and seedling survival curves cross at the crown edge, 10–15 m from the tree base. Not surprisingly, adults of this species are clumped, with an average nearest neighbor distance of 18 m. Overall, there is a 40-fold advantage to seed dispersal only 45 m from fruiting *Virola* trees. Data from Howe et al. (1985).

Alguns dos principais mutualismos entre animais e plantas

Interação	Vantagem para a planta	Vantagem para o animal
Polinização	Fertilização, especialmente com pólen de outras plantas	Néctar e/ou pólen - alimento para insetos e vertebrados
Dispersão de sementes	Fuga das sementes de predadores próximos da planta-mãe; disseminação p/a locais apropriados a germinação e estabelecimento	Alimento para vertebrados e insetos que digerem a polpa/arilo comestível

Adaptado de Howe e Westley (1988).

Dispersão de sementes - Lobo-guará x lobeira

© J. C. Motta-Junior

Testes de germinação de sementes da lobeira.

	Defecadas	Controle	χ^2
Experimento 1 (n = 100)	68 %	43 %	*
Experimento 2 (n = 120)	74 %	51 %	*
Experimento 3 (n = 100)	68 %	71 %	ns
Experimento 4 (n = 85)	87 %	84 %	ns

(*) $p < 0,05$ segundo teste qui-quadrado. Motta-Junior & Martins (2002).

Alguns dos principais mutualismos entre animais e plantas

Interação	Vantagem para a planta	Vantagem para o animal
Polinização	Fertilização, especialmente com pólen de outras plantas	Néctar e/ou pólen - alimento para insetos e vertebrados
Dispersão de sementes	Fuga das sementes de predadores próximos da planta-mãe; disseminação p/a sítios apropriados a germinação e estabelecimento	Alimento para vertebrados e insetos que digerem a polpa/arilo comestível
Proteção por formigas	As formigas matam ou afastam herbívoros; controlam a incidência de trepadeiras e outras plantas competidoras da hospedeira	Alimento de nectários extraflorais e corpúsculos alimentares; abrigo

Adaptado de Howe e Westley (1988).

Proteção de plantas por formigas

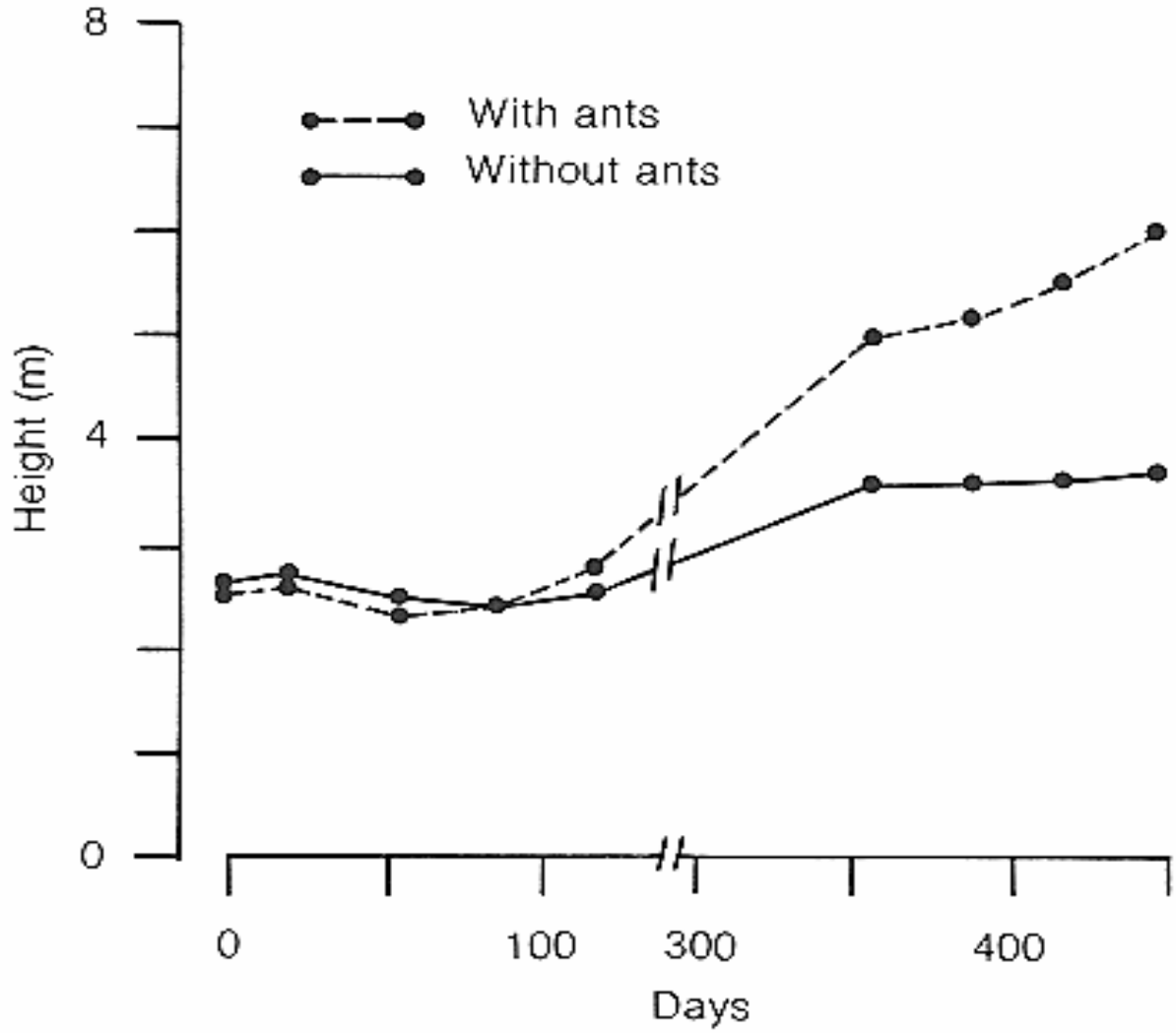
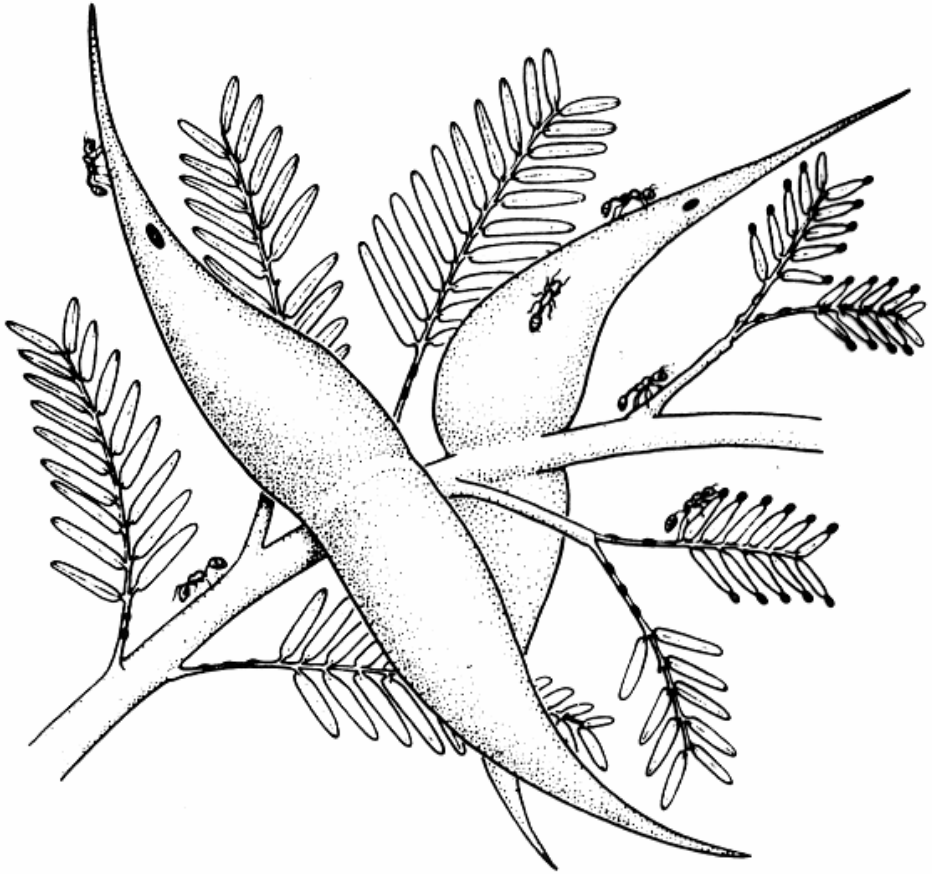


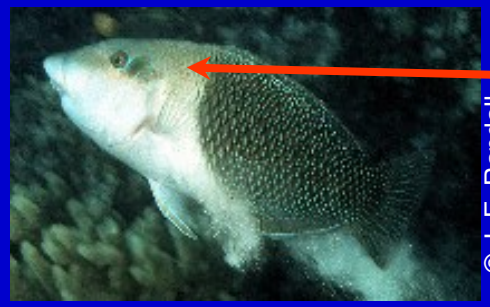
Fig. 7-17 Growth of *Cecropia obtusifolia* saplings with and without colonies of *Azteca constructor* ants in Ecuador. Ants effectively defend plants against beetles and other chewing insects and against vine competition. By the end of the first year, occupied plants are 2 m taller than unoccupied trees. After Schupp (1986).



Interação mutualista entre a árvore *Acacia* e a formiga *Pseudomyrmex*. As formigas habitam os espinhos e alimentam-se dos nectários dos pecíolos e dos corpos protéicos de Beltian nas extremidades dos folíolos jovens. A árvore é defendida pelas formigas agressivas contra herbívoros e vegetação competidora.

Fonte: Futuyma (1988)

Mutualismo entre peixe de recifes de corais e peixes limpadores na Austrália



© J. E. Randall

Hemigymnus melapterus

www.mov.vic.gov.au/crust/mov1653t.html

Parasita Gnathiidae (Isopoda)

www.aquafish.ru

Peixe-limpador (*Labroides dimidiatus*)

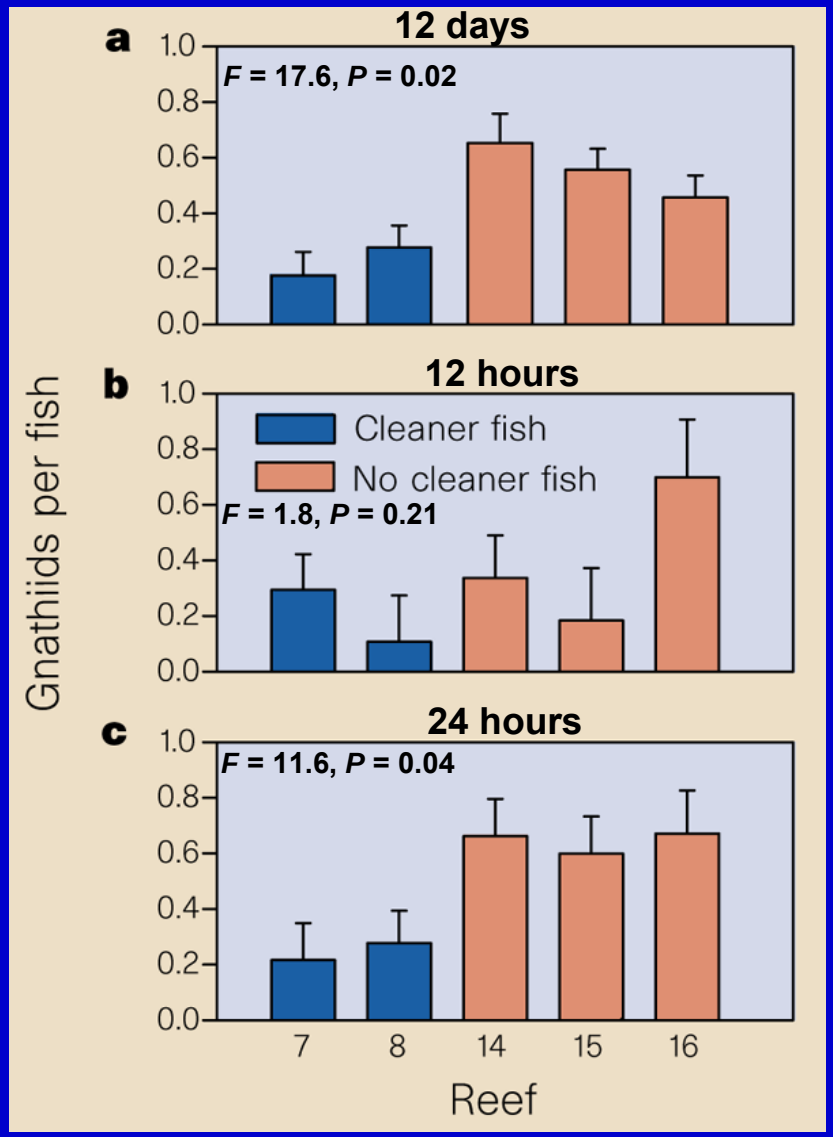


Figure 13.1 Cleaner fish really do clean their clients. The mean number of gnathiid parasites per client (*Hemigymnus melapterus*) at five reefs, from three of which (14, 15 and 16) the cleaners (*Labroides dimidiatus*) were experimentally removed. **(a)** In a 'long-term' experiment, clients without cleaners had more parasites after 12 days. **(b)** In a 'short-term' experiment, clients without cleaners did not have significantly more parasites after 12 h, **(c)** but the difference was significant after a further 12 h. (After Grutter, 1999.)

3. CO-EVOLUÇÃO ENTRE HERBÍVOROS E PLANTAS

DEFESAS DAS PLANTAS

- proteção mecânica (espinhos, acúleos, tricomas, pêlos c/glândulas)
- redutores de digestibilidade (celulose, lignina, sílica, etc)
- toxinas (compostos secundários)

CONSUMO DAS PLANTAS

- maceração e quebra de tecidos vegetais
- flora e fauna microbiana simbionte em tratos digestórios
- desintoxicação por sistemas enzimáticos

HERBÍVOROS X PLANTAS

Teoria da evidência (aparência) das plantas – As plantas facilmente encontradas por herbívoros investem em altas quantidades de redutores de digestibilidade, o que produz uma defesa generalizada contra quase todos os seus consumidores. Por outro lado, as plantas que são difíceis de se encontrar usam táticas de escape espaço-temporais e pequenas quantidades de toxinas, efetivas contra a maioria dos herbívoros, exceto os especialistas.

Plantas evidentes	**Plantas não-evidentes**
Comuns e/ou conspícuas	Raras e/ou efêmeras
Lenhosas perenes	Herbáceas anuais
Crescimento lento, espécies competitivas	Crescimento rápido
Estágios finais da sucessão; clímax	Estágios iniciais da sucessão; secundárias
Facilmente encontradas	Dificilmente encontradas
Produzem quantidades altas (maior custo) de redutores de digestibilidade	Produzem menor quantidade (baixo custo) de toxinas
Defesas quantitativas são barreiras ecológicas efetivas, mas no tempo evolutivo podem se tornar fracas, necessitando de complementos	Defesas qualitativas podem ser vencidas no tempo evolutivo pela co-evolução de mecanismos de desintoxicação em herbívoros, produzindo especialização

Adaptado de Howe e Westley (1988).

DEFESAS QUALITATIVAS DE PLANTAS LEVAM A ESPECIALIZAÇÃO DE HERBÍVOROS

Papilio glaucus **(consome folhas de 20 spp., maioria lenhosas) - generalista**

Papilio trolius **(consome folhas de 2 spp. herbáceas) - especialista**

Apenas uma espécie de planta (herbácea) é consumida por ambas lagartas, e nesse caso:

Espécie de lagarta	Consumo (mg/d/g)	Crescimento (mg/d/g)	Eficiência de assimilação (%)
Papilio glaucus	54	6	12
Papilio trolius	163	33	21

Fonte: Scriber (1984).

4. CO-EVOLUÇÃO DE PREDADORES E PRESAS

Há uma pressão seletiva contínua no sentido das presas evitarem a morte ou a redução de seu valor adaptativo, e dos predadores aumentarem o seu próprio valor adaptativo consumindo suas presas mais eficientemente.

Alguns exemplos de adaptações de predadores e contra-adaptações de presas na "corrida armamentista" entre esses dois grupos.

Atividade do predador em relação à presa	Adaptação do predador	Contra-adaptação da presa
Procura	Maior acuidade visual Imagem de procura	Coloração críptica Polimorfismo
Reconhecimento	Aprendizagem	Coloração de advertência Mimetismos
Captura	Habilidade motora	Vôos/saltos de escape, Resposta "surpresa"
Manuseio	Habilidade p/a subjugar	Defesa ativa/passiva
Digestão	Habilidade p/a desintoxicar	Toxinas

Adaptado de Krebs & Davies (1996).

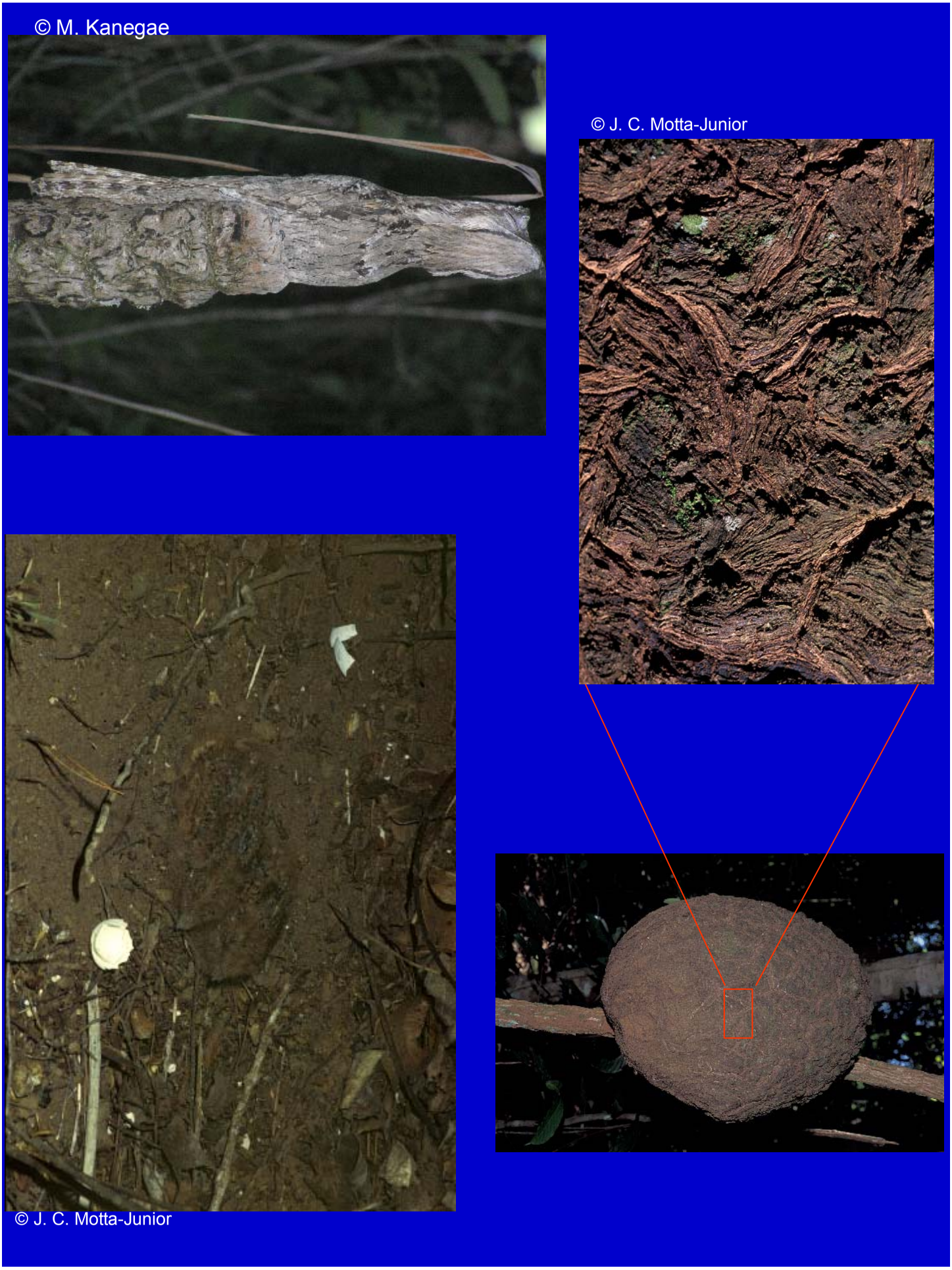

© M. Kanegae
© J. C. Motta-Junior
© J. C. Motta-Junior

Imagem de procura contraposta pelo polimorfismo

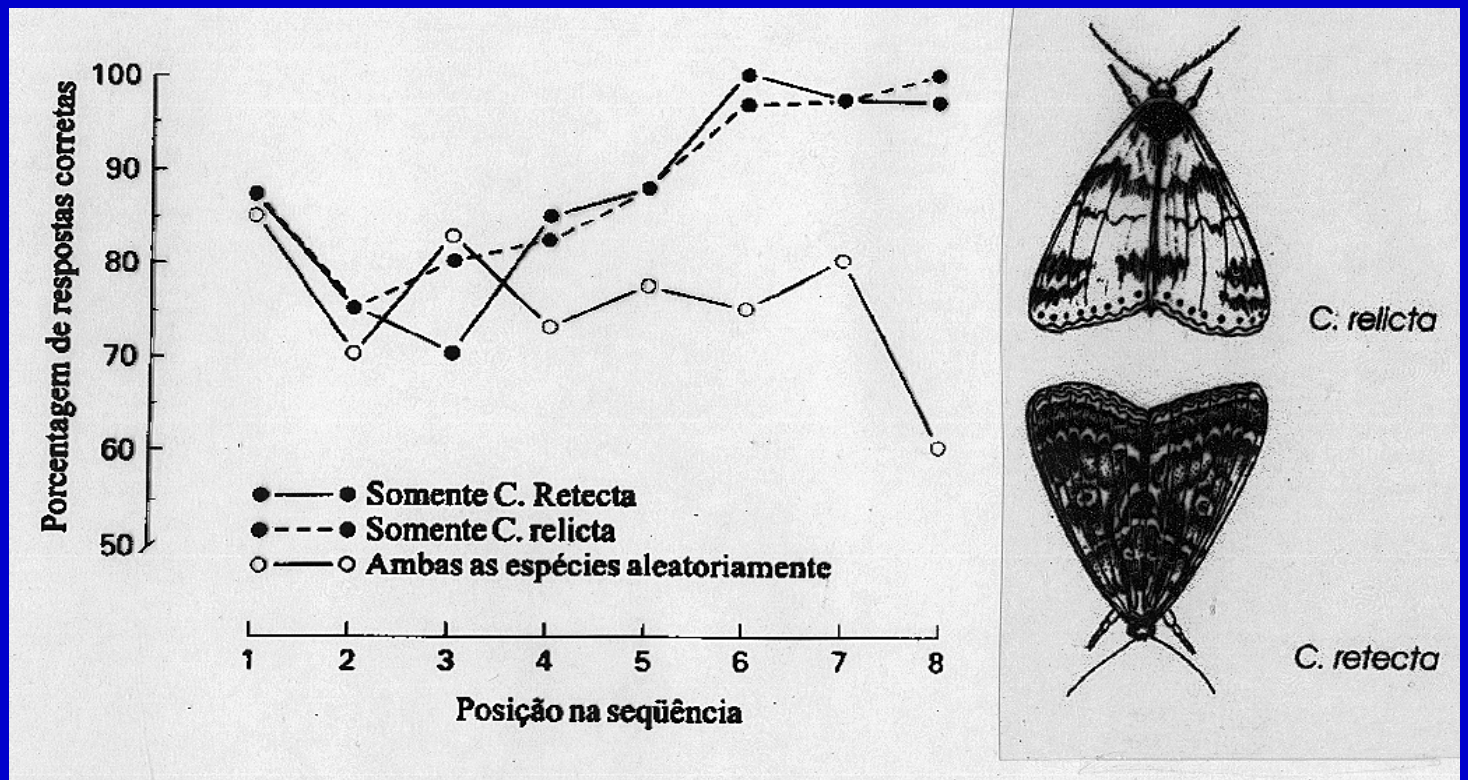


Fig.4.4 A porcentagem média de respostas corretas de gralhas expostas a seqüências de diapositivos da mesma espécie de mariposa (*Catocala retecta* ou *Catocala relicta*) ou a seqüências com ambas as espécies em ordem aleatória. As gralhas melhoram a sua performance quando são feitas seqüências da mesma espécie.

Krebs & Davies (1996).

Alguns exemplos de adaptações de predadores e contra-adaptações de presas na "corrida armamentista" entre esses dois grupos.

Atividade do predador em relação à presa	Adaptação do predador	Contra-adaptação da presa
Procura	Maior acuidade visual Imagem de procura	Coloração críptica Polimorfismo
Reconhecimento	Aprendizagem	Coloração de advertência Mimetismos
Captura	Habilidade motora	Vôos/saltos de escape, Resposta "surpresa"
Manuseio	Habilidade p/a subjugar	Defesa ativa/passiva
Digestão	Habilidade p/a desintoxicar	Toxinas

Adaptado de Krebs & Davies (1996).

Copyright Nearctica.com, Inc.

www.geocities.com/brisbane_insects/Mimicry.htm

Qual o motivo de os predadores não se tornarem tão eficientes a ponto de extinguirem suas presas? Ou, por quê as presas não apresentam adaptações tão eficientes a ponto de levar seus predadores à extinção?

- **Predação "prudente".**

  todos indivíduos predariam moderadamente para sobrar alimento para todos, para o "bem da espécie"

- **As presas estão ligeiramente à frente na corrida "armamentista".**

  evento de predação é caso de vida ou morte para presa, mas não para o predador

- **Relação custo/benefício de procura.**

  para polífagos e oligófagos há opção de mudança de presa quando a presa usual se torna muito rara e anti-econômica

5. Co-evolução nas comunidades naturais

- Dominância de Angiospermas
- Mutualistas-chave
- Efeito de mutualismos na comunidade

Exemplo de comunidade de campos de fynbos no sul da África

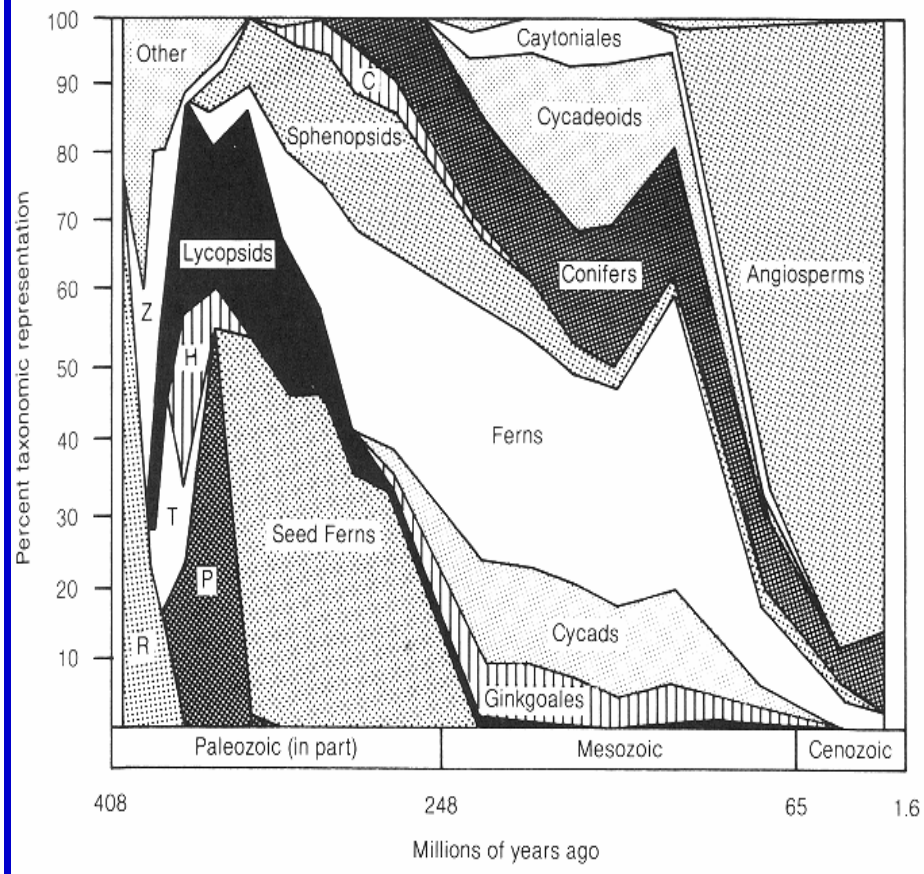


Fig. 9-4 Taxonomic composition of subtropical and tropical lowland floras. Note that angiosperms had virtually replaced all other taxa by the early Pleistocene, 1.6 million years ago. Ancient taxa referred to by letters include Cordaitales (C), Hyeniales (H), Progymnosperms (P), Rhyniophytes (R), Trimerophytes (T), and Zosterophyllophytes (Z). After Knoll (1986).

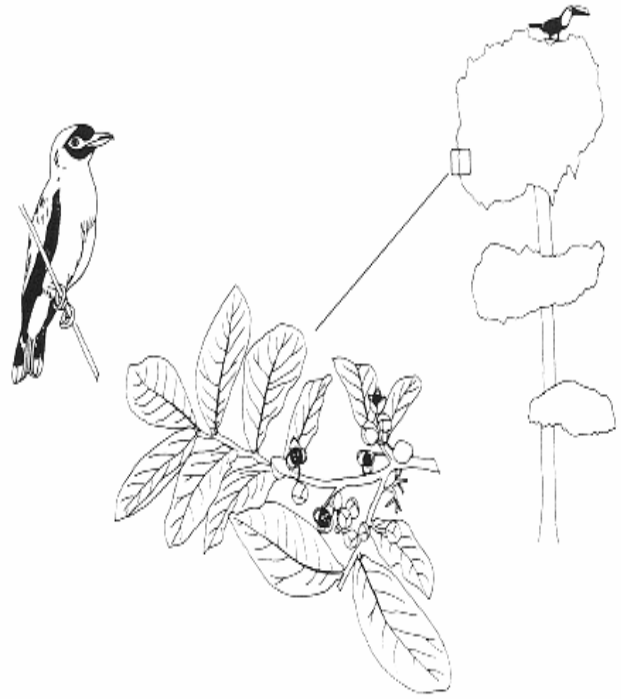


Fig. 10-11 Birds that feed on fruits of the keystone mutualist, *Casearia corymbosa*, in the rainforest of eastern Costa Rica. In the foreground is a masked tityra *(Tityra semifasciata)*, a reliable dispersal agent for this tree. In the background, a large territorial toucan *(Ramphastos swainsonii)* attempts to chase other birds away from a fruit-laden tree. Because *Casearia corymbosa* bears fruits during a period of fruit scarcity in the forest, it supports at least six species of birds that benefit it little, but nonetheless disperse seeds of many other trees and shrubs at other times of the year. Drawing by R. Roseman.

Howe e Westley (1988).

Importância de mutualismo animal-planta para uma comunidade natural na África do Sul

C. E. Christian, *Nature* 413: 635-639 (2001)

Na África do Sul, em campos com arbustos denominados "Fynbos" e que são dominados por Proteaceae, 30% da flora é dispersada por formigas nativas. Essas formigas são importantes por também enterrar as sementes, minimizando efeitos do fogo e de predação. Espécies de sementes grandes são dispersadas apenas por algumas formigas especialistas também grandes, enquanto sementes pequenas são disseminadas por todas as formigas.

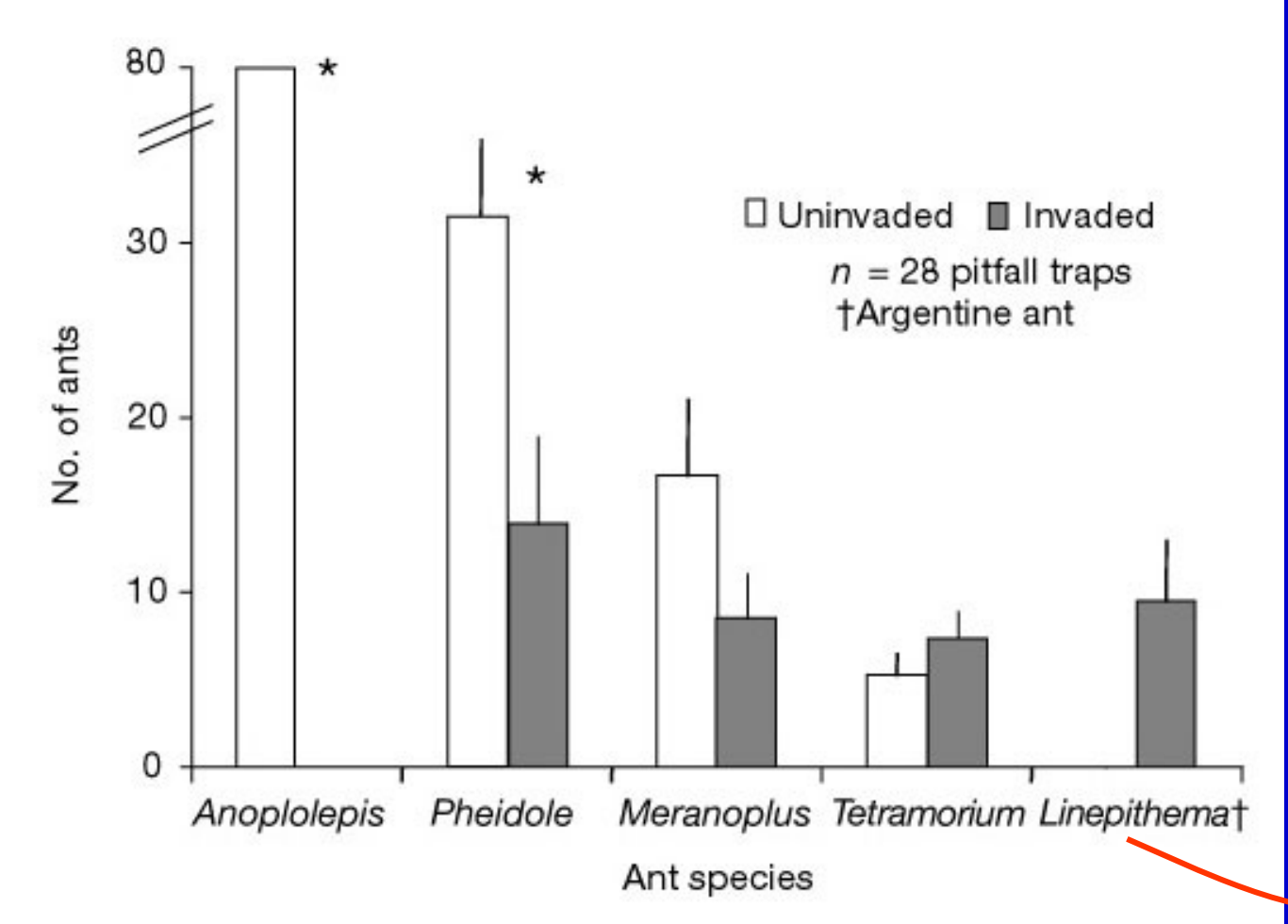
A invasão da formiga-argentina *Linepithema humile* na região possibilitou um teste da importância desse mutualismo plantas-formigas dispersoras no nível de comunidade, devido ao fato da invasora inibir ou até afastar espécies de formigas nativas dispersoras. A invasora não preda e nem dispersa as sementes.

O estudo focou plantas co-ocorrentes com espécies mirmecocóricas de sementes grandes e pequenas, que juntas representam 54% dos arbustos/subarbustos dessa comunidade. Foram usados sítios já invadidos e outros ainda não invadidos pela formiga-argentina.

www.biocrawler.com/encyclopedia/South_Africa

Densidade de formigas em áreas invadidas ou não nos campos fynbos.

Anoplolepis e *Pheidole* são as principais dispersoras de sementes grandes



Todas as formigas, menos *Linepithema*, dispersam sementes pequenas.
Ao enterrar as sementes as formigas minimizam o efeito do fogo e de predadores de sementes

Figure 1: Comparison of the densities of four common, native ant species and the Argentine ant (*Linepithema humile*) in invaded and uninvaded areas. Pitfall samples lacking Argentine ants were scored as 'uninvaded' (n = 28 pitfall traps). Significant differences in ant densities between invaded and uninvaded areas are noted with an asterisk (univariate analyses of variance (ANOVA) by ant species: *Anoplolepis custodiens* ($F_{1,26}$ = 3.98, P = 0.057), *Pheidole capensis* ($F_{1,26}$ = 4.28, P = 0.038), *Meranoplus Peringueyi* ($F_{1,26}$ = 2.74, P = 0.109), *Tetramorium quadrispinosum* ($F_{1,26}$ = 3.32, P = 0.0799) and *Linepithema humile* (NA)).

Tamanho de sementes das espécies de arbustos nos campos fynbos da Africa do Sul

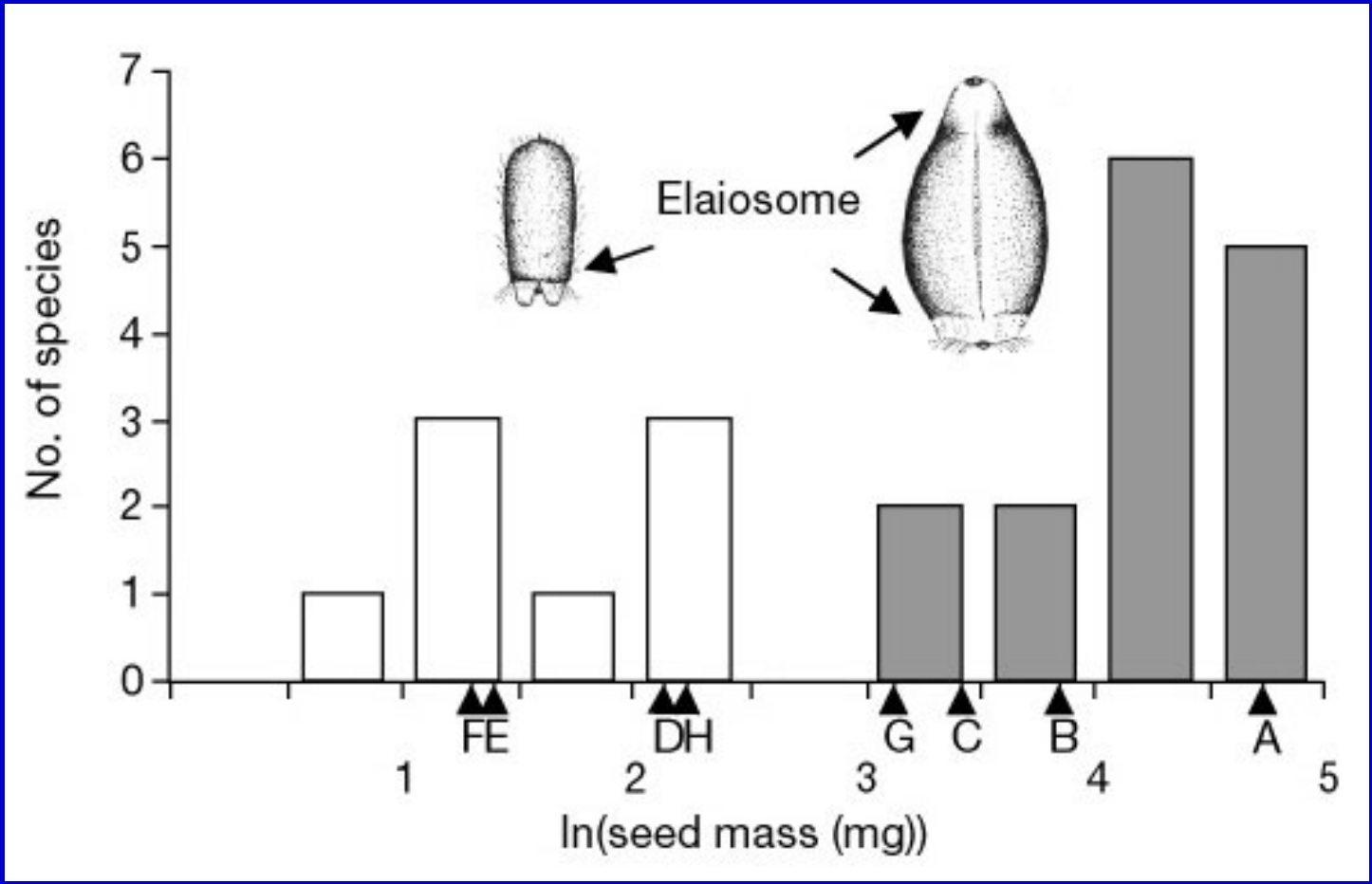


Figure 2: Bimodal distribution of seed size found in ant-dispersed Proteaceae. The mean seed mass (mg) of 23 randomly chosen species of ant-dispersed fynbos Proteaceae is shown on the *x* axis (*n* = 10 seeds per species). Large-seeded species have rewards (called 'elaiosomes') that encase the seeds, whereas small-seeded species have smaller rewards on one end of the seed. Open bars, small-seeded seed type; filled bars, large-seeded seed type. Arrows indicate the average seed mass of plant species used in the seed-dispersal experiment (A–F) and the comparative study on seedling regeneration (B, C, G, H, D, F).

Recrutamento de plântulas pós-fogo na comunidade fynbos.

Antes do fogo as densidades de plantas adultas de sementes grandes e pequenas não diferiam em sítios invadidos e não invadidos : $F_{1, 234} = 2.45$, P = 0.3611).

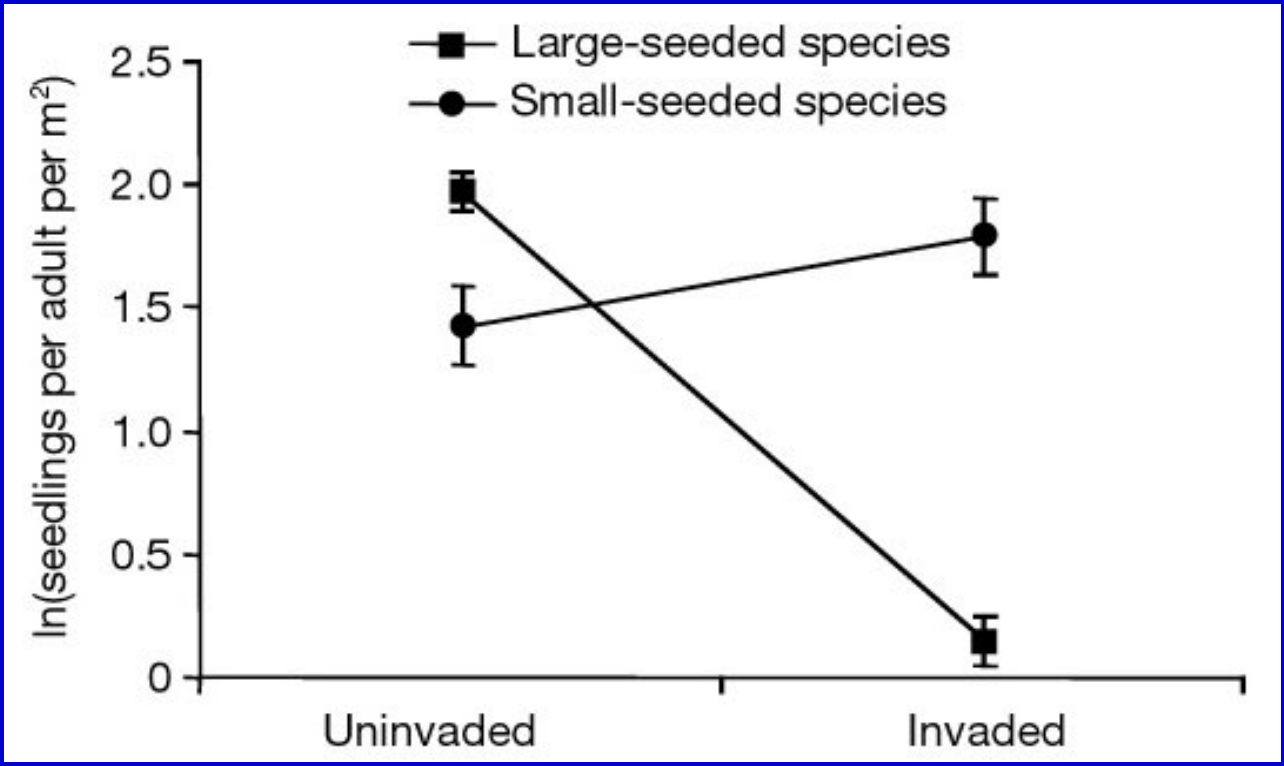
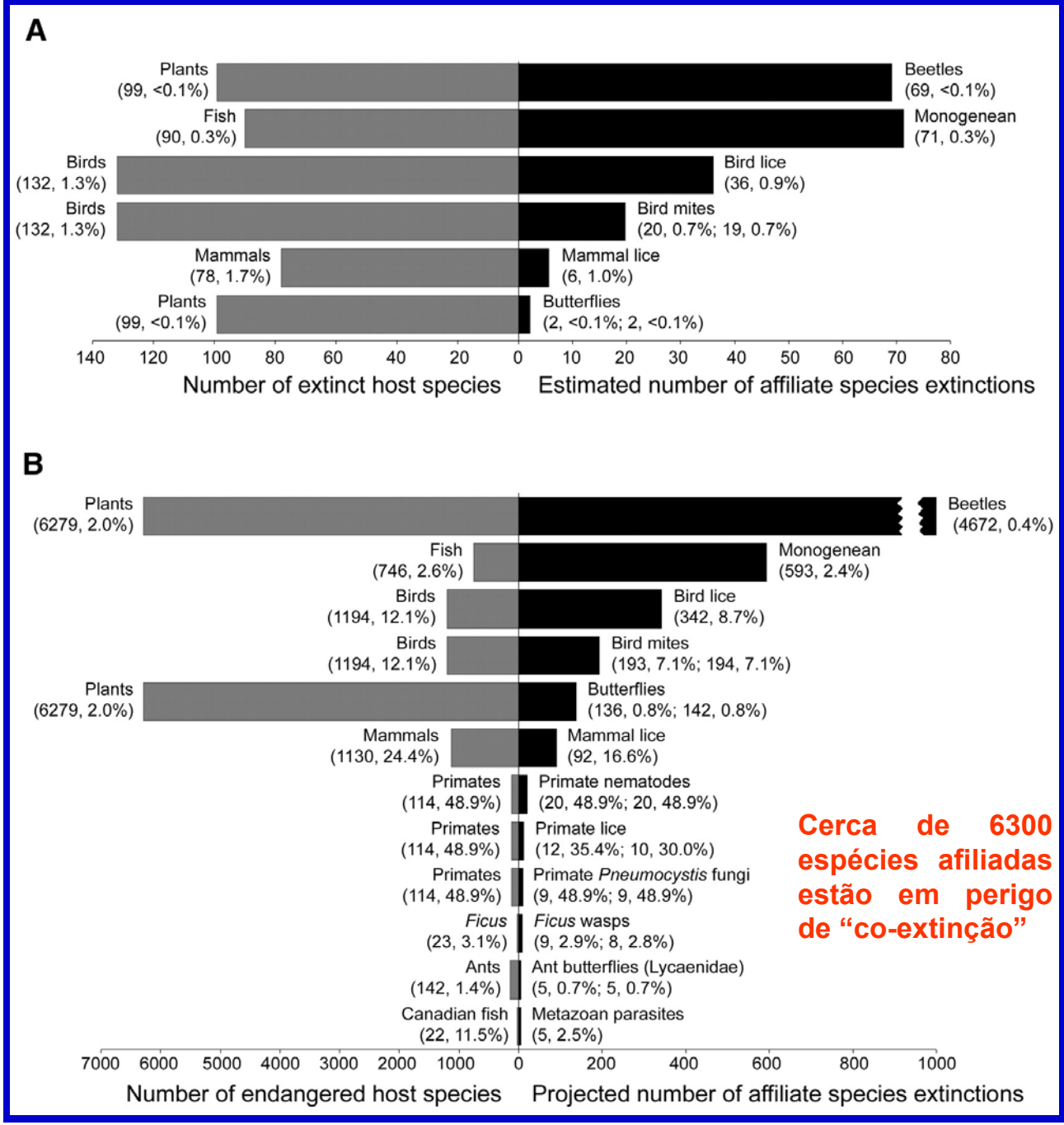


Figure 5: Consequences of the Argentine ant invasion for post-fire seedling recruitment of small-seeded versus large-seeded Proteaceae. To account for any differences in adult densities, post-fire seedling density was calculated relative to pre-fire densities (ln[seedling density (m^{-2})/adult density (m^{-2})]). Data for the three large-seeded and the three small-seeded species were combined for analysis. The invasion seed size interaction was highly significant in a nested ANOVA: $F_{1, 234} = 71.54$, $P < 0.0001$). In total, 240 density measurements were sampled.

A invasão da formiga-argentina na comunidade fynbos da Africa do Sul revela que mutualismos de dispersão de sementes têm papel fundamental na manutenção da estrutura e diversidade nessa comunidade natural.

Co-extinções em espécies "afiliadas"



Estimativas de número de espécies em perigo de extinção devem ser recalibradas devido ao fato de muitas dessas espécies terem histórias co-evolutivas íntimas com seus parasitas ou mutualistas.

Cerca de 6300 espécies afiliadas estão em perigo de "co-extinção"

Fig. 3. Predictions of affiliate extinctions from the nomographic and combinatorial models. (A) Estimated numbers of historically extinct affiliate species based on the number of host species recorded as extinct. (B) Projected numbers of affiliate species extinctions, were all currently endangered hosts to go extinct. The first value in parentheses represents the absolute number and the second value the percentage of species extinct or endangered as predicted by the nomographic model; the second set of values in parentheses represents predictions from the combinatorial model for selected affiliate-host groups for which affiliation matrices are available. Koh et al. (2004) *Science* 305: 1632-1634.