

Interações mutualísticas e co-evolução de interações benéficas

Ao final desta aula você deverá saber

- Definições de conceitos de interações positivas
 - Facilitação
 - Mutualismo
 - Comensalismo
- Como contexto ecológico pode alterar o balanço entre competição e facilitação em plantas
- Exemplos de mutualismo obrigatório
- Como mutualismos podem evoluir
- Qual o papel da geografia na evolução de interações positivas

Relações consumidor-Recurso

TABELA 14.1 Uma classificação dos tipos de interações entre as espécies baseada em seus efeitos mútuos

Efeito na espécie 1	Efeito na espécie 2	Tipo de interação
+	–	As interações consumidor–recurso, incluindo predador–presa, herbívoro–planta e parasita–hospedeiro
–	–	Competição
+	+	Mutualismo
+	0	Comensalismo
–	0	Amensalismo, talvez a maioria incidental

Definições

- Mutualismo
 - Interação positiva recíproca entre organismos/espécies
 - Geralmente envolve múltiplos níveis tróficos e pode ser à distância

Definições

- Mutualismo
 - Interação positiva recíproca entre organismos/espécies
 - Geralmente envolve múltiplos níveis tróficos e pode ser à distância
- Facilitação
 - Interação na qual a presença de uma espécie altera o ambiente de maneira que melhora crescimento, sobrevivência ou reprodução de uma segunda espécie *vizinha*
 - Geralmente dentro de um mesmo nível trófico

Definições

- Mutualismo
 - Interação positiva recíproca entre organismos/espécies
 - Geralmente envolve múltiplos níveis tróficos e pode ser à distância
- Facilitação
 - Interação na qual a presença de uma espécie altera o ambiente de maneira que melhora crescimento, sobrevivência ou reprodução de uma segunda espécie *vizinha*
 - Geralmente dentro de um mesmo nível trófico
- Comensalismo

Facilitação

```
graph TD; A((Facilitação)) -- "Ambas as espécies se beneficiam" --> B[Mutualismo]; A -- "Uma espécie se beneficia e a outra não é afetada" --> C[Comensalismo];
```

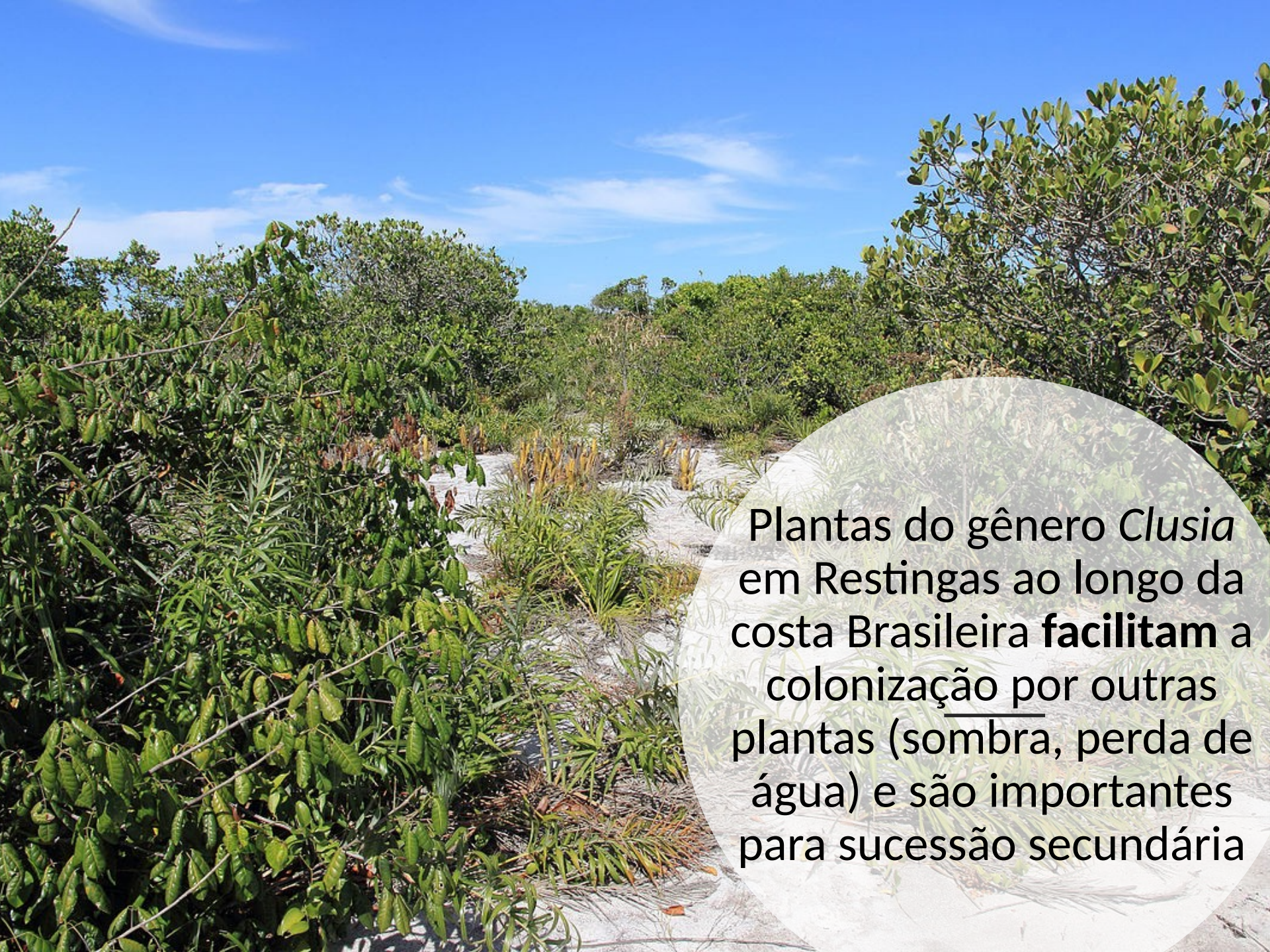
The diagram illustrates the concept of Facilitation (Facilitação) in ecology. At the top, a green oval labeled 'Facilitação' branches into two categories. A blue arrow points down and to the left to a purple rounded rectangle labeled 'Mutualismo', with the text 'Ambas as espécies se beneficiam' (Both species benefit) next to it. Another blue arrow points down and to the right to an orange rounded rectangle labeled 'Comensalismo', with the text 'Uma espécie se beneficia e a outra não é afetada' (One species benefits and the other is not affected) next to it.

**Ambas as espécies
se beneficiam**

Mutualismo

**Uma espécie se
beneficia e a outra
não é afetada**

Comensalismo



Plantas do gênero *Clusia* em Restingas ao longo da costa Brasileira **facilitam** a colonização por outras plantas (sombra, perda de água) e são importantes para sucessão secundária

Interações positivas são pouco estudadas

- Tradicionalmente, a teoria ecológica tem focado em interações negativas e seus efeitos em comunidades
 - Lotka-Volterra, Gause, Hutchinson, MacArthur
- Modelos simples adaptam equações Lotka-Volterra simplesmente mudando o sinal
 - Produzem resultados irrealistas => duas populações tendem a aumentar infinitamente
 - Modelos mais atuais inserem dependência negativa da densidade

Interações positivas são pouco estudadas

- Podem evoluir a partir de competição
 - Quando não há custos em transferir recursos “de sobra” entre parceiros/competidores que utilizam um recurso em comum
- ... Ou parasitismo
 - Evidências somente de modelos teóricos
 - Observações comparativas
- Logo, mutualismos podem ser dependentes do contexto ecológico (biótico e abiótico)

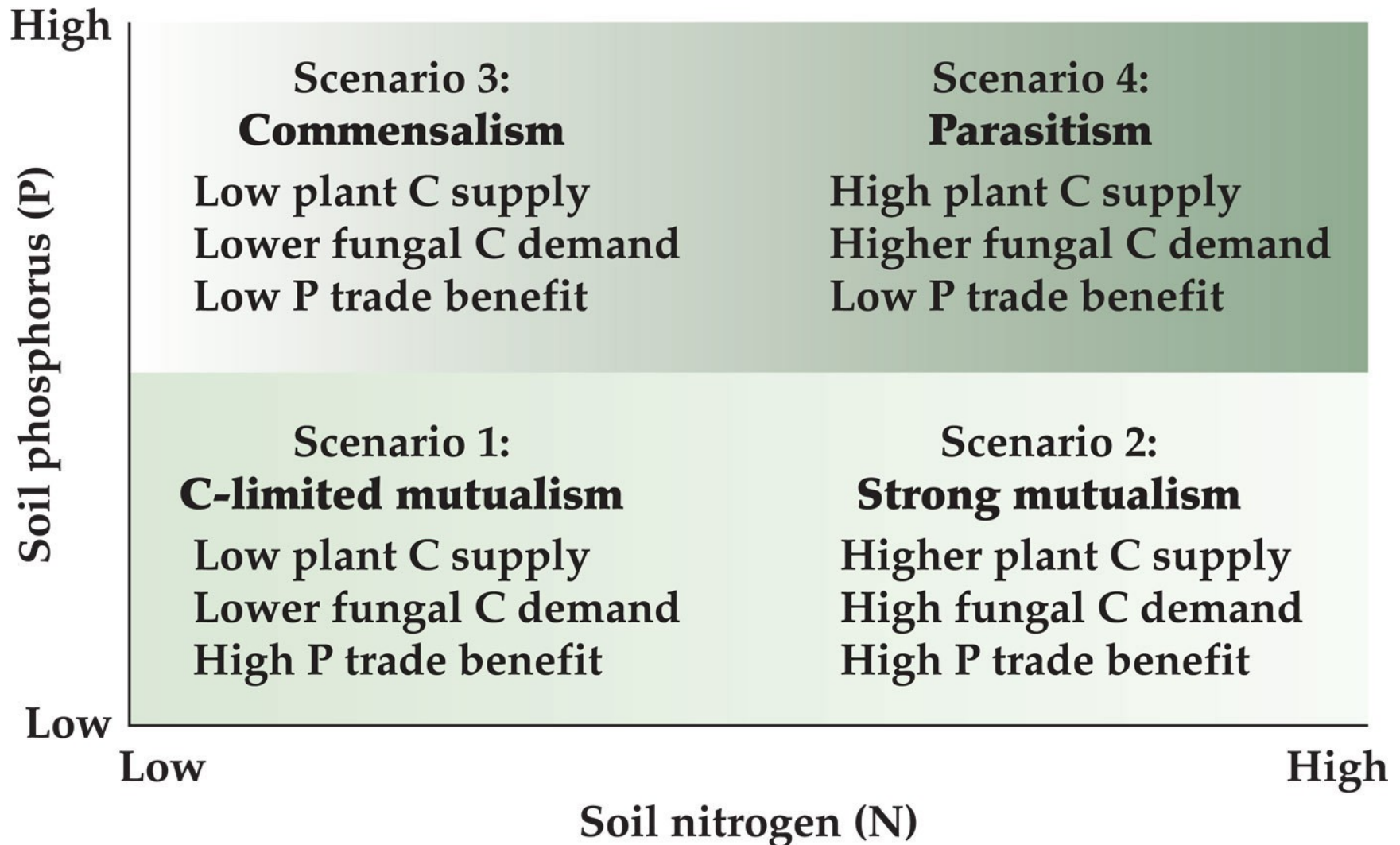
“Sinal” da interação pode mudar ao longo
de gradientes

Contexto ecológico afeta o “sinal” da interação

- Em ambientes estressantes/severos plantas dependem muito de micorrizas
- Mas em ambientes ricos, essa relação pode ser antagonista, já que a associação deixa de ser benéfica devido aos requerimentos diferentes de planta e fungo



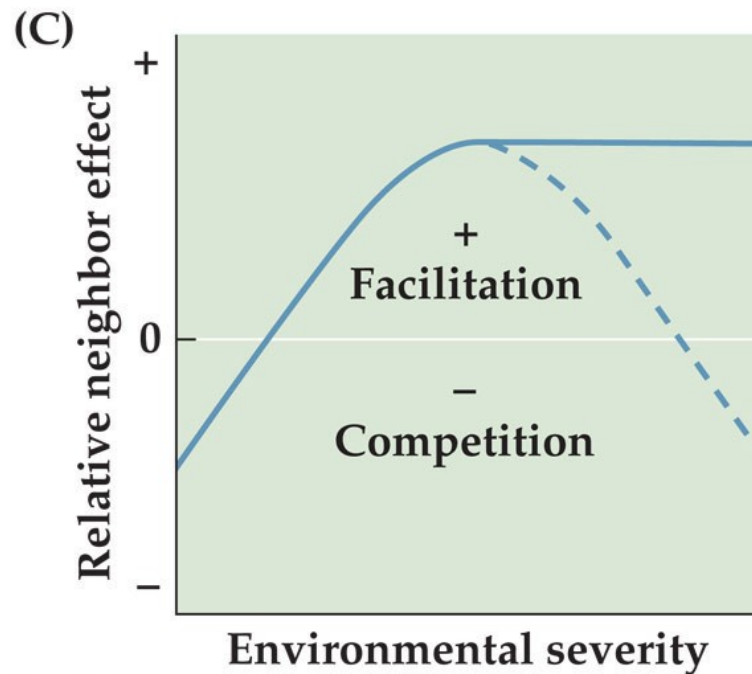
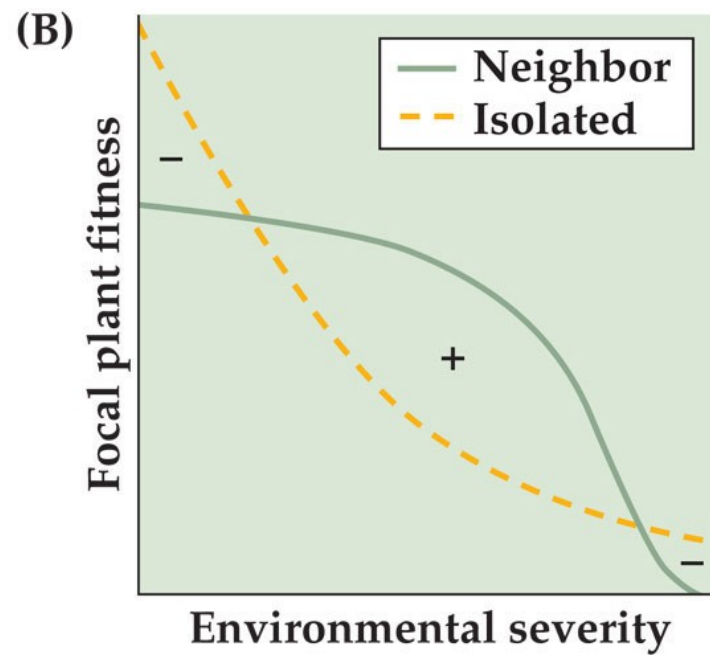
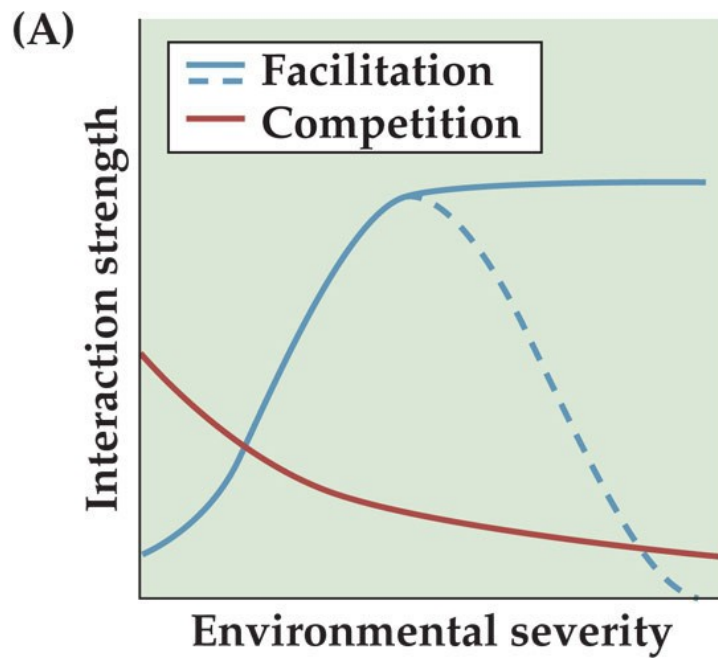
Figure 9.4 A trade balance model showing how the interaction between plants and mycorrhizal fungi is expected to shift from mutualism to commensalism to parasitism as supplies of nitrogen and phosphorus in the soil vary



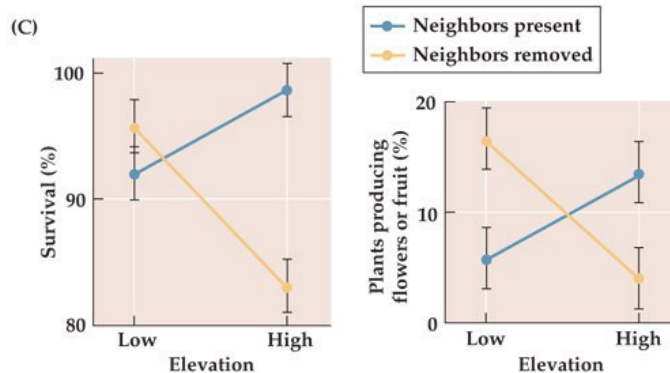
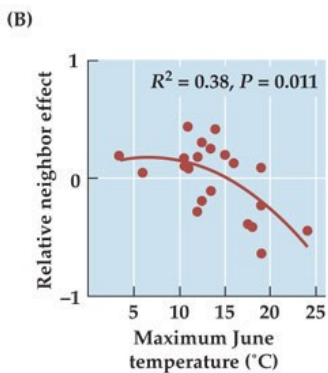
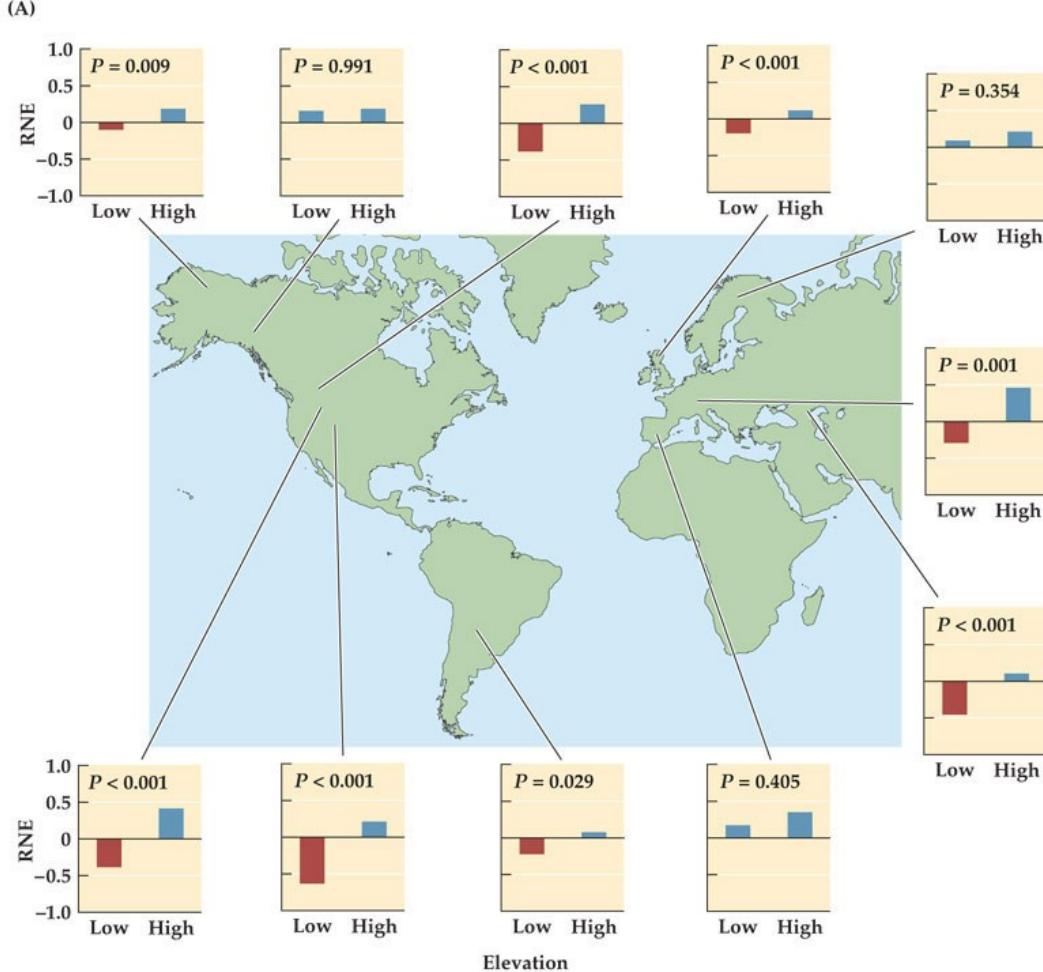
Hipótese do Gradiente de Estresse

Hipótese do Gradiente de Estresse

- Espécies podem exibir um balanço entre interação positivas e negativas
 - Dependendo do contexto ecológico, estágio de vida etc
- Mas quais fatores fazem com que haja uma mudança entre tipos de interações?
- SGH: importância relativa de competição vs. facilitação muda ao longo de gradientes de severidade (e.g., aridez)



Competição é mais comum em ambientes favoráveis, enquanto facilitação é mais comum em ambientes severos



Evidências para
SGH

Plantas em
ambientes
montanhosos

Manipularam
presença de
vizinhos em locais
com baixa e alta
altitude

Evolução de mutualismos obrigatórios

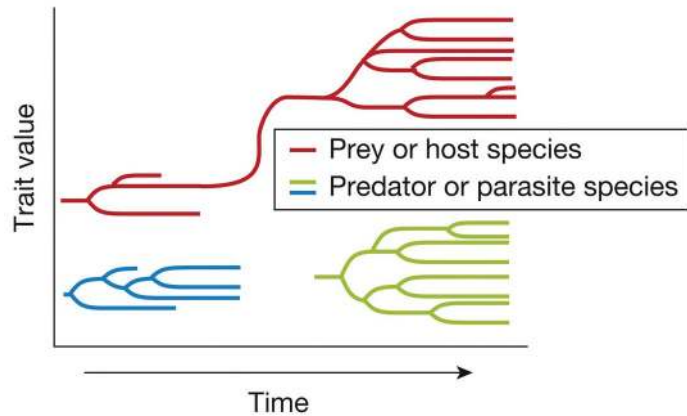
Coevolução

- Mudança evolutiva recíproca entre espécies que interagem, moldada por seleção natural
- Cada espécie numa relação coevolutiva exerce pressão seletiva sobre outras, logo influenciando sua evolução
- Fenômeno ocorre tanto em interações positivas quanto negativas

Como mutualismos evoluem

- Mutualismo pode ser visto como exploração recíproca com benefícios mútuos ($\neq$ altruísmo)
- Mutualismos são vulneráveis à trapaça
 - Mutualismos duradouros desenvolvem mecanismos para punir trapaceiros
- Quanto mais íntima e dependente a relação, menor a chance de trapaça
 - Custos e benefícios da relação e da trapaça
 - Quando não há custos em cooperar, não há benefícios em trapacear

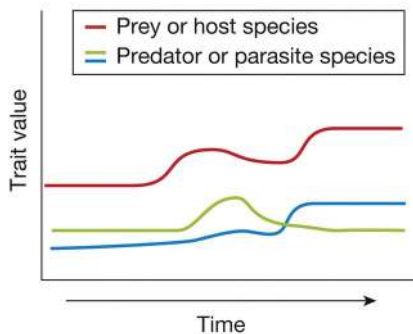
(C) Escape-and-radiate coevolution



Defesa química em plantas

Resistência em
Parasita/Hospedeiro

(B) Diffuse coevolution

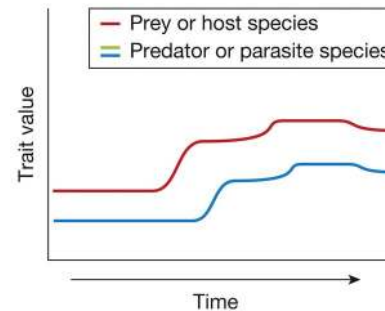


Três formas de coevolução

- Coevolução específica
 - Duas espécies evoluem em resposta uma a outra
- Coevolução difusa
 - Quando várias espécies estão envolvidas na relação e suas respostas não são independentes
- “Escape e radiação”
 - Presa desenvolve defesa e se diversifica

Fuga em Predador-presa

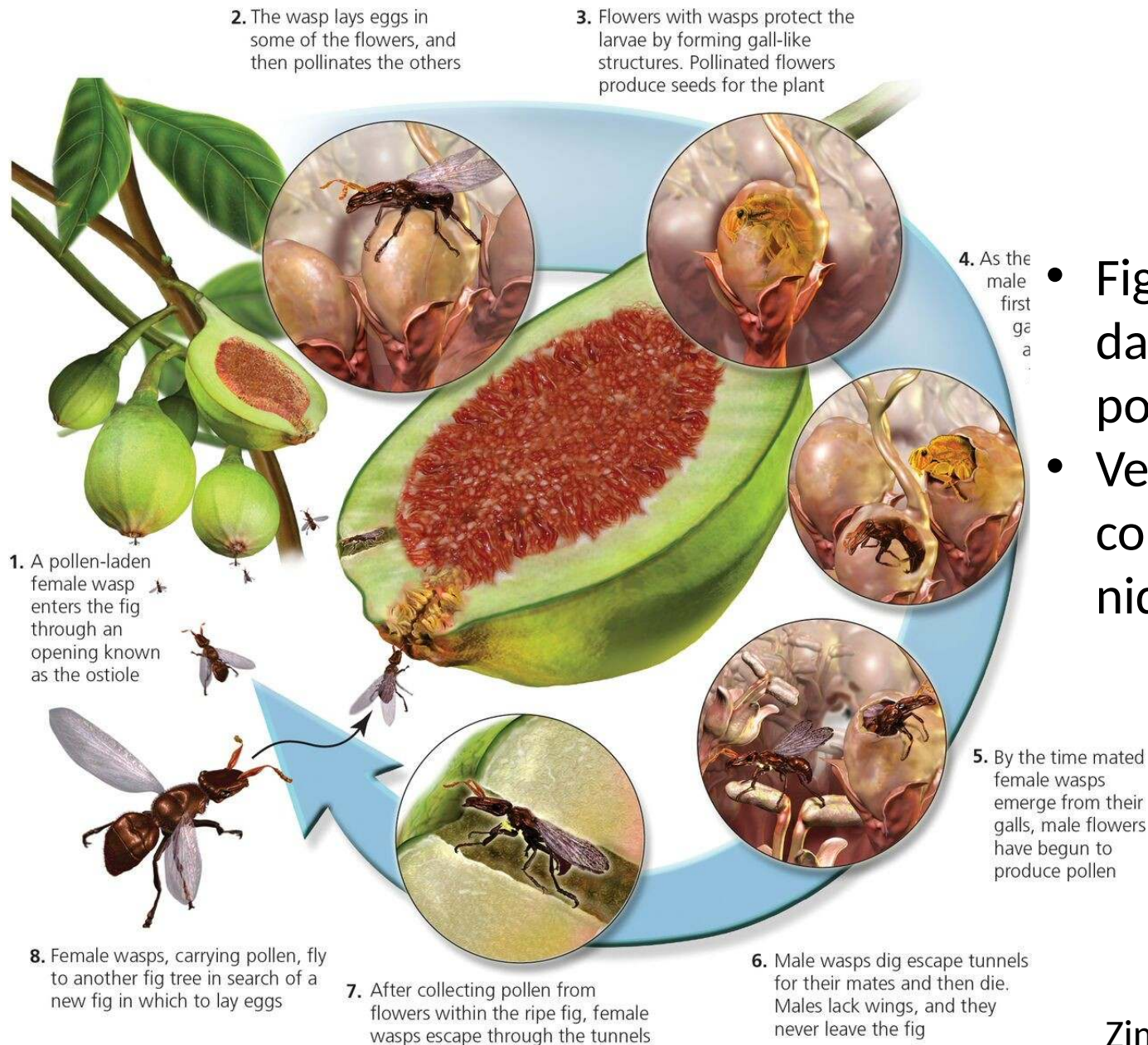
(A) Specific coevolution



“Escape e radiação”

- Presa desenvolve defesa e se diversifica

Figueiras e vespas de figo são mutualistas obrigatórios



- Figueiras dependem das vespas para polinização
- Vespas usam o fruto como local de nidificação



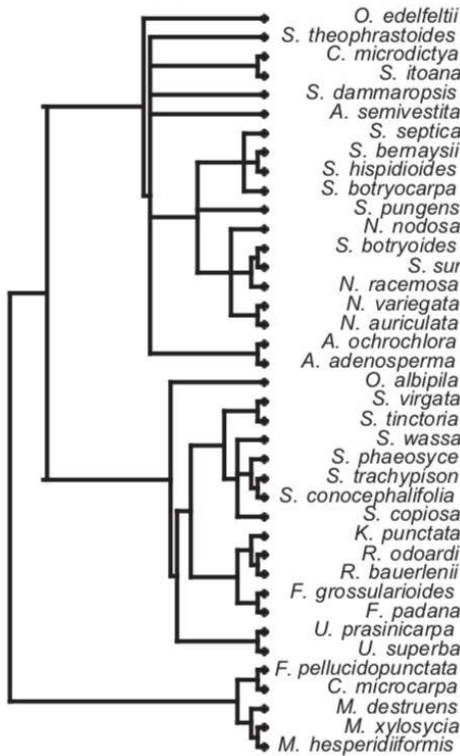
A phylogenetic comparative method for evaluating trait coevolution across two phylogenies for sets of interacting species

Dean C. Adams^{1,2,3} and John D. Nason¹

2017

A

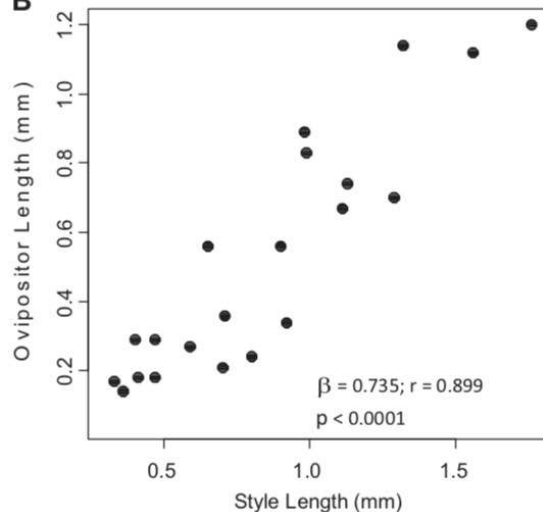
Plants



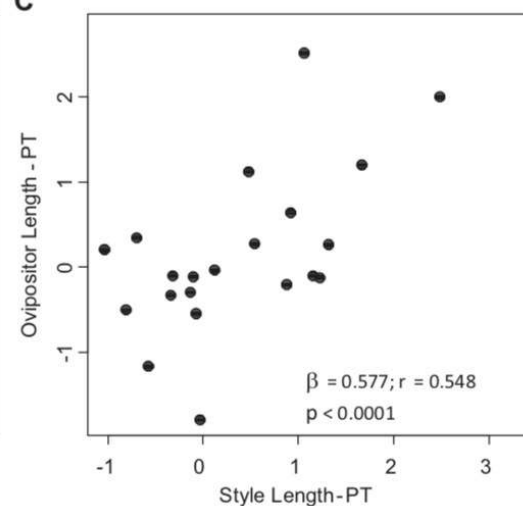
Pollinators



B



C



Evidência de que o comprimento do Estilo da flor e o tamanho do ovipositor da vespa co-evoluíram.
Relação positiva

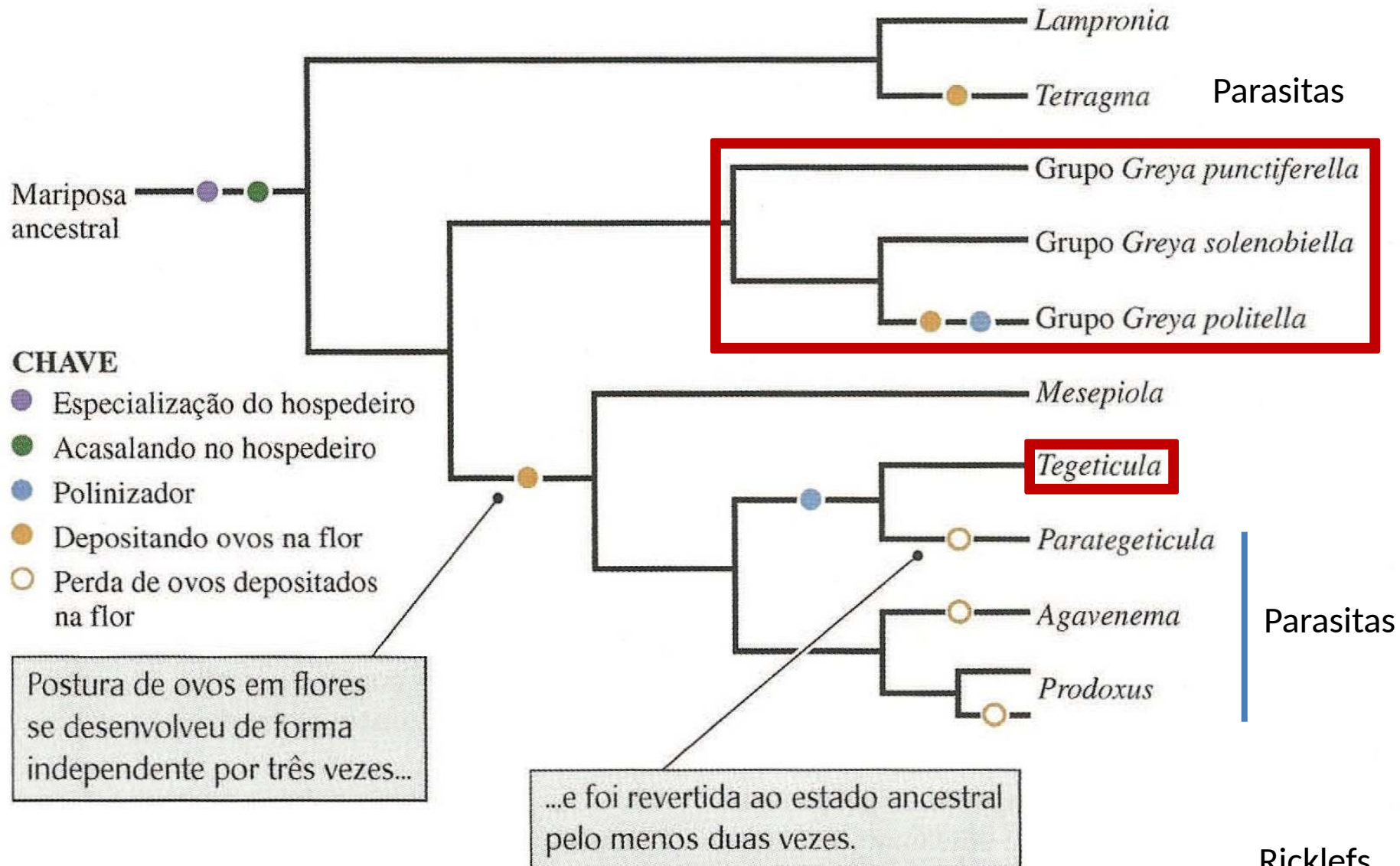
Como a estabilidade da interação ao longo do tempo é mantida apesar da possibilidade de trapaça?

- Parceiros desenvolvem mecanismos para punir trapaceiros
- Seleção favorece genótipos honestos se o interesse de um parceiro depender do fitness do outro
- Figueiras punem vespas trapaceiras
 - Reduzem nutrientes dentro dos figos
 - Matam flores

Mariposa da *Yucca* (Agavaceae)

- Um gênero de Mariposa *Tegeticula* (Prodoxidae)
- Fêmeas polinizam planta
 - Planta só consegue frutificar 15% das flores
 - Larvas comem sementes (prejudicam fitness da planta)
 - Planta aborta frutos se mariposa colocar ovos em excesso (> 15)

Relação mutualista provavelmente evoluiu de uma interação parasita-hospedeiro

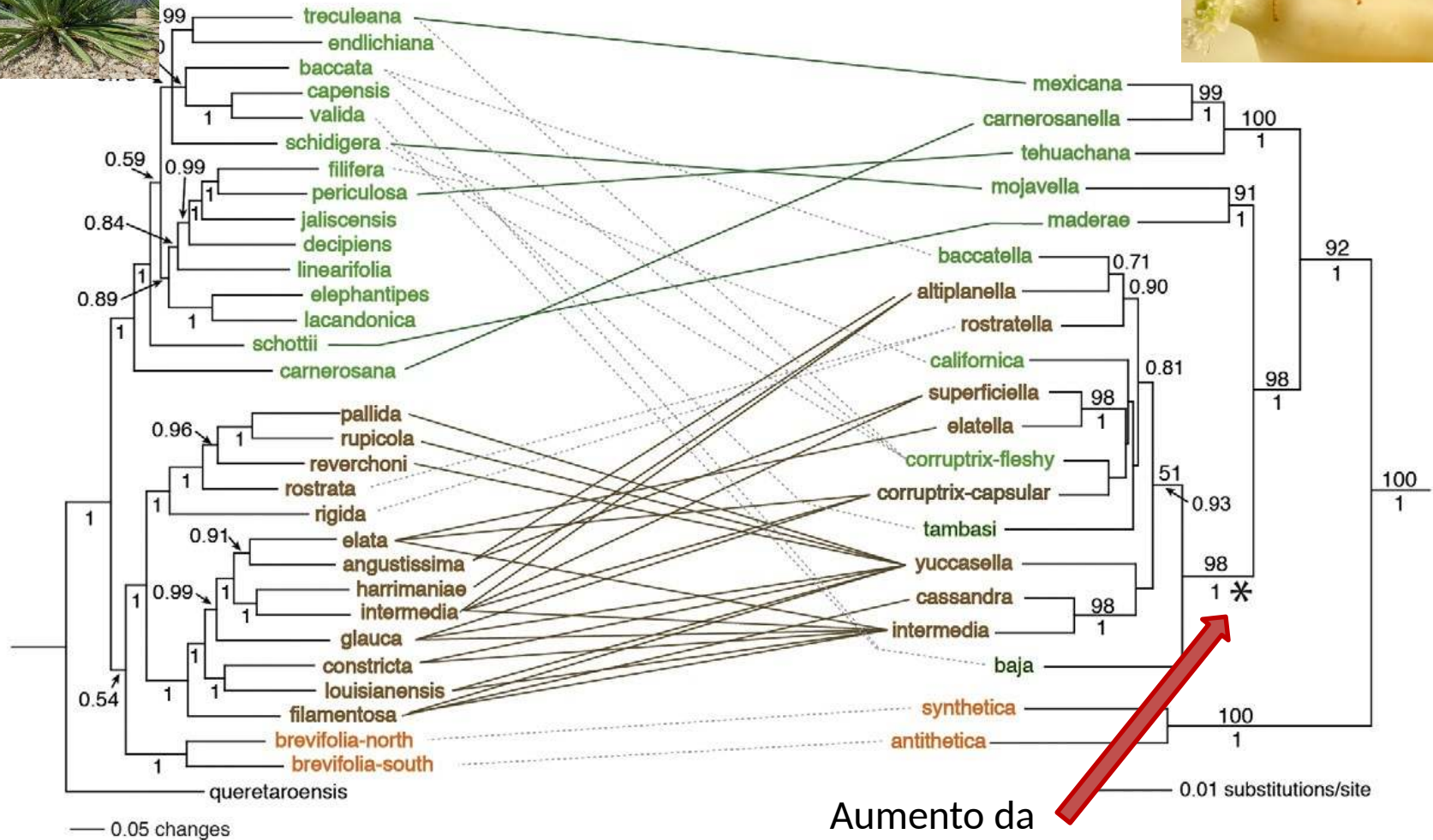




Yucca

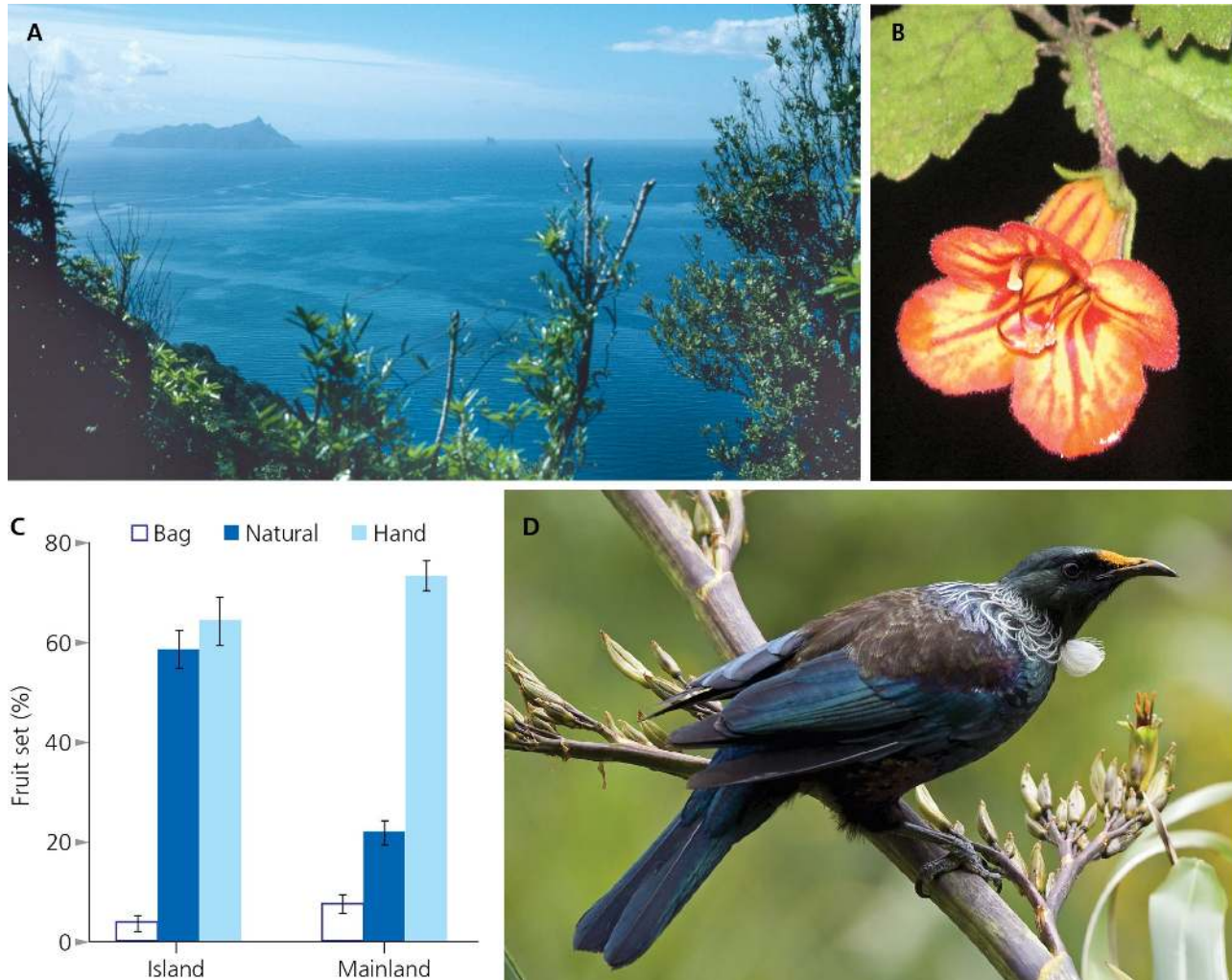


Tegeticula



Aumento da
especiação de
mariposas

Predadores introduzidos podem romper mutualismos



- Gatos introduzidos predam aves na N. Zelândia
- Flor nativa depende de aves para polinização
- Em locais onde aves foram extintas, a planta também está diminuindo

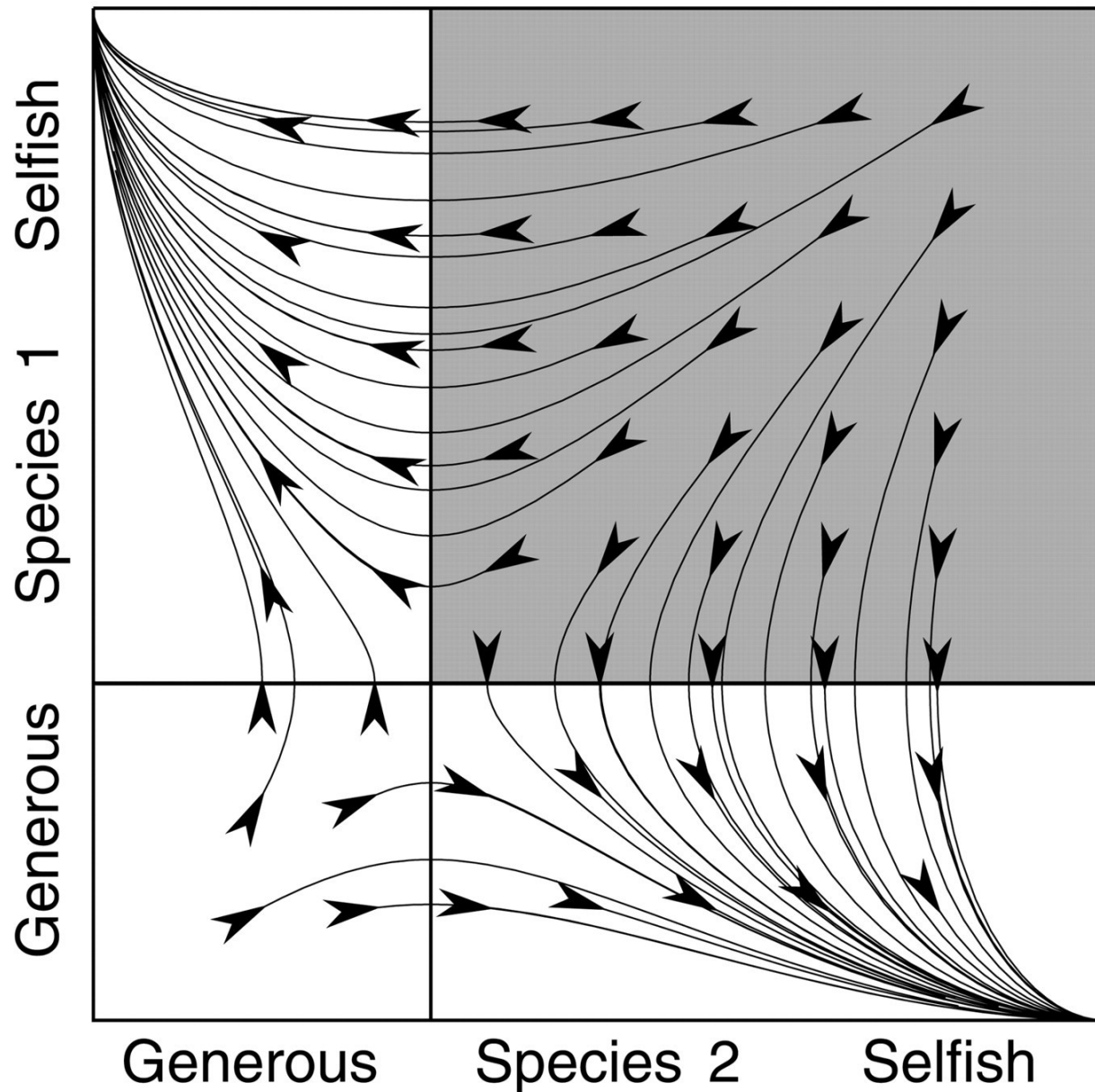
Implicações Macroevolutivas

Taxas de evolução: Rei ou Rainha?

- Rei vermelho vs. Rainha vermelha
 - Parceiros mutualistas tendem a evoluir mais devagar!
 - Seleção favorece quem é capaz de fazer mais concessões! (Modelos)



Summary of the local dynamics.

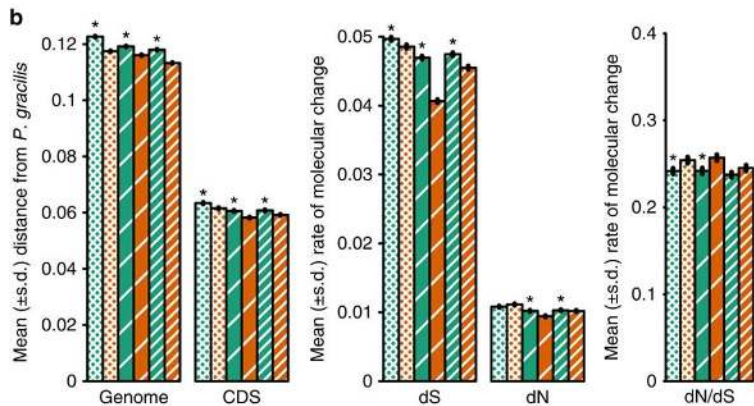
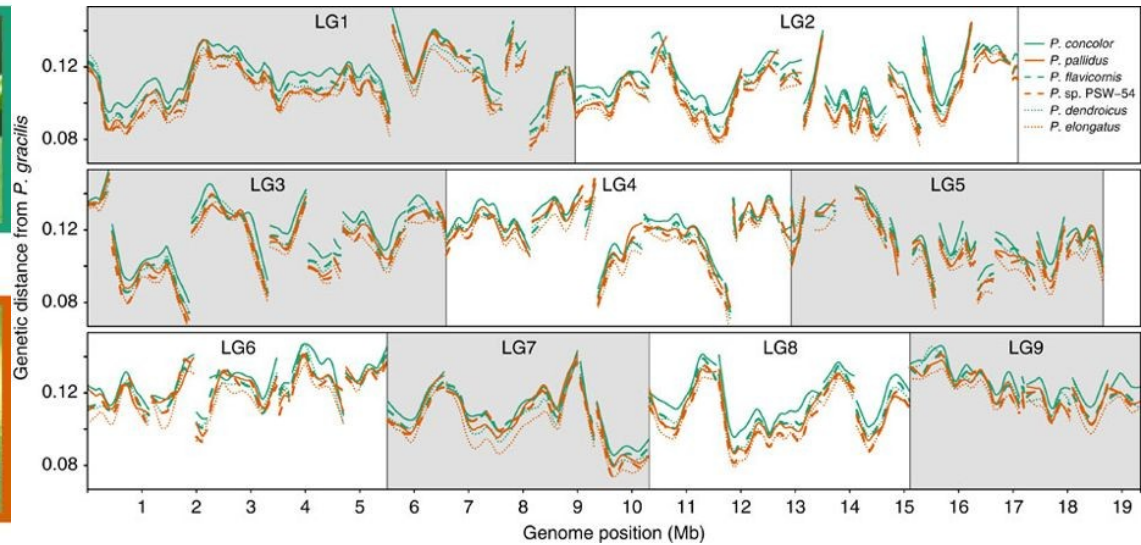
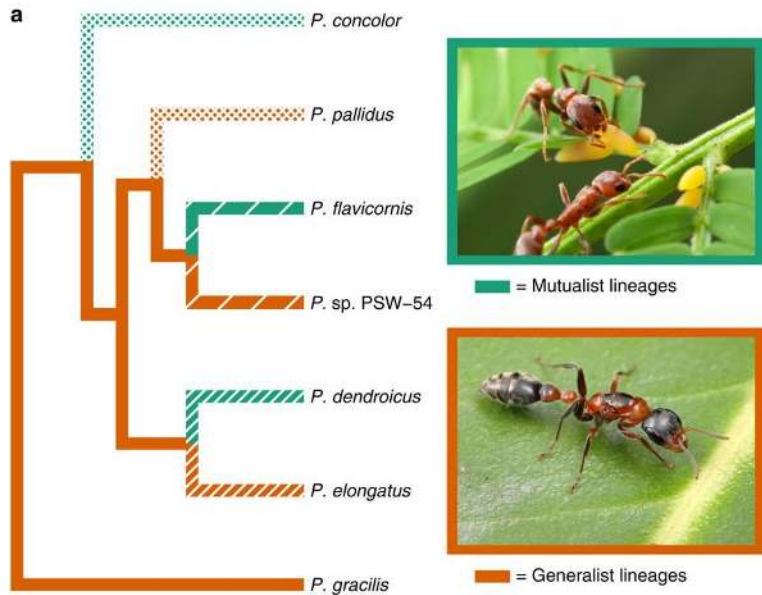


Red King
Effect

Carl T. Bergstrom, and Michael Lachmann PNAS
2003;100:2:593-598

PNAS

Distância genética entre linhagens mutualistas e não mutualistas nos 9 maiores cromossomos



- Evidências recentes indicam o contrário: alta taxa de evolução molecular em todo genoma no sistema Formiga-Acácia
- Modelos teóricos anteriores podem se aplicar só para sistemas isolados

Linhagens têm de continuar se diversificando para “vencer” a luta contra outras espécies ou ambiente que por sua vez estão em constante mudança



Bobo da Corte (Court Jester)

Ambiente físico (abiótico) é mais importante em produzir diversidade (Diversificação)



Flutuações climáticas
Paisagem
Fornecimento recursos

Tamanho de corpo
Limites fisiológicos



Interações bióticas são mais importantes em produzir diversidade (Diversificação)



Rainha vermelha

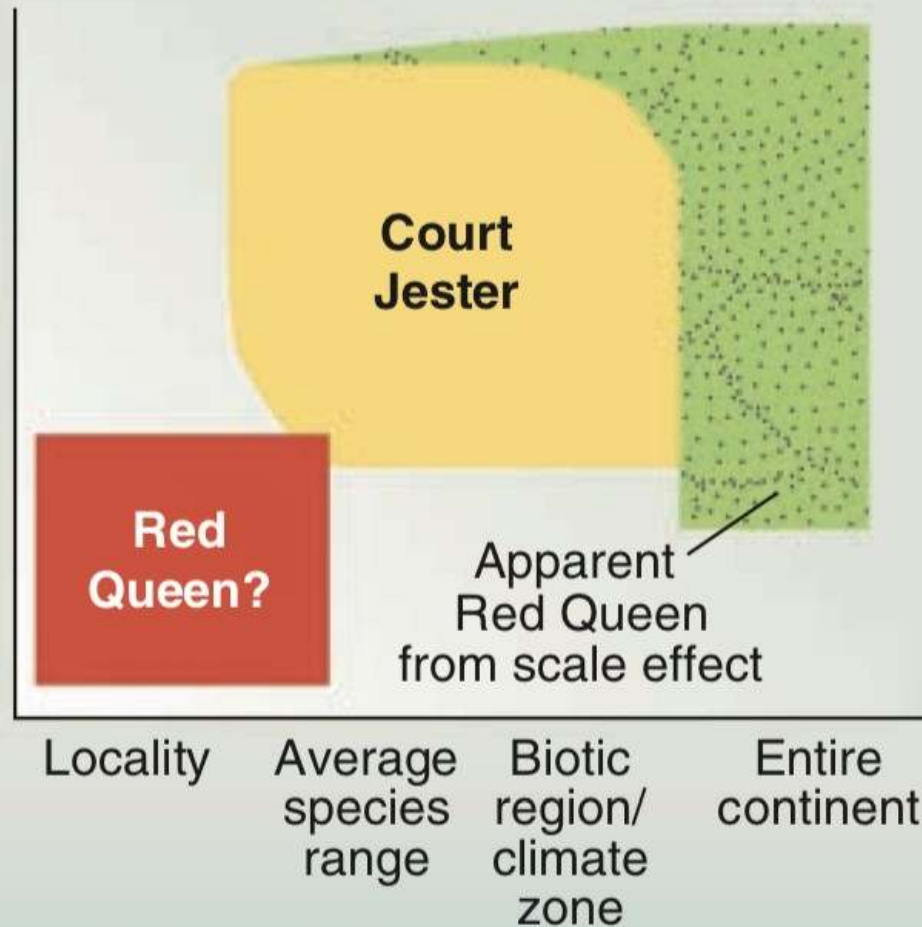
A

Temporal scale

Genus
life span
(3-6 My)

Species
life span
(1-2 My)

Milankovitch
Scale (100 ky)



Geographical scale

Consequências para geração e manutenção da biodiversidade

- Em resumo...
- Mutualismos altamente especializados fazem com que espécies sejam dependentes uma da outra
 - Extinção de uma espécie pode gerar extinção da outra
 - Padrões de extinção não são aleatórios quanto ao parentesco das espécies
- Interações coevolutivas contribuem para aumentar biodiversidade

Um belo exemplo no nosso quintal!

Psecas chapoda e *Bromelia balansae*

- Espécie de aranha da família Salticidae que é associada com a planta ao longo de toda a sua distribuição geográfica
 - Vive exclusivamente nesta espécie de bromélia



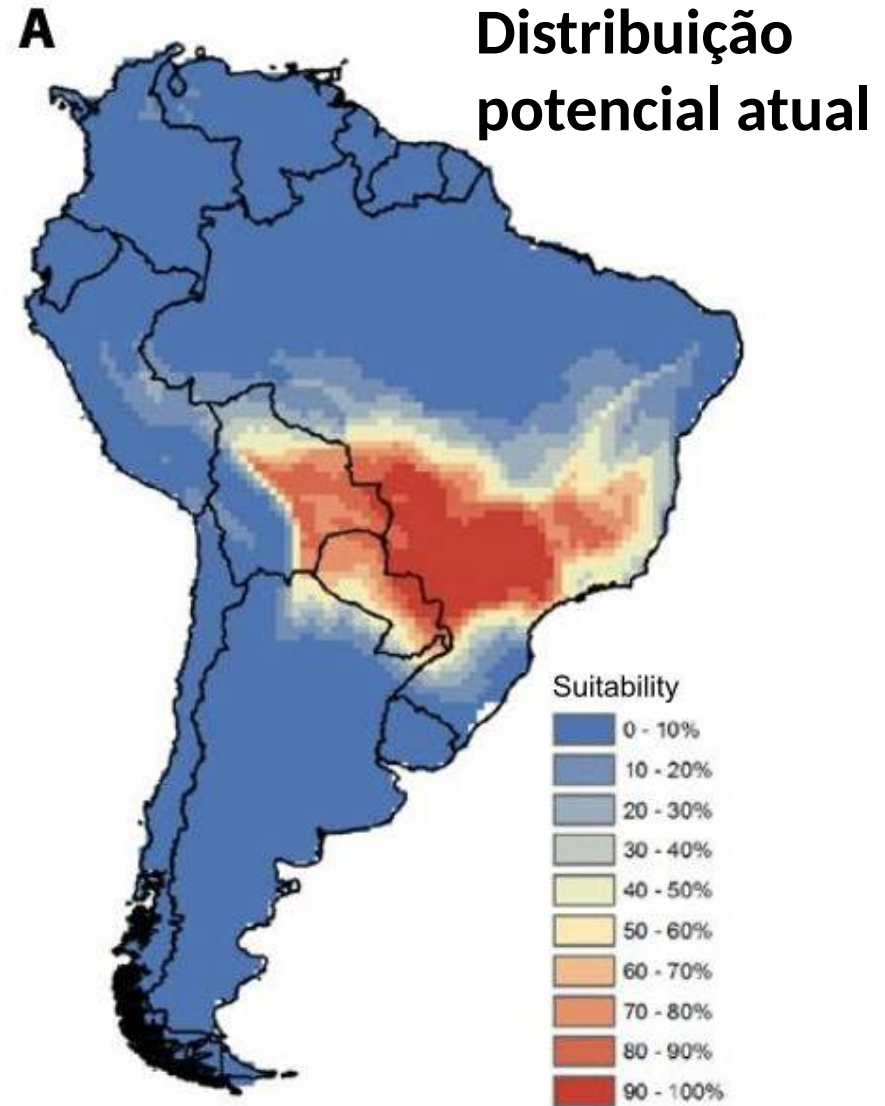
Prof. Gustavo Q. Romero (UNICAMP)

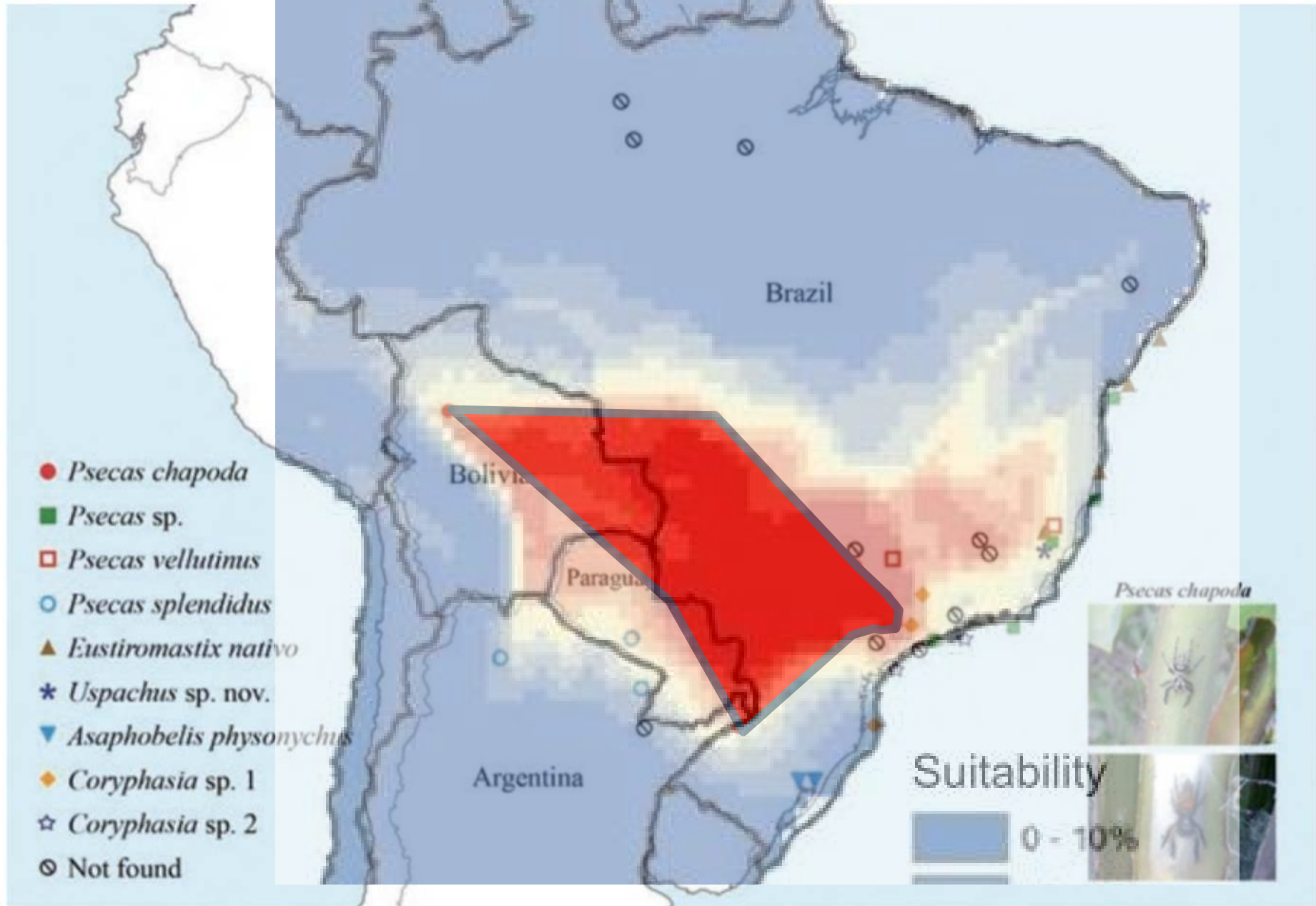






Bromelia balansae (Gravatá, Caraguatá)





Aranhas e Bromélias

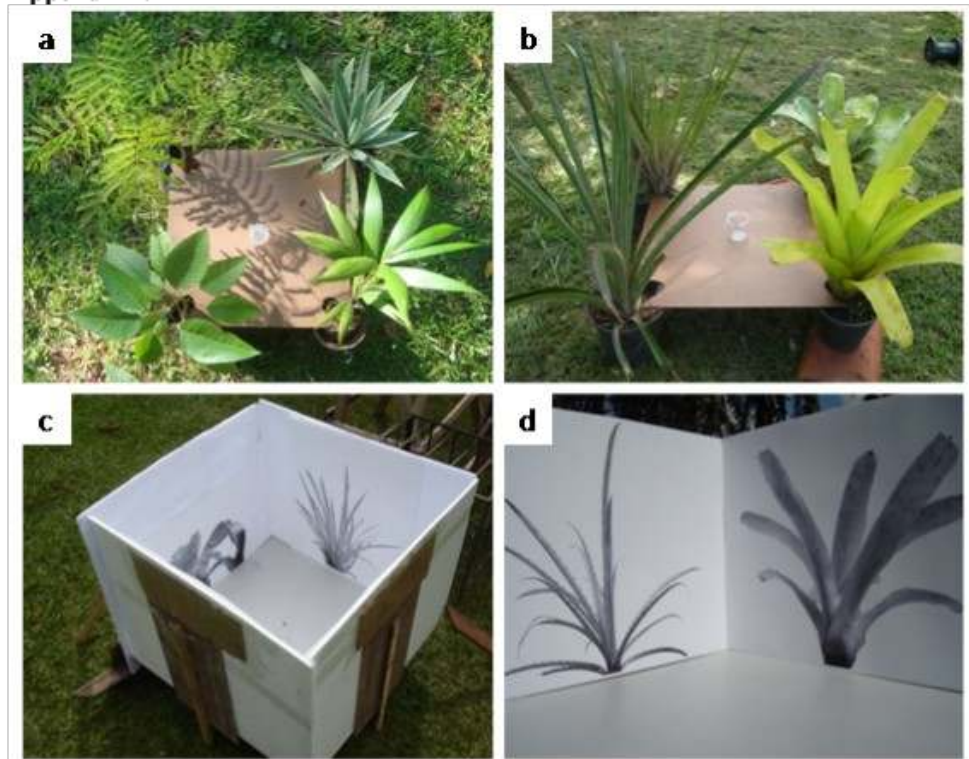
- Solo de savanas é pobre em nutrientes
- Várias plantas desenvolveram relações mutualísticas com animais para obter e/ou melhorar ciclagem de nutrientes
- Evidências de que aranhas podem contribuir com a nutrição e crescimento de bromélias
 - Até 18% do Nitrogênio da planta tem origem nas fezes das aranhas
 - Esse efeito é mediado por bactérias, que atuam na mineralização do N das fezes de aranhas, tornando-o disponível para absorção pela planta
 - Parece ser importante especialmente na estação seca

Psecas chapoda e *Bromelia balansae*

- Aranhas da família Salticidae são conhecidas por terem alta capacidade visual
- Aranha parece distinguir e escolher especificamente *B. balansae* quando dada opções
- Experimento manipulou plantas reais e fotos
 - Aranha selecionou planta baseado na sua arquitetura e não odor ou cor

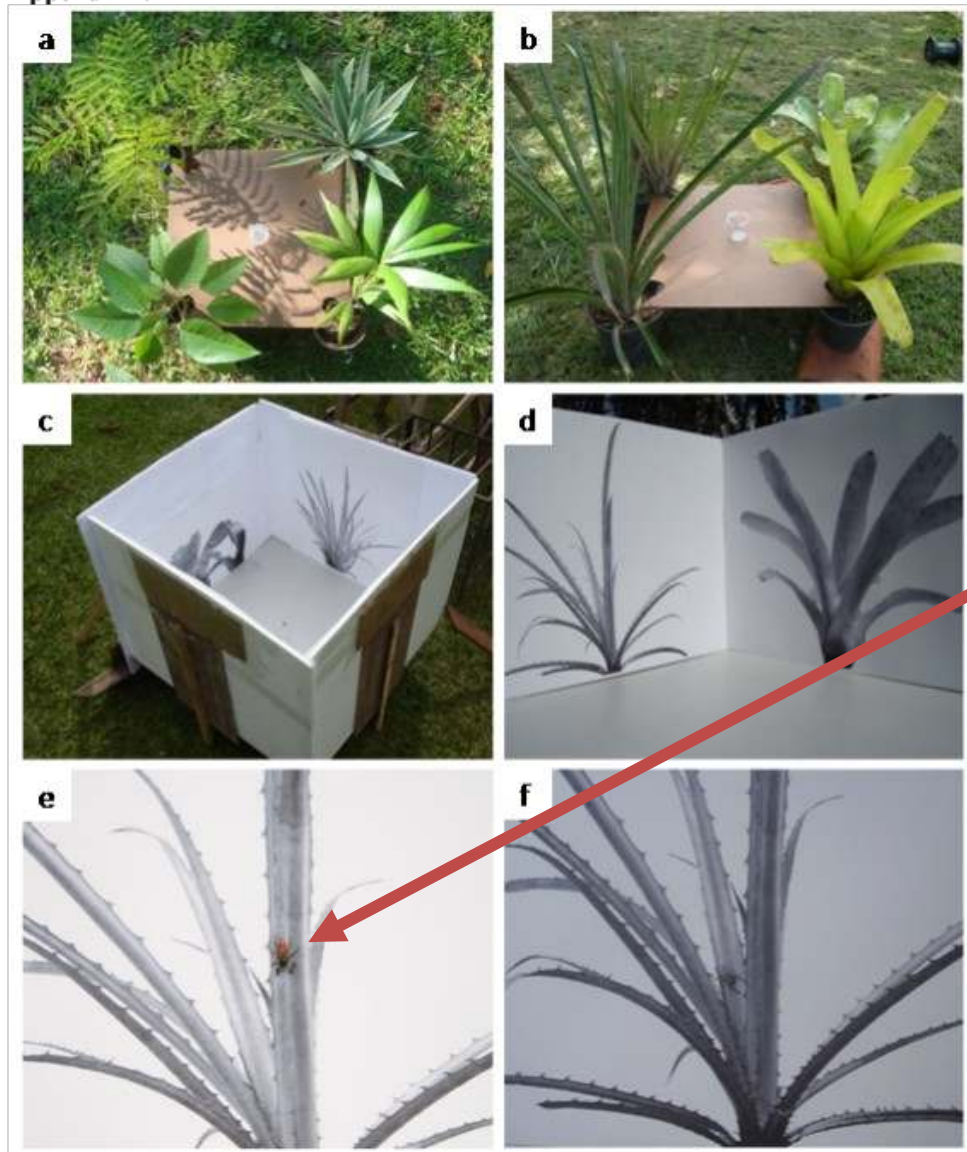


Appendix 1.



Paula M. Omena
UNICAMP

Appendix 1.

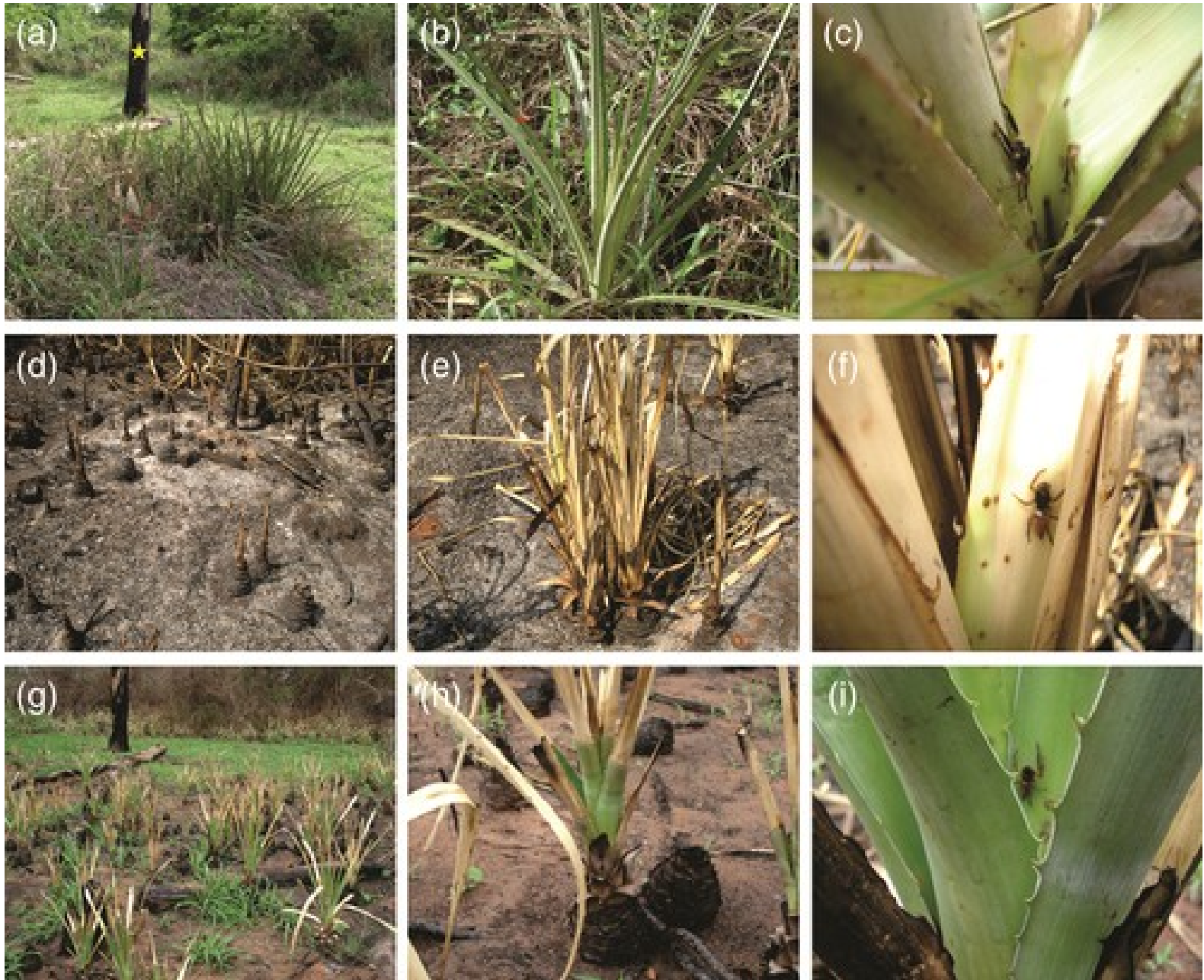


Sim, a aranha pulou na foto em preto e branco!

Meninos eu vi! 😊

Figure S1. Arena from experiment I containing three non-rosette shaped plants and one rosette shaped plant (a); arena from experiment II containing four bromeliad species (b); experimental arena including photos of bromeliads (c and d); an adult female on a photo of *B. balansae* (e) and an adult male on a photo of *B. balansae* (f). Photo credit (a), (b), (c), (d) and (f): Paula Omena; Photo credit (e): Diogo Provete.

Bromeliads provide shelter against fire to mutualistic spiders in a fire-prone landscape

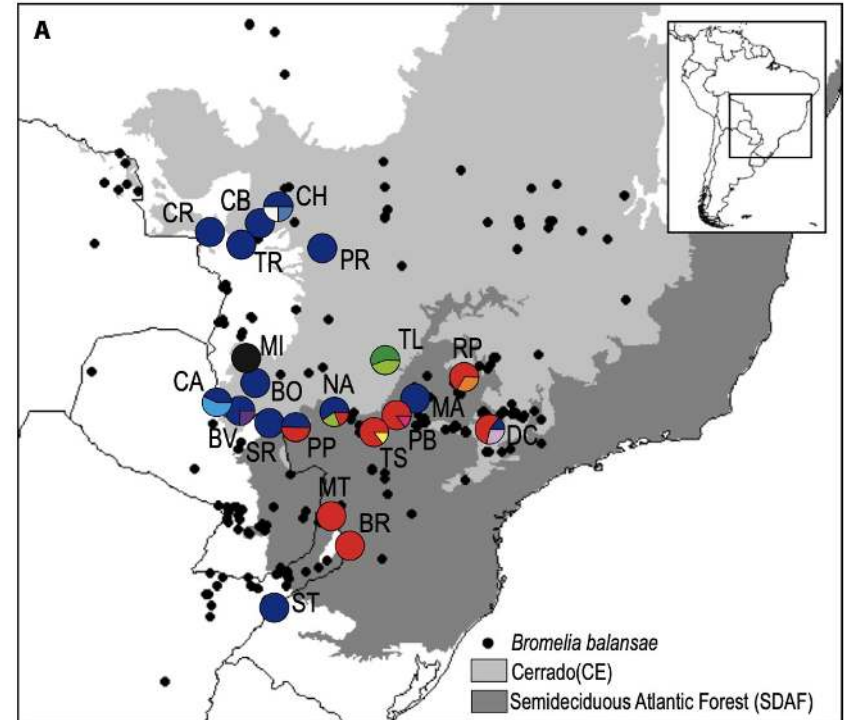
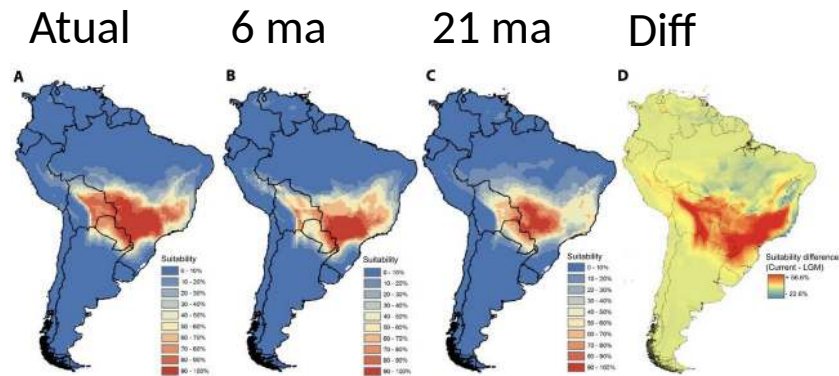


Co-evolução de um mutualismo

- A relação planta-aranha parece ser benéfica para ambas espécies
 - Aranhas ganham proteção contra fogo, local de nidificação, e captura de presas
 - Plantas ganham por aumentarem o seu input de N a partir de fezes e restos de insetos comidos pela aranha
- Evidências sugerem que essa relação surgiu devido à co-distribuição geográfica das espécies
 - Bromélias com essa arquitetura são as mais comuns no range da aranha

Como eu sei isso?

Distribuição de *B. balanseae* não mudou muito desde o LGM





Sistema *Vriesea bituminosa* e *Scinax hayii*

O mesmo parece ocorrer entre pererecas e bromélias

Oecologia (2010) 162:941–949
DOI 10.1007/s00442-009-1533-4

Author's personal copy

PLANT-ANIMAL INTERACTIONS - ORIGINAL PAPER

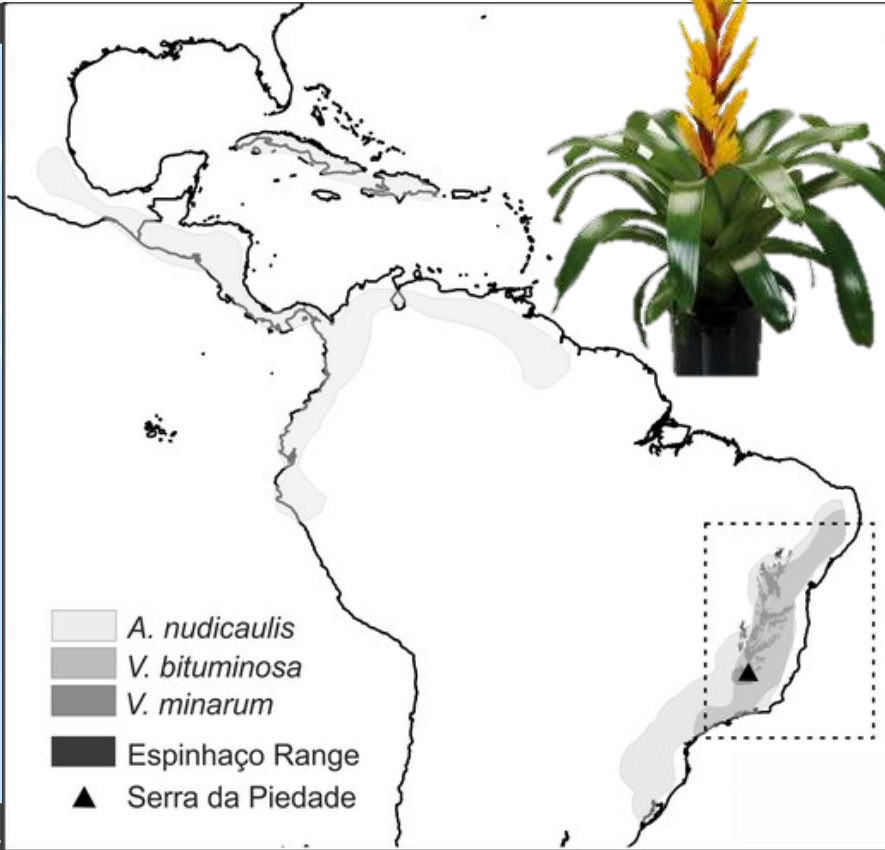
Nitrogen fluxes from treefrogs to tank epiphytic bromeliads: an isotopic and physiological approach

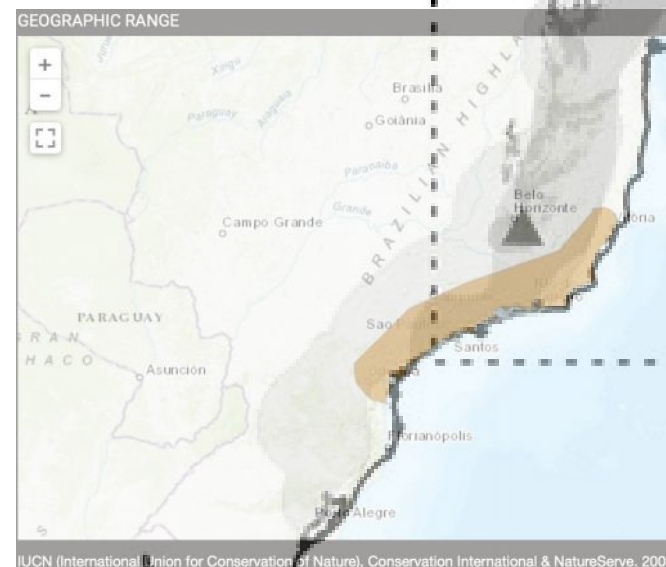
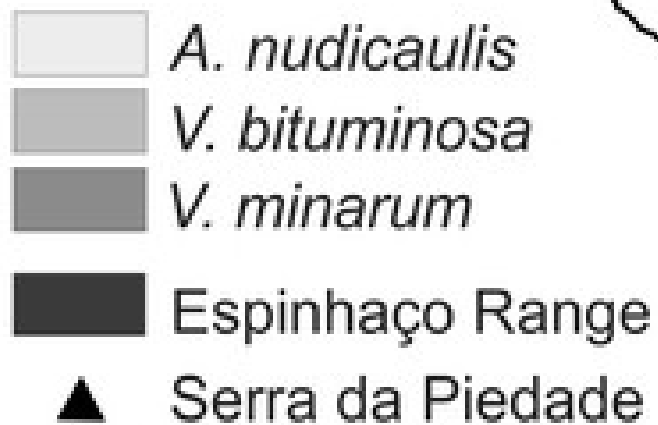
**Gustavo Q. Romero · Fausto Nomura · Ana Z. Gonçalves ·
Natacha Y. N. Dias · Helenice Mercier · Elenice de C. Conforto ·
Denise de C. Rossa-Feres**

GEOGRAPHIC RANGE



IUCN (International Union for Conservation of Nature), Conservation International & NatureServe. 2008.

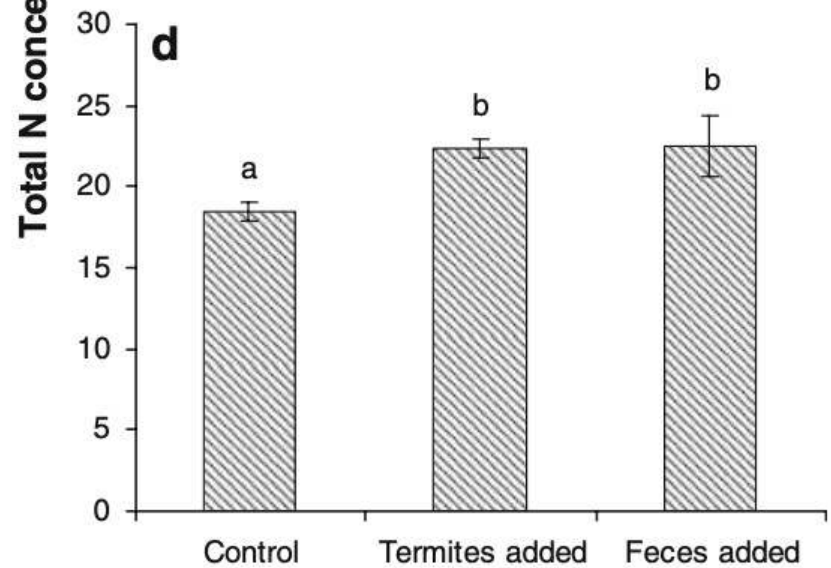
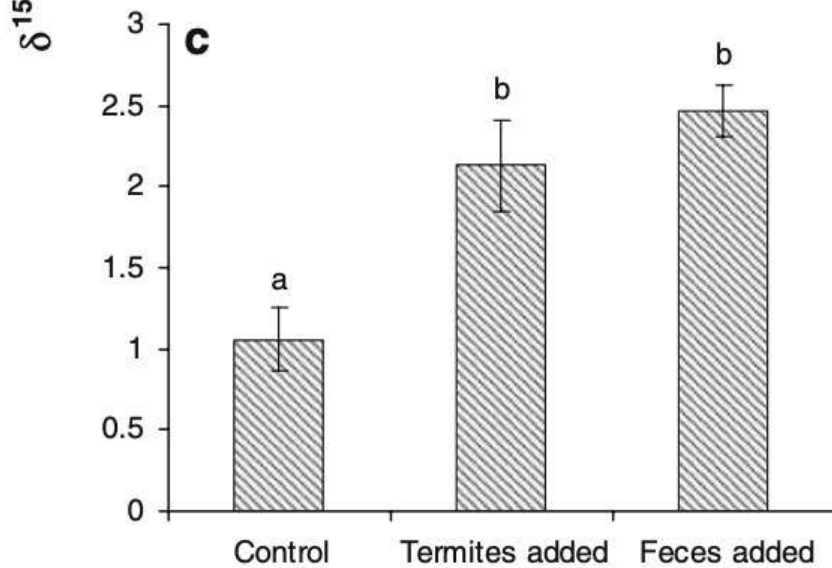
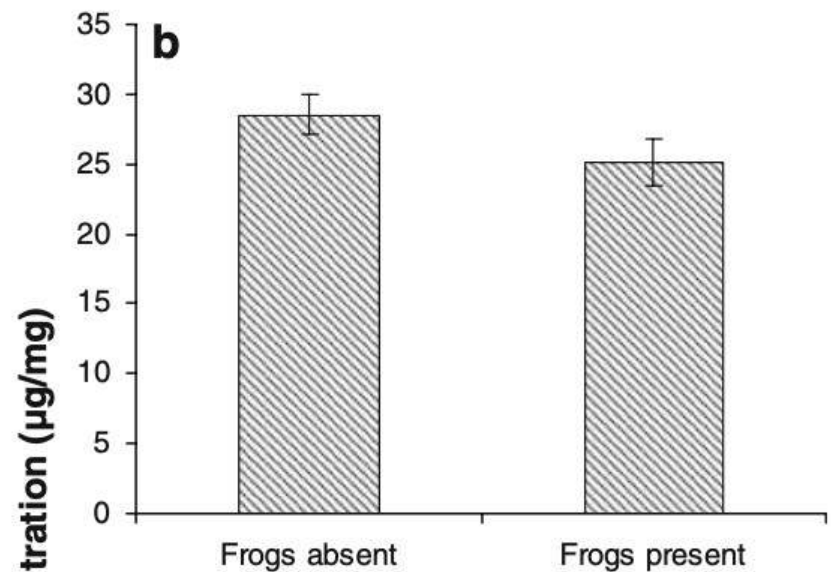
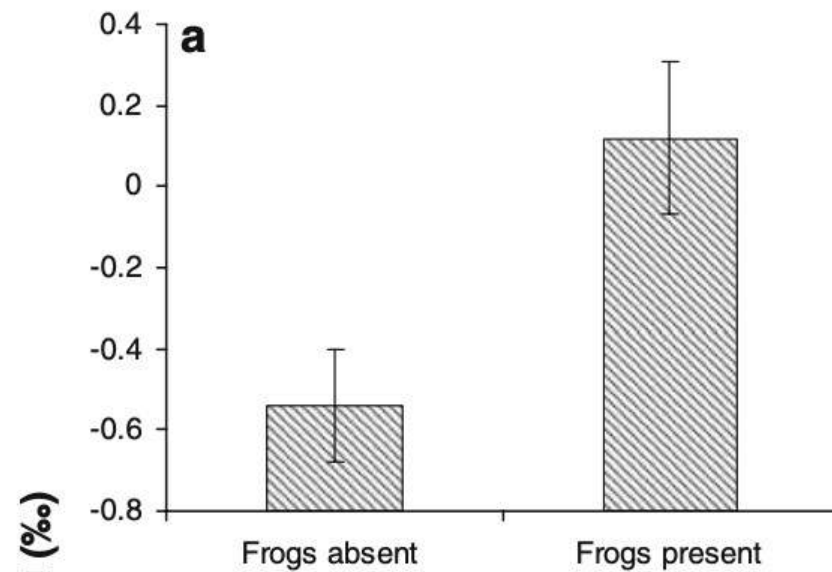




IUCN (International Union for Conservation of Nature), Conservation International & NatureServe. 2008.

Fezes de perereca, cupins e Nitrogênio

- Boa parte da assimilação de Nitrogênio da planta proveio das fezes desta espécie de perereca
 - Isótopos estáveis => é possível analisar a trajetória de um elemento químico



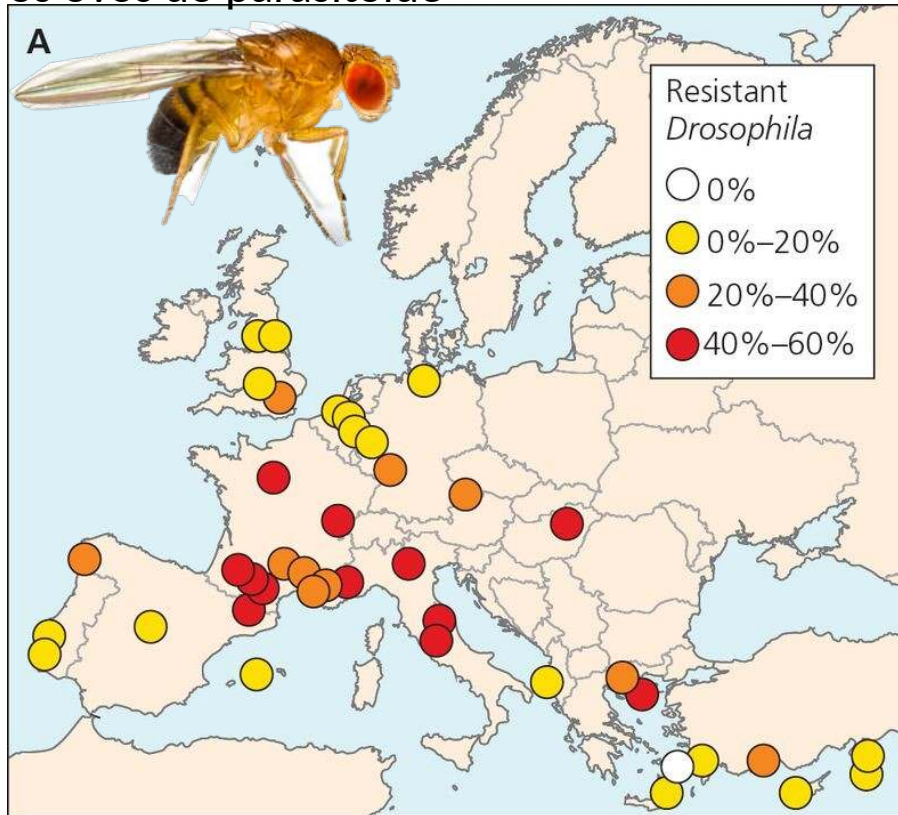
Papel da geografia na evolução de mutualismos

Estrutura espacial das (meta)populações e sua influência na coevolução

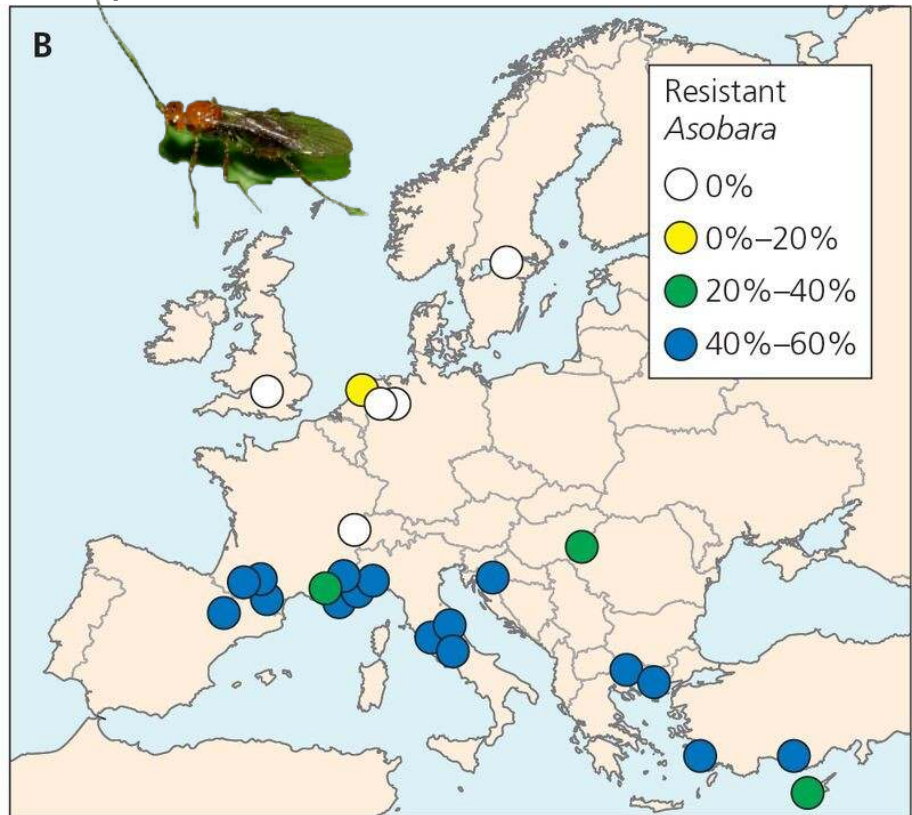
- Espécies ocorrem em conjuntos de populações que estão estruturadas no espaço
 - Populações locais evoluem
 - Diversidade genética varia dentro de um mosaico geográfico
 - As espécies que interagem diferem frequentemente em suas distribuições geográficas
- Interações entre as espécies diferem entre os ambientes em seus resultados ecológicos
 - Força e direção de seleção pode variar entre populações (dependendo do seu tamanho)

A força da seleção recíproca varia geograficamente

Moscas que conseguem encapsular os ovos do parasitóide



Vespas que conseguem escapar do encapsulamento



Teoria do Mosaico Geográfico da Coevolução

- Enxerga a coevolução como uma interação **GxGxE**
- Implica em reconhecer três fontes de variação
 - Variação (Mosáico) geográfico no tipo de seleção
 - E.g., mudança de relações benéficas para antagonistas
 - Variação geográfica na força de seleção recíproca
 - *Hotspot* coevolutivo => seleção intensa
 - Variação geográfica na distribuição de atributos que evoluem
 - Remixagem/reciclagem de atributos devido à seleção, fluxogênico e deriva

Variação geográfica no tipo de seleção

A estrutura da seleção natural sobre interações difere entre ambientes (e.g., alto vs baixo nutriente).

- Esta variação ocorre porque genes são expressos diferentemente em diferentes ambientes (interações GxE) e a maneira como uma espécie afeta a aptidão da outra depende do ambiente

Variação geográfica na força de seleção recíproca

A intensidade da seleção recíproca difere entre os ambientes

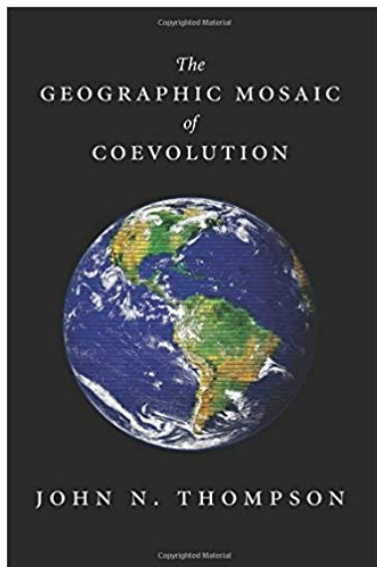
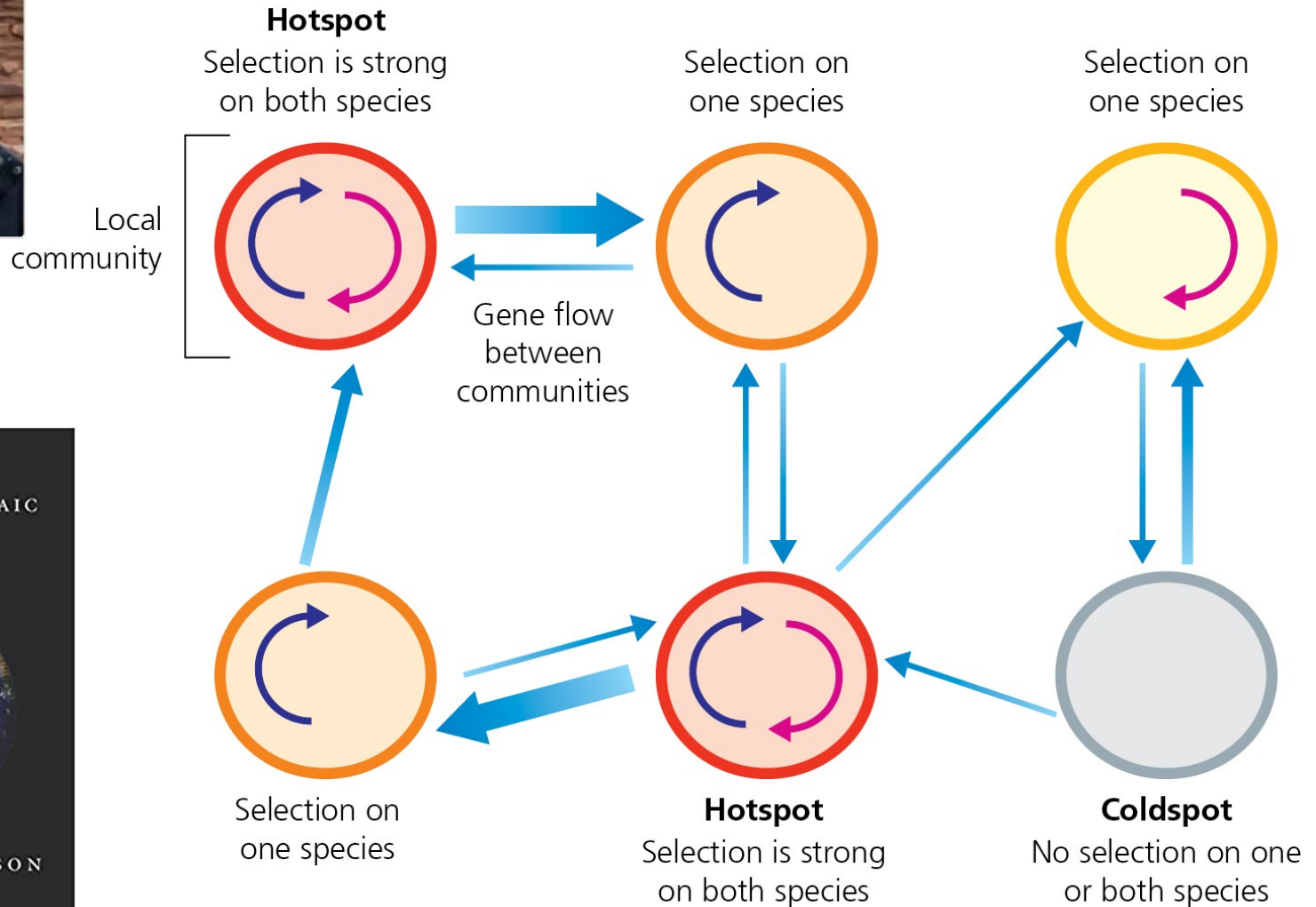
- Interações estão sujeitas à seleção recíproca apenas em algumas comunidades locais
- *Hotspots* coevolutivos são inseridos num contexto mais amplo de *coldspots* coevolutivos, onde a seleção local é não-recíproca ou onde apenas uma das espécies ocorre

Variação geográfica na distribuição de atributos

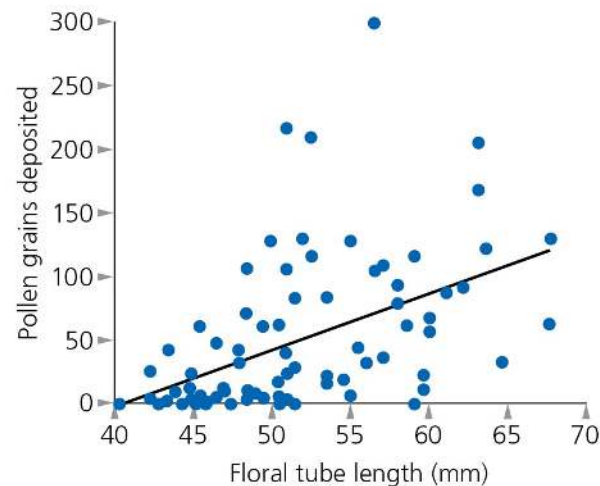
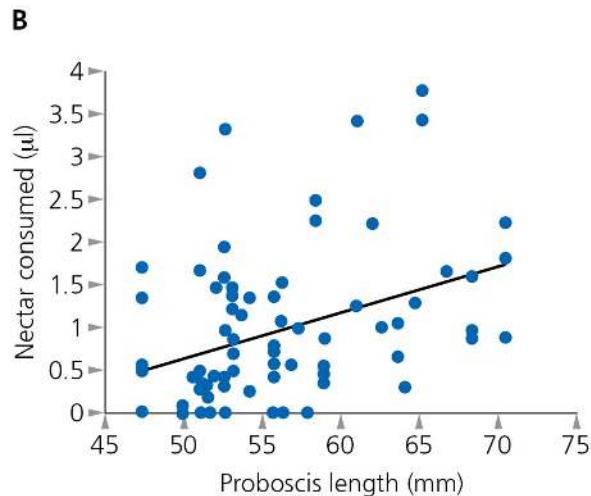
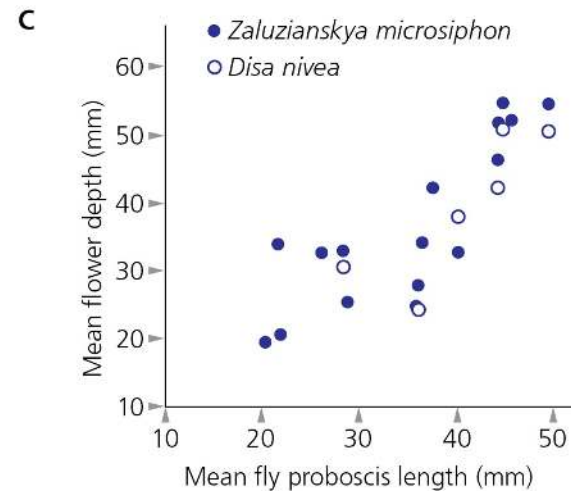
- A estrutura genética das espécies muda continuamente através de novas mutações, alterações genômicas, fluxo gênico, deriva genética aleatória diferencial entre as populações e extinção de populações locais que diferem nas suas combinações de atributos
- O material genético em que a seleção natural pode atuar resulta de mutações genéticas, rearranjos cromossômicos, hibridação entre populações, ou duplicações do genoma
- Esses processos contribuem para a mudança do mosaico geográfico da coevolução, alterando continuamente as distribuições espaciais de genes e atributos que coevoluem

Teoria do mosaico geográfico da coevolução

John N. Thompson



Mosaico geográfico pode ser usado pra entender mutualismos

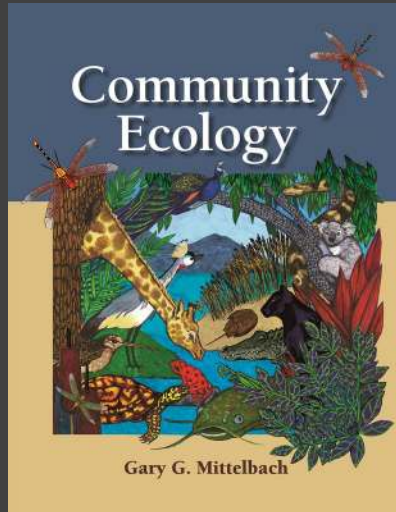


Mutualismos, GMC, e seleção dependente da frequência

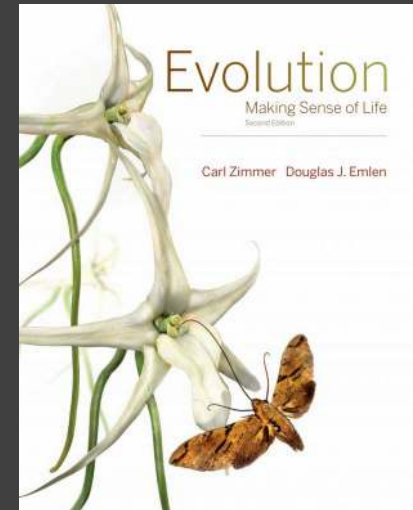
- Seleção positiva dependente da frequência
 - Quanto mais frequente um fenótipo, maior o *fitness*
- Seleção é mais forte onde a flor é a única fonte de néctar (relação mais íntima)
- Nestes locais, flores tendem a ter tubos maiores, assim como as moscas têm probóscides maiores

Implicações da teoria

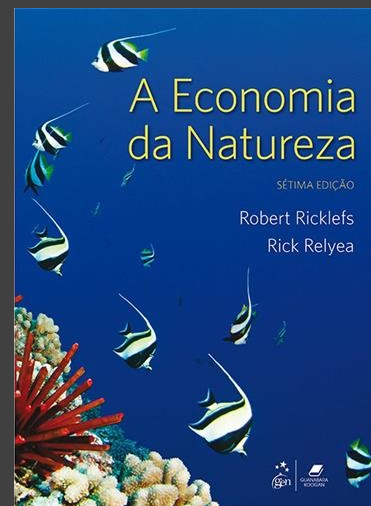
- A intensidade e especificidade das interações coevolutivas podem variar no espaço e no tempo
- Coevolução pode ocorrer rapidamente quando mutualistas exercem pressão de seleção positiva dependente da densidade



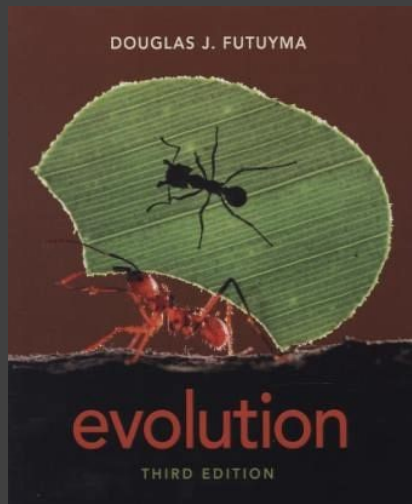
Cap. 9



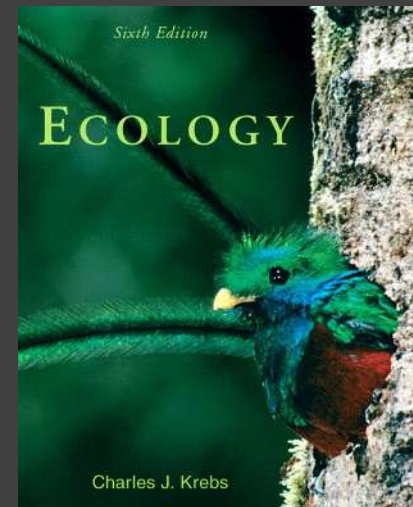
Cap. 15



Cap. 17



Cap. 19



Ao final desta aula você viu

- Definições de conceitos de interações positivas
 - Facilitação
 - Mutualismo
 - Comensalismo
- Exemplos de mutualismo obrigatório
- Como contexto ecológico pode alterar o balanço entre competição e facilitação em plantas
- Como mutualismos podem evoluir
- Qual o papel da geografia na evolução de interações positivas