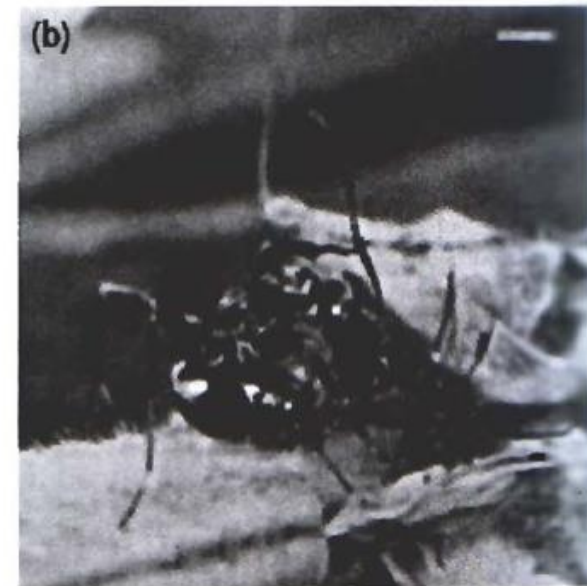
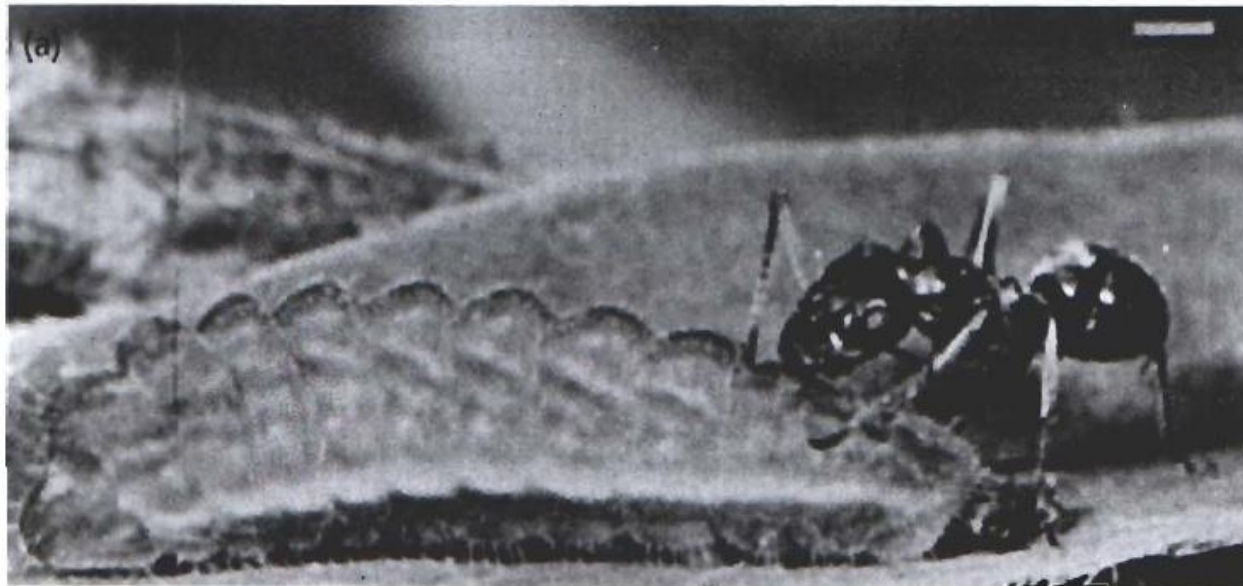


# Coevolução e Macroevolução

Visão comum da Adaptação como sendo produto das mudanças em uma espécie/população qualquer causada por alterações no ambiente em que ela vive

O que é coevolução? Ocorre quando 2 ou mais espécies influenciam a evolução uma da outra

# Naomi Pirce



**Figura 22.1**

Coadaptação complementar entre uma formiga e uma lagarta. (a) A formiga (*Formica fusca*) está tomando conta de uma lagarta da espécie de borboleta licenídea *Glaucopsyche lygdamus*. A formiga está bebendo um líquido adocicado secretado em um órgão especial da lagarta. (b) A *Formica fusca* defendendo uma lagarta de *G. lygdamus* contra uma vespa braconídea parasita. A formiga apreendeu a vespa em suas mandíbulas. As barras correspondem a 1 mm. (Fotos, cortesia de Naomi Pirce).

**Tabela 22.1**

Há maior probabilidade de parasitismo das lagartas da borboleta licenídea *Glaucopsyche lygdamus* se elas não forem protegidas por formigas. Algumas lagartas foram afastadas experimentalmente das formigas e a taxa de parasitismo foi medida 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.

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

Mutualismo (orgão de Newcomer e proteção das formigas contras as vespas e moscas)



Estes exemplos levantam algumas questões. Será que todo mutualismo são exemplos de coevolução?

Coadaptação implica em coevolução? Como pode a coadaptação entre formiga e borboleta ter evoluído?

1 – Coevolução

2 – Alternativa?

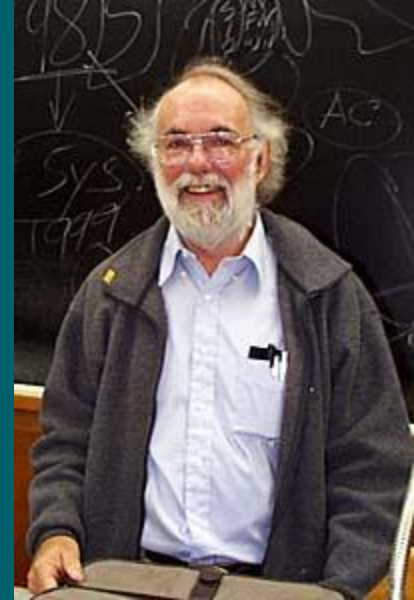


Leaf Hopper nymph of the Common Jassid (*Eurymela fenestrata*). Specimen approx 10mm in length. Taken in Swifts Creek, Victoria, Australia in January 2007.

Coadaptação interespecífica, ou seja, adaptação mútua de duas espécies sugere Coevolução....

Mas não é evidência definitiva de que a coevolução foi o processo que produziu a coadaptação.

Daniel H. Janzen (1980) -  
*When is it Coevolution?*  
Evolution, Vol. 34 (3): 611-612



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

Logo, para demonstrar coevolução exige não só que se mostre que as duas formas estão coadaptadas hoje, mas que seus ancestrais evoluíram juntos, exercendo forças seletivas um sobre o outro

Daniel H. Janzen

Definição mais precisa de coevolução: “requer que cada uma das espécies em interação mude sua composição genética em resposta a uma mudança genética na(s) outra(s)”

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

“Interação” é a chave; diversas interações ecológicas podem produzir coevolução: mutualismo, predador-presa, competição, parasitismo



Ponto Importante – Associação histórica entre as mudanças recíprocas das espécies – coloca o problema dentro da biologia comparativa histórica fazendo uso de filogenias para ver o padrão e o tempo em que ocorreram as mudanças

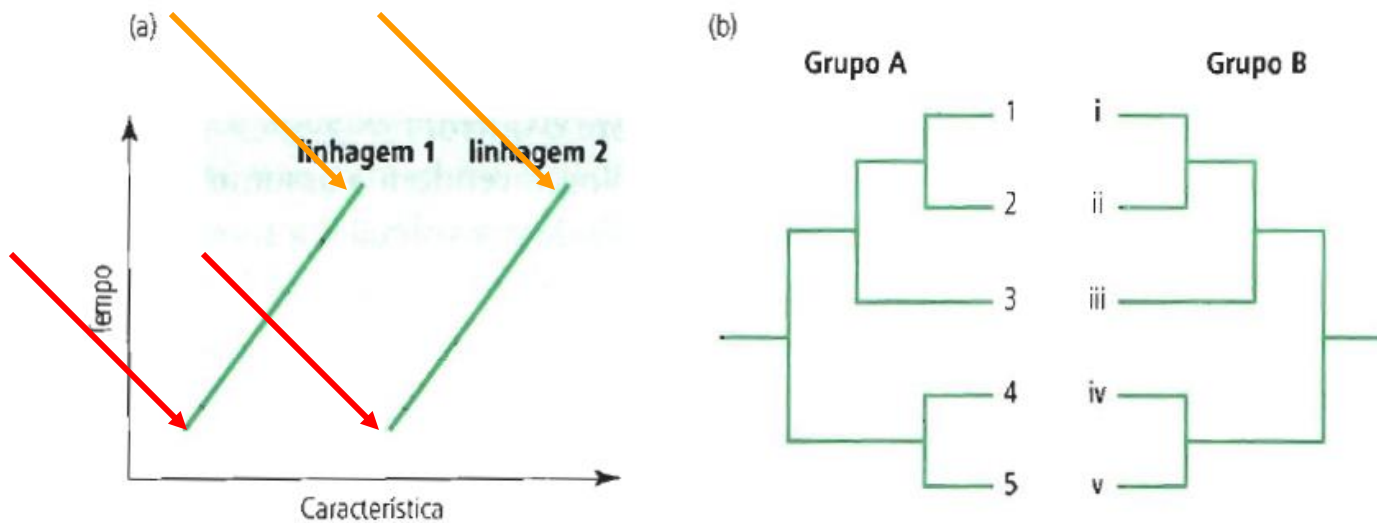
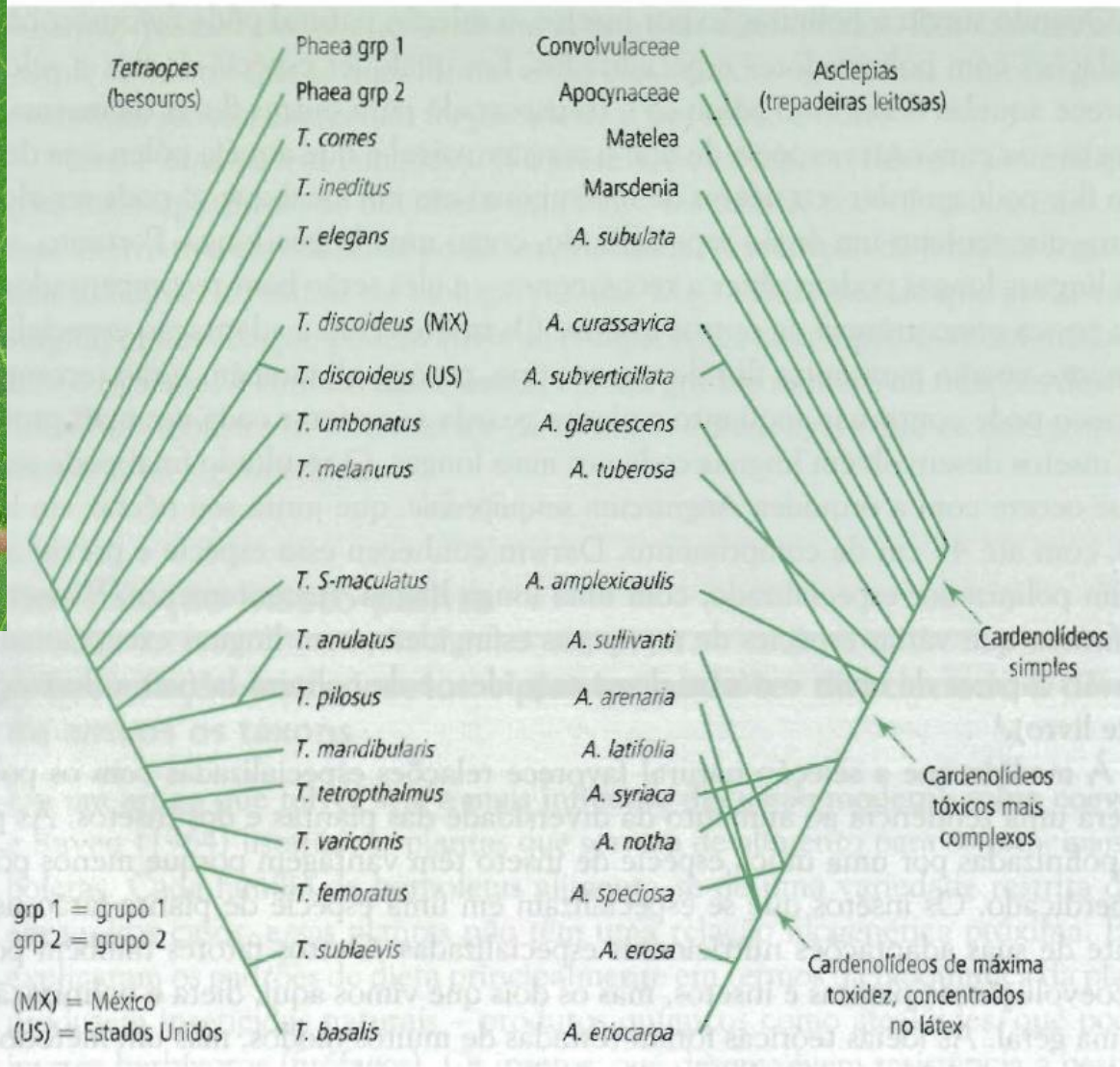


Figura 22.2

Coevolução significa que duas linhagens independentes influenciam mutuamente suas evoluções. As duas linhagens tendem a (a) mudar conjuntamente e (b) especiar-se conjuntamente; 1 e 2 poderiam ser, por exemplo, uma linhagem de formigas e uma linhagem de borboletas licenídeas.



**Figura 22.3**

Filogenias de *Tetraopes* (besouros) norte-americanos e de suas plantas alimentícias, as asclepiadáceas (gênero *Asclepias* trepadeiras leitosas como a oficial-de-sala). Basicamente, essas filogenias são imagens especulares ou co-filogenias. As duas ou três exceções podem ser devidas a erros de inferência filogenética ou a mudanças de hospedeiros (como é discutido na Seção 22.3.3). Esses besouros exploram as plantas que os alimentam como larvas (que perfuram as raízes) ou como adultos (que comem flores e folhas). Redesenhada de Farrell e Mitter (1994), com permissão da editora.

Então sempre que tiver co-evolução teremos as co-filogenias (filogenia de dois grupos que interagem ecológicamente e são imagens espelhadas uma da outra)???

# Coevolução inseto-planta

Mecanismos de desintoxicação em insetos que permitem que estes se alimentem das plantas--- evolução de novos inseticidas naturais (alcalóides por exemplo) que podem envenenar os insetos fitófagos

EVOLUTION **18**: 586–608. December, 1964

## BUTTERFLIES AND PLANTS: A STUDY IN COEVOLUTION<sup>1</sup>

PAUL R. EHRLICH AND PETER H. RAVEN

*Department of Biological Sciences, Stanford University, Stanford, California*

Accepted June 15, 1964



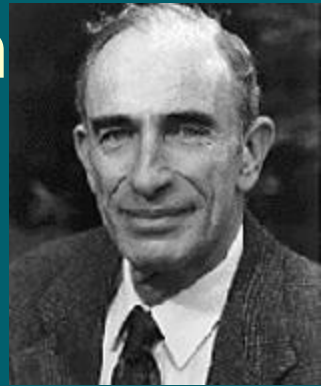
# Coevolução inseto-planta

Listaram as famílias de borboletas e as variedades de plantas que elas se alimentam. Formavam grupos bioquímicos e não filogenéticos...



Dr. Peter H. Raven no Jardim Botânico do Missouri

Paul Ehrlich





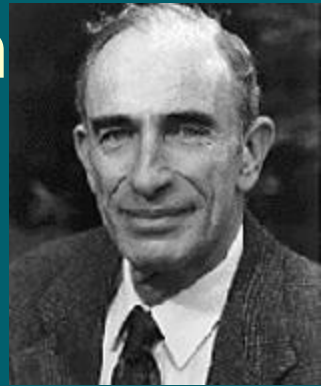
# Coevolução inseto-planta

Novo mecanismo de desintoxicação – permite invadir um novo nicho delimitado quimicamente (Ehrlich & Raven 1964) e diversificação dos insetos em plantas não necessariamente filogeneticamente próximas, mas sim bioquimicamente similares nas suas defesas...



Dr. Peter H. Raven no Jardim Botânico do Missouri

Paul Ehrlich



# Coevolução inseto-planta

Pressão para evolução de novas defesas ->  
pressão para novos mecanismos de  
desintoxificação – loop positivo -> *Corrida  
armamentista – diversificação de insetos e  
angiospermas*

Bate com a associação entre borboletas e  
plantas documentada em 1964

# Coevolução inseto-planta

## SUMMARY

The reciprocal evolutionary relationships of butterflies and their food plants have been examined on the basis of an extensive survey of patterns of plant utilization and information on factors affecting food plant choice. The evolution of secondary plant substances and the stepwise evolutionary responses to these by phytophagous organisms have clearly been the dominant factors in the evolution of butterflies and other phytophagous groups. Furthermore, these secondary plant substances have probably been critical in the evolution of angiosperm subgroups and perhaps of the angiosperms themselves. The examination of broad patterns of coevolution permits several levels of predictions and shows promise as a route to the understanding of community evolution. Little information useful for the reconstruction of phylogenies is supplied. It is apparent that reciprocal selective responses have been greatly under-rated as a factor in the origination of organic diversity. The paramount importance of plant-herbivore interactions in generating terrestrial diversity is suggested.

## BUTTERFLIES AND PLANTS: A STUDY IN COEVOLUTION<sup>1</sup>

PAUL R. EHRLICH AND PETER H. RAVEN

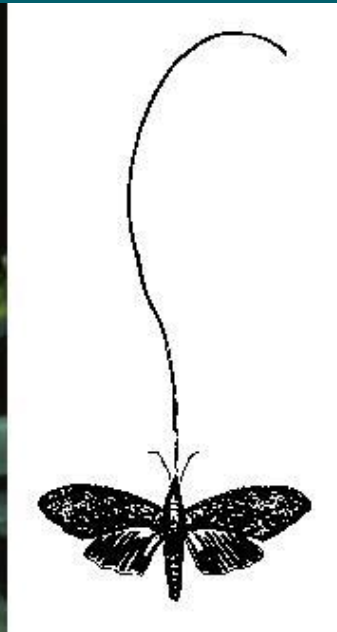
*Department of Biological Sciences, Stanford University, Stanford, California*

EVOLUTION **18**: 586-608. December, 1964

# Coevolução inseto-planta

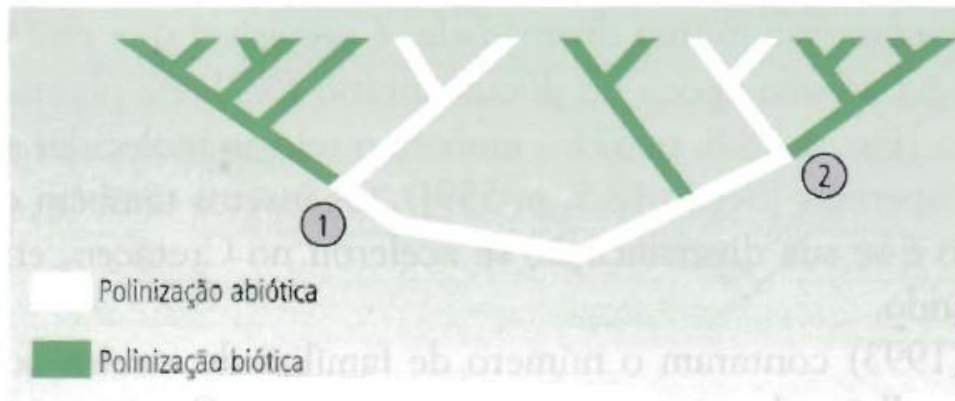
Vimos comida x defesa na diversificação de angiospermas e insetos

Polinização por insetos... (idéia poderosa de que a diversificação macroevolutiva de angiospermas e insetos foi impulsionada por coevolução)





# Coevolução têm Importância Macroevolutiva?



**Figura 22.6**

Teste dos efeitos da polinização biótica em oposição aos da polinização abiótica sobre a diversidade de espécies por meio de ensaios filogeneticamente independentes. O teste começa com uma filogenia de angiospermas, distinguindo cada espécie pelo modo de polinização biótico ou abiótico. Depois identificamos os nós da árvore, nos quais dois ramos irmãos têm modos de polinização contrastantes e contamos as espécies nos dois ramos. Cada um desses nós constitui um ensaio para o teste final. (Os nós são estatisticamente independentes. Se simplesmente contarmos o total de espécies com polinização biótica e abiótica na árvore como um todo, haverá problemas estatísticos.) Neste diagrama, dois nós fornecem contrastes independentes. Em ambos, a evidência suporta a hipótese de que a diversidade de espécies é maior no ramo com polinização biótica. As espécies no meio do ramo são ignoradas no teste. Dodd *et al.* (1999) testaram esta forma geral em dados reais e encontraram maior diversidade de espécies nos ramos com polinização biótica.



# Evolução sequencial – uma alternativa

## EVOLUTION OF INSECT/HOST PLANT RELATIONSHIPS

TIBOR JERMY

Research Institute for Plant Protection of the Hungarian Academy of Sciences,  
H-1525 Budapest, Pf. 102, Hungary

### SUMMARY

The evolutionary interactions between plants and phytophagous insects are asymmetric: the biochemical and structural diversity of the angiosperms provide a profusion of niches for the evolutionary radiation (cladogenesis) of the insects, while the insects do not affect plant evolution or, at most, may cause anagenic changes in the plants. (Figwasps and figs may represent a rare case of coevolution *sensu stricto*.) Thus, the evolution of insects generally follows that of the plants ("sequential evolution").

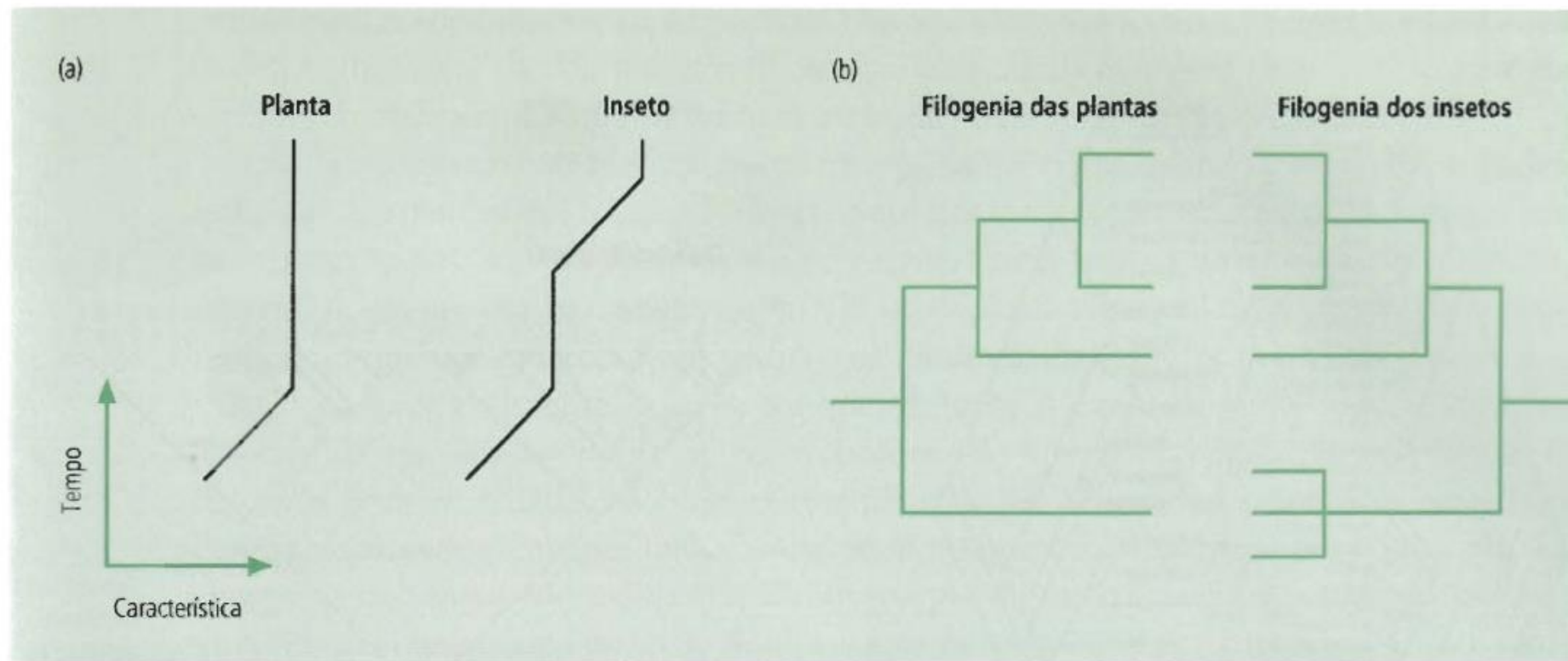
Because the selection pressure exerted by insect attacks is weak or lacking, they could not have been the main cause of the appearance and maintenance of allelochemicals in plants. Nevertheless, these compounds basically determine the plants' "biochemical profile" by which the insects distinguish between host and nonhost plants.

Interspecific competition is largely lacking among phytophagous insects in natural communities, so it could not have evoked stenophagy (i.e., resource partitioning) in the insects. The dominance of stenophagous forms can be explained by (1) the adaptive advantages of stenophagy over euryphagy; (2) the emergence of new stenophagous forms from similar or euryphagous forms; and (3) the evolutionary irreversibility of developing stenophagy. Thus, plants have not become resistant to insects, but the insect species have become, or were ever since their emergence, particular in food selection.

stenophagy  
Having a narrow  
range of feeding

euryphagous  
able to eat a  
varied diet

# Evolução sequencial – alternativa



**Figura 22.4**

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

Estudos ecológicos-genéticos tanto em escala micro como macroevolutiva e colocados em um contexto comparativo filogenético podem ser uma boa estratégia para estudar coevolução

Será que a coevolução sempre leva a  
cofilogenias?

Toda cofilogenia é evidência de  
coevolução?

Inseto-planta – Mudança de  
hospedeiro....

Perda do padrão de co-filogenias ou  
filogenias especulares



# Synchronous coadaptation in an ancient case of herbivory

Judith X. Becerra\*

12804–12807 | PNAS | October 28, 2003 | vol. 100 | no. 22



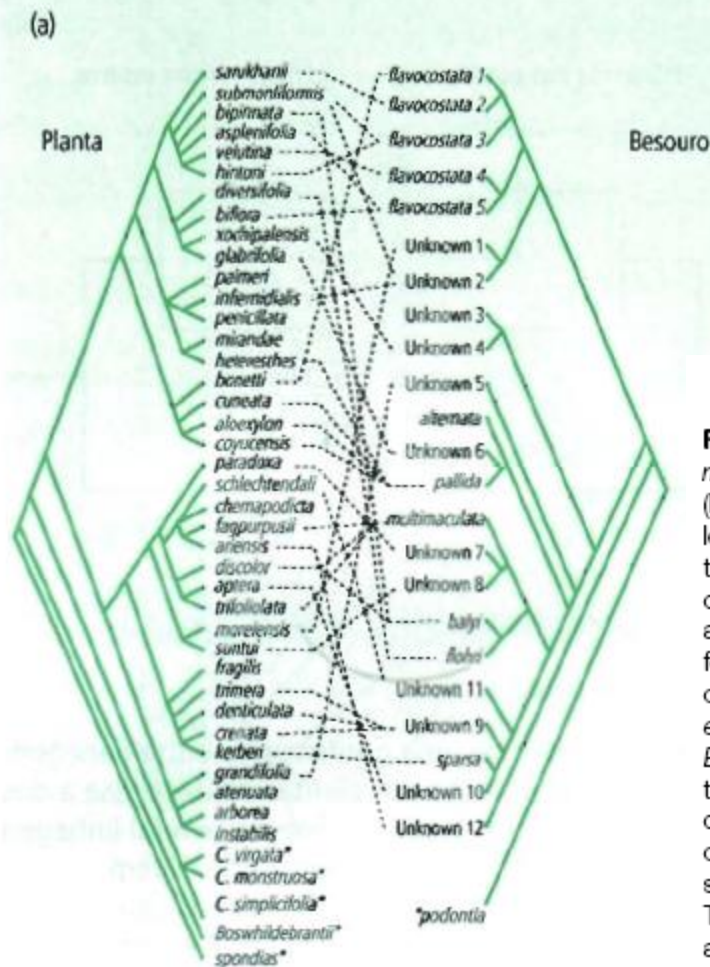
## *Bursera* e *Blepharida*



Fig. 1. Antiherbivore defense in *Bursera*. In some species, terpene-containing resins are stored under pressure in networks of canals that run throughout the cortex of stems and in the leaves. When the resin canals are punctured or severed by an insect, a high-pressure squirt of resins can be propelled as far as 2 m and drench the attacker.

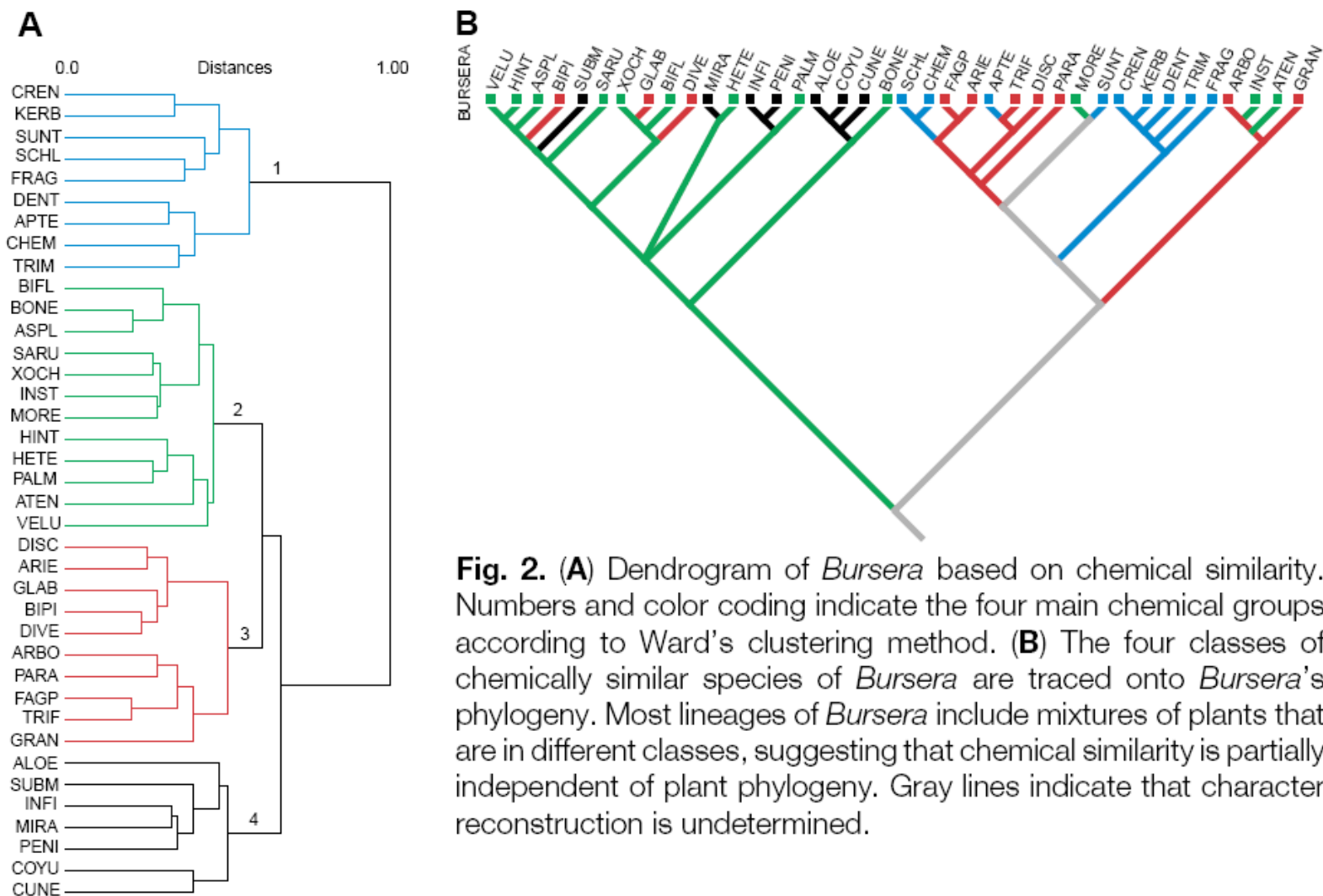


# Perda do padrão de co-filogenias ou filogenias especulares – Sem correspondência, ou seja, não são cofilogenias



**Fig. 1.** Feeding associations of *Blepharida* beetles (right) on *Bursera* hosts (left). According to the molecular phylogeny of *Bursera* (strict consensus tree), the genus is monophyletic and consists of two principal groups known as sections *Bullockii* and *Bursera*. The four most parsimonious trees differed only in resolving the positions of *Bursera heteresthes*, *Bursera palmeri*, and *Bursera mirandae*. They had a consistency index of 0.57 and a retention index of 0.74. The two most parsimonious *Blepharida* trees differed in the position of *Blepharida* unknown sp. 11. They had a consistency index of 0.58 and a retention index of 0.72. Beetle species were determined by D. Furth of the Smithsonian Institution and many of them are undescribed. Sequences of insects identified as *Bursera flavocostata* present many genetic divergences and are very probably different species. For clarity, the hosts of polyphagous *Blepharida alternata* are not indicated (but see Fig. 3 for its host plants). Asterisks indicate outgroups and the numbers above the main branches of the trees are bootstrap percentages.



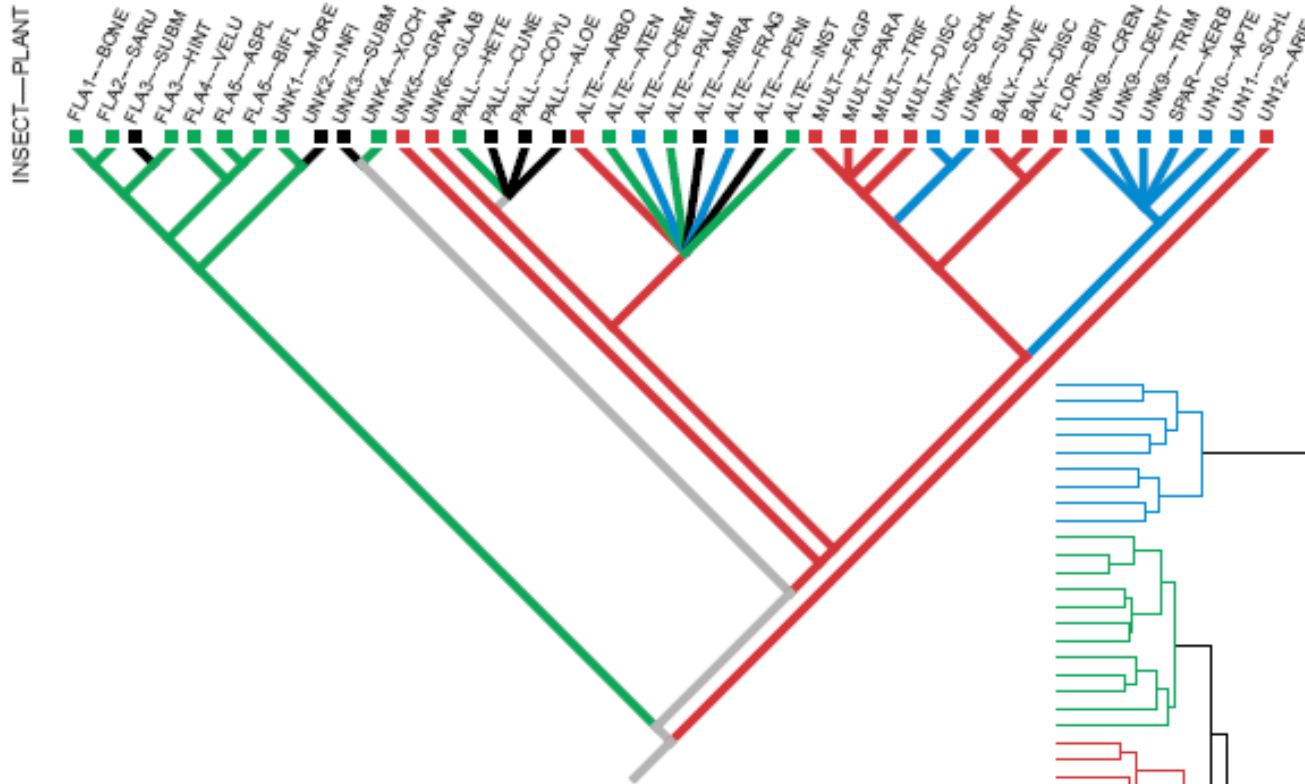




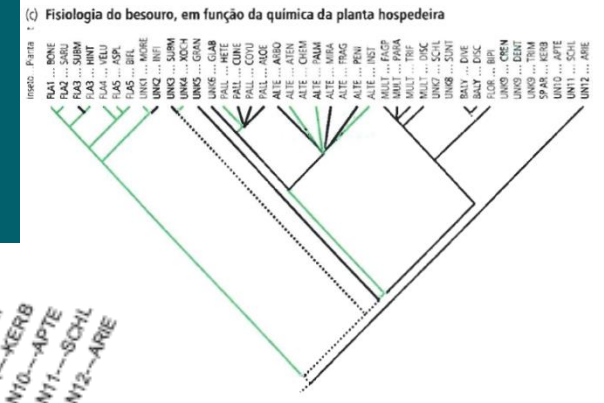
# Insects on Plants: Macroevolutionary Chemical Trends in Host Use

Judith X. Becerra

<http://www.sciencemag.org> • SCIENCE • VOL. 276 • 11 APRIL 1997



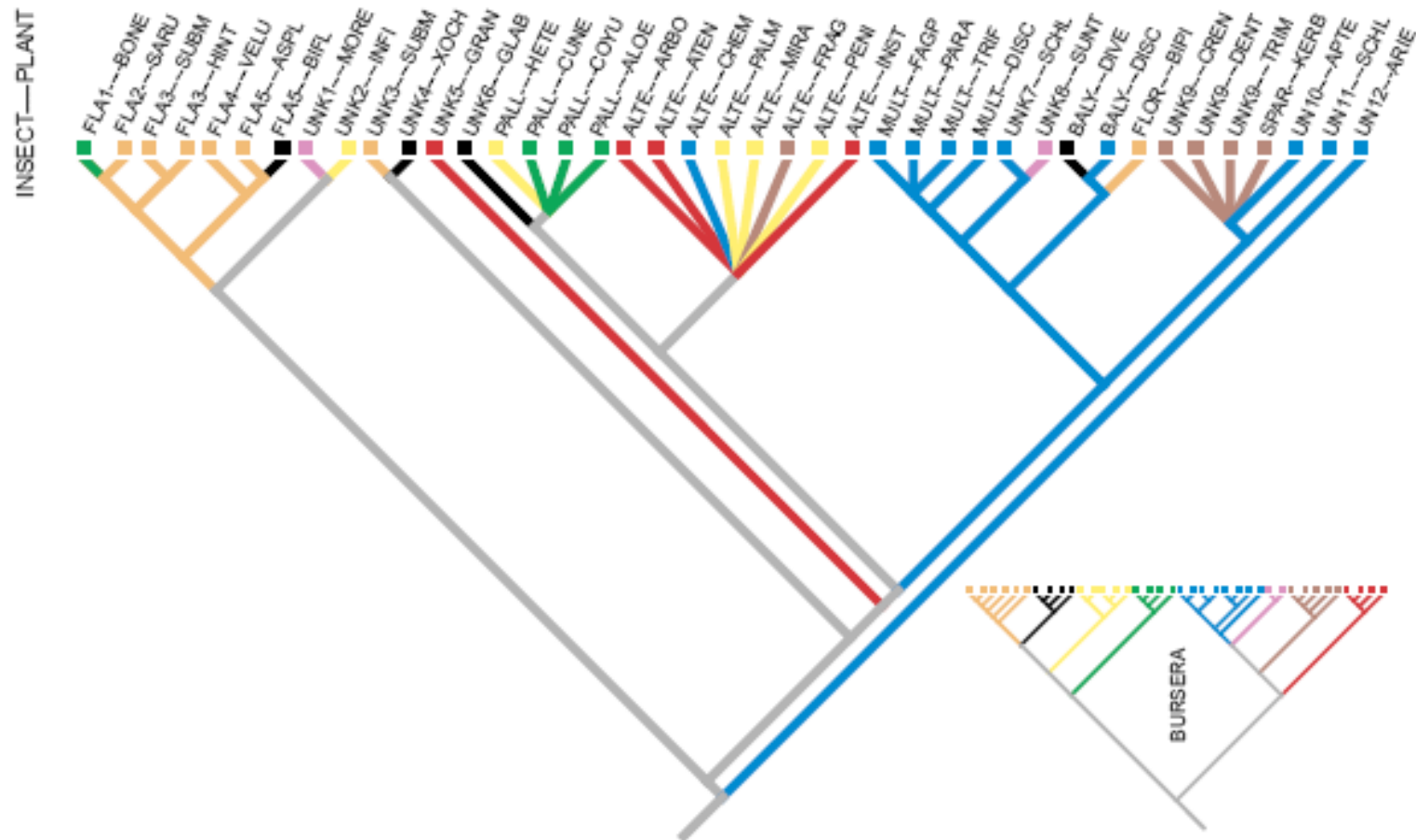
**Fig. 3.** Comparison of *Blepharida*'s phylogeny and the dendrogram of *Bursera* chemical similarity using character tracing. The names on top of *Blepharida*'s names are the species of *Bursera* they feed on. The polytomies illustrate polyphagy. Tracing the four chemical classes onto *Blepharida*'s phylogeny show few shifts of *Blepharida* between chemically dissimilar plants.



# Insects on Plants: Macroevolutionary Chemical Trends in Host Use

Judith X. Becerra

<http://www.sciencemag.org> • SCIENCE • VOL. 276 • 11 APRIL 1997



**Fig. 4.** Comparison of *Blepharida* and *Bursera* phylogenies. The eight major clades of *Bursera* are traced onto *Blepharida*'s phylogeny. For analyses, *Bursera mirandae* and *Bursera heteresthes* were situated according to two of the four maximally parsimonious trees. *Blepharida* has shifted numerous times among different *Bursera* lineages.



# Synchronous coadaptation in an ancient case of herbivory

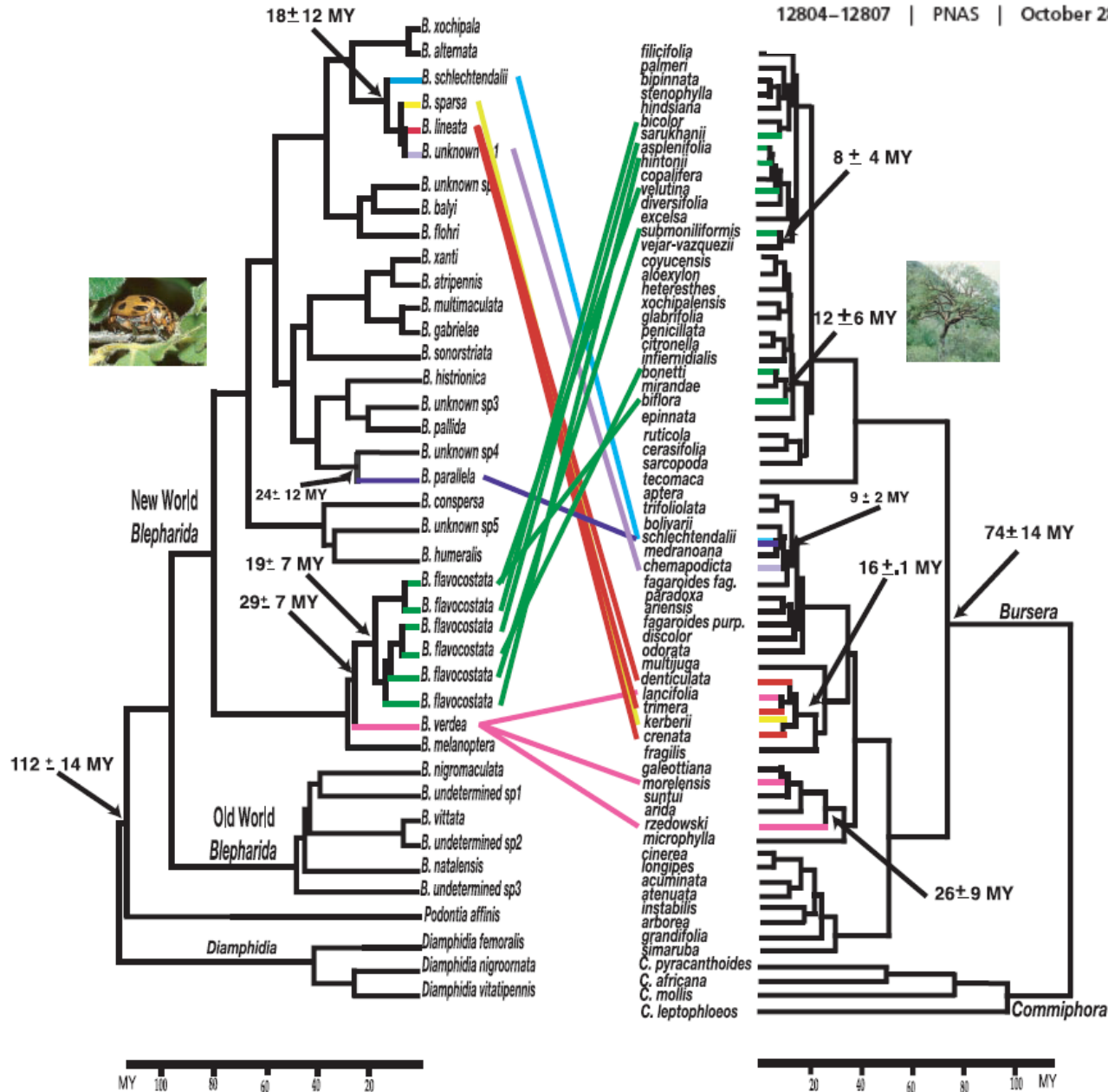
Judith X. Becerra\*

Department of Entomology, University of Arizona, Tucson, AZ 85721

Edited by William S. Bowers, University of Arizona, Tucson, AZ, and approved August 28, 2003 (received for review May 19, 2003)

12804–12807 | PNAS | October 28, 2003 | vol. 100 | no. 22

Coevolution has long been considered a major force leading to the adaptive radiation and diversification of insects and plants. A fundamental aspect of coevolution is that adaptations and counteradaptations interlace in time. A discordant origin of traits long before or after the origin of the putative coevolutionary selective pressure must be attributed to other evolutionary processes. Despite the importance of this distinction to our understanding of coevolution, the macroevolutionary tempo of innovation in plant defenses and insect counterdefenses has not been documented. Molecular clocks for a lineage of chrysomelid beetles of the genus *Blepharida* and their Burseraceae hosts were independently calibrated. Results show that these plants' defenses and the insect's counterdefensive feeding traits evolved roughly in synchrony, providing macroevolutionary confirmation of synchronous plant–herbivore coadaptation. The association between these two groups of organisms was determined to be about 112 million years old, the oldest age so far for a specialized plant–herbivore association.



**Fig. 3.** Time-calibrated phylogenies of *Bursera* and *Blepharida*. Colored connecting lines indicate feeding associations of *Blepharida* on *Bursera* hosts. Colored *Bursera* species, excluding the ones in green, are highly squirting species. Colored (except green) *Blepharida* species have evolved the ability to counterattack their host's squirt defense by cutting the canals to stop the flow of resins. There are a few other squirting *Bursera* species, including *Bursera medranoana*, *Bursera arida*, and some populations of *Bursera microphylla*; however, no *Blepharida* species are known to feed on them. *Bursera* species colored in green produce chemically similar complex mixtures that include between 7 and 12 terpene compounds. Members of the *B. flavocostata* complex (colored in green) are able to metabolize the complex mixtures of defensive chemicals present in these hosts. MY, million years.

Mostra que não existe um padrão de  
cofilogenia entre os besouros e as plantas  
hospedeiras, mas sim uma associação  
entre grupos bioquímicos das plantas e  
os besouros. Além disso mostra que a  
diversificação destas linhagens deve ter  
ocorrido ao mesmo tempo – evidência  
forte de coevolução



Judith X. Becerra



*Bursera* e *Blepharida*



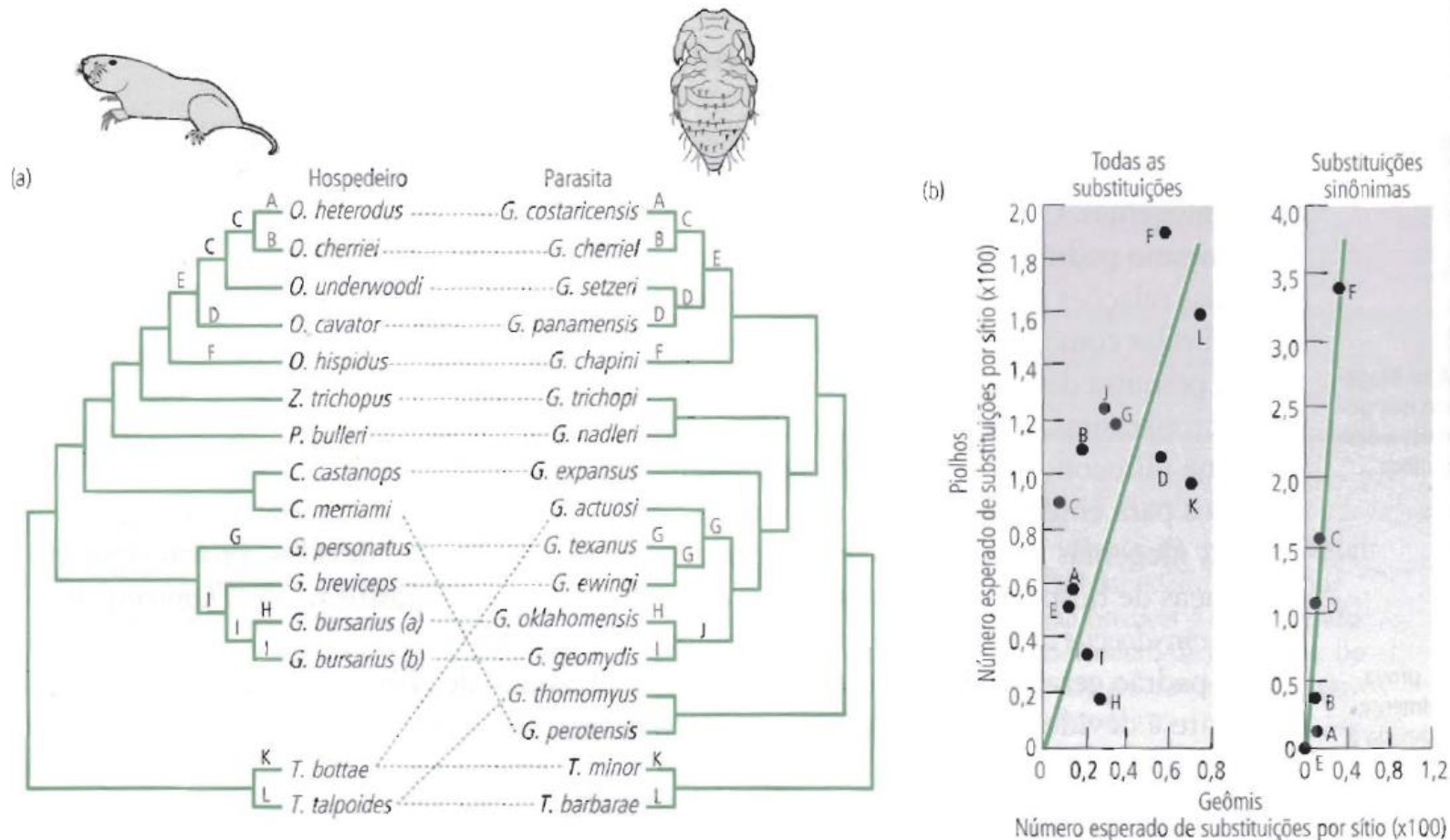




MARK S. HAFNER







**Figura 22.8**

Filogenias de parasitas e hospedeiros, em imagem especular. (a) Filogenias de 14 espécies de geômias (Geomyidae) e de 17 espécies de seus parasitas malófagos. As filogenias foram reconstruídas a partir da sequência de um gene 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 geômi (*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 plotado 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 em velocidades diferentes, por diferenças na duração das gerações. Se os eventos de especiação fossem realmente simultâneos, os pontos cairiam sobre a linha. O ajustamento é melhor quando só as mudanças sinônimas são computadas. Redenhada de Hafner et al. (1994), com permissão. © 1994 American Association for the Advancement of Science.





MARK S. HAFNER

Mostra que além de ter um padrão de  
cofilogenia entre os ratos e os piolhos a  
diversificação destas linhagens deve ter  
ocorrido ao mesmo tempo – evidência forte de  
coevolução

### Disparate Rates of Molecular Evolution in Cospeciating Hosts and Parasites

Mark S. Hafner,\* Philip D. Sudman,† Francis X. Villablanca,  
Theresa A. Spradling, James W. Demastes, Steven A. Nadler

DNA sequences for the gene encoding mitochondrial cytochrome oxidase I in a group of rodents (pocket gophers) and their ectoparasites (chewing lice) provide evidence for cospeciation and reveal different rates of molecular evolution in the hosts and their parasites. The overall rate of nucleotide substitution (both silent and replacement changes) is approximately three times higher in lice, and the rate of synonymous substitution (based on analysis of fourfold degenerate sites) is approximately an order of magnitude greater in lice. The difference in synonymous substitution rate between lice and gophers correlates with a difference of similar magnitude in generation times.

Mas será que foi co-evolução?  
Qual a condição que define que  
duas (ou mais) espécies estão  
co-evoluindo????

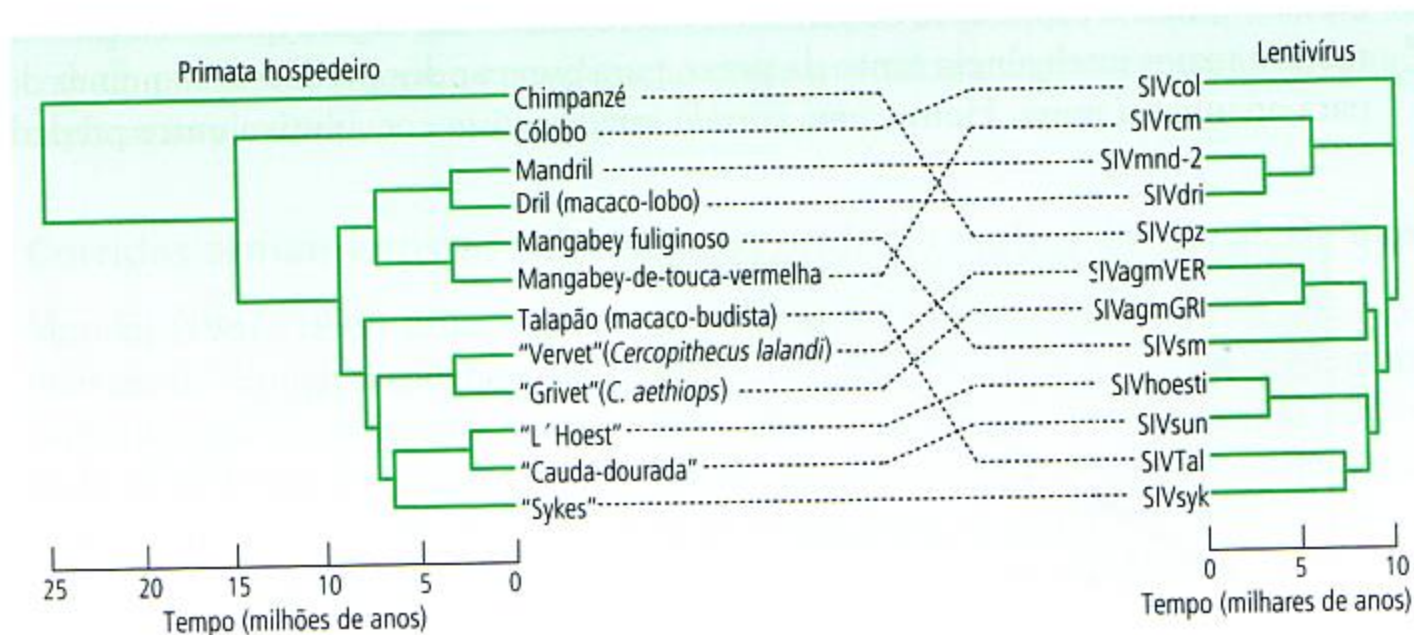


Lembrando:

“Adaptação recíproca  
entre duas espécies;  
cada espécie exerce  
uma pressão seletiva  
sobre a outra espécie e  
evolui em resposta à  
outra espécie”

Especiação  
Alopátrica, sem  
contato entre os  
tucos-tucos; os  
piolhos seguem por  
que não mudam de  
hospedeiro

# Parasita-hospedeiro



**Figura 22.9**

Filogenias de primatas hospedeiros e de lentivírus de primatas (o grupo de vírus que inclui o HIV, embora este e os humanos não sejam apresentados aqui). Elas formam imagens especulares aproximadas, mas imperfeitas. As escalas de tempo apresentadas baseiam-se em inferências do relógio molecular. Note o tempo diferente nos dois táxons: as relações co-filogenéticas não são (se o relógio molecular é confiável) devidas a co-especiação. (A figura é cortesia do Dr. D.L. Robertson.)



Cofilogenias podem ser produzidas por:

Coevolução

Evolução sequencial

Especiação alopátrica por causas externas sem influência recíproca das linhagens

Mais ainda, coevolução pode não produzir cofilogenias:

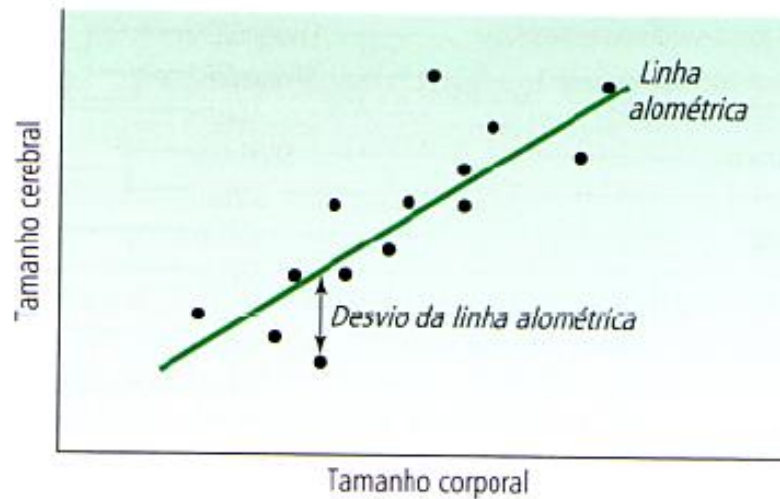
Perda do padrão de co-filogenias ou filogenias especulares (quando acontecem mudanças de hospedeiro - Inseto-planta

# Mensagem

**Nem sempre coevolução vai  
produzir cofilogenias e nem toda  
cofilogenia é produto da coevolução**

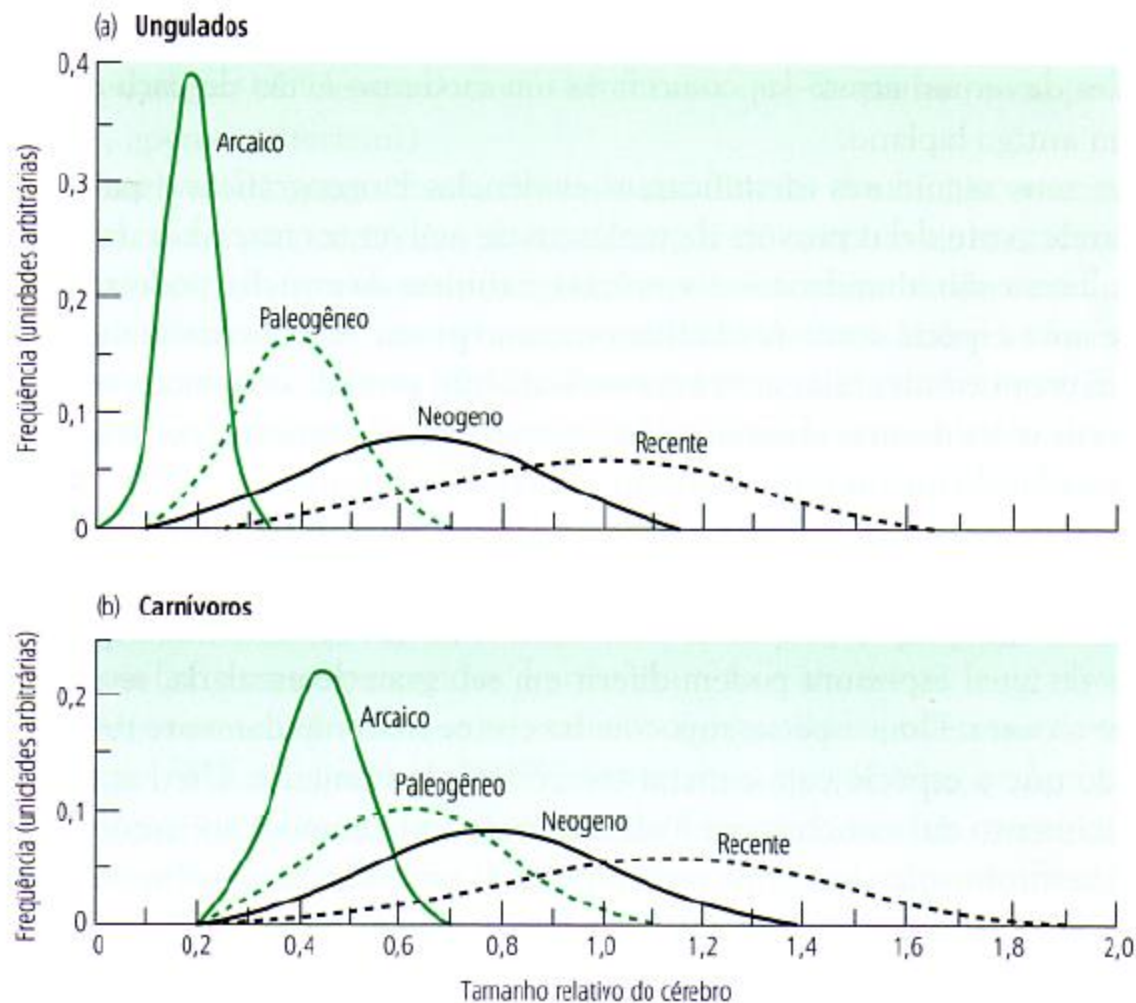


# Coevolução e Macroevolução



**Figura 22.10**

O tamanho relativo do cérebro pode ser medido como encefalização relativa, por meio do desvio do tamanho do cérebro de uma espécie em relação a uma linha alométrica para várias espécies. A encefalização relativa avalia se a espécie tem um cérebro maior ou menor do que o esperado para um animal com o seu tamanho corporal. A espécie indicada na figura tem um cérebro relativamente pequeno e um quociente de encefalização menor do que um.



**Figura 22.11**

Distribuições dos tamanhos relativos dos cérebros de (a) ungulados (presas) e (b) carnívoros (predadores), durante o Cenozóico. O tamanho do cérebro aumentou ao longo do tempo e os carnívoros tiveram cérebros maiores do que os ungulados o tempo todo. Redesenhada de Jerison (1973), com permissão da editora.

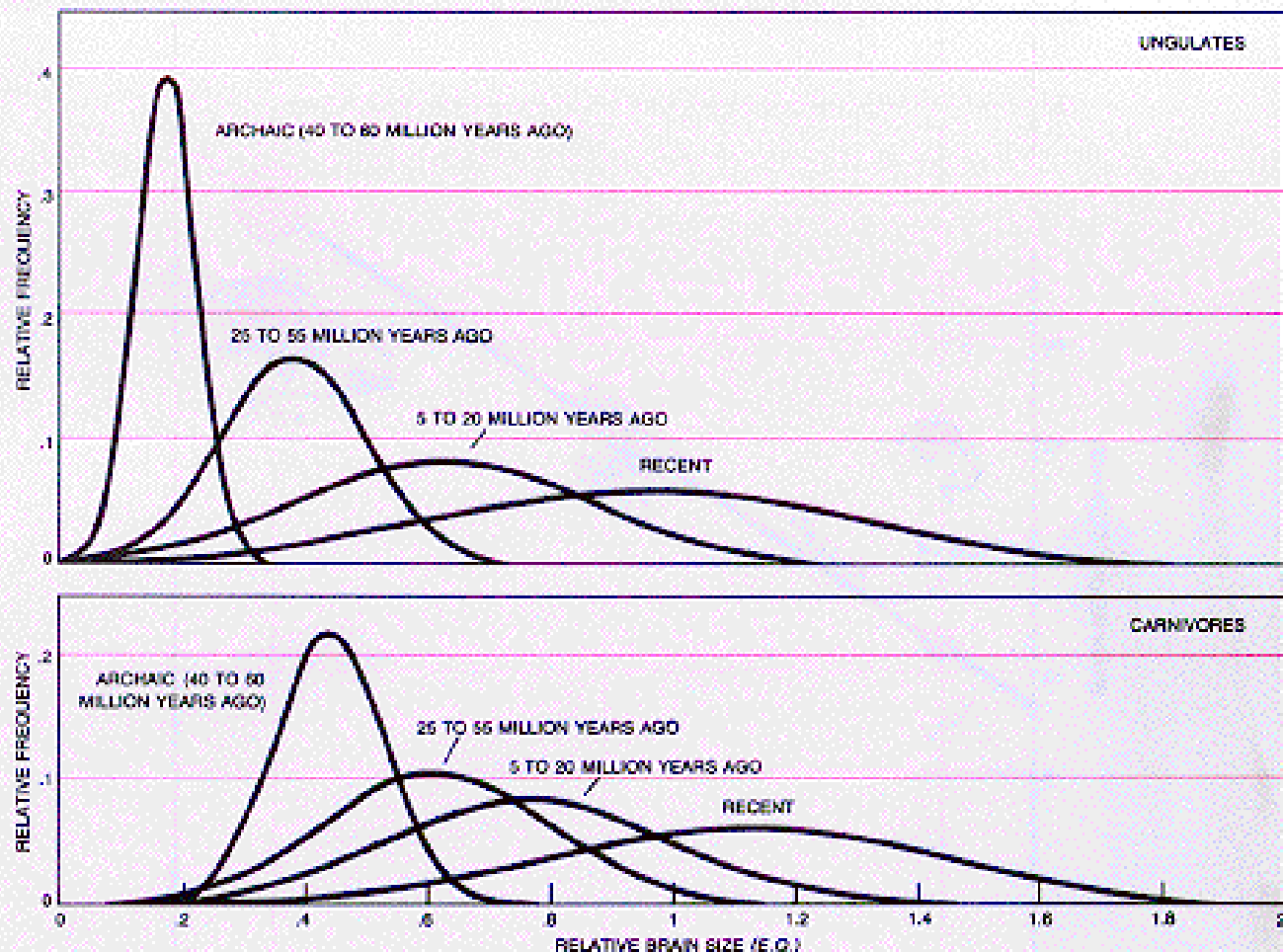
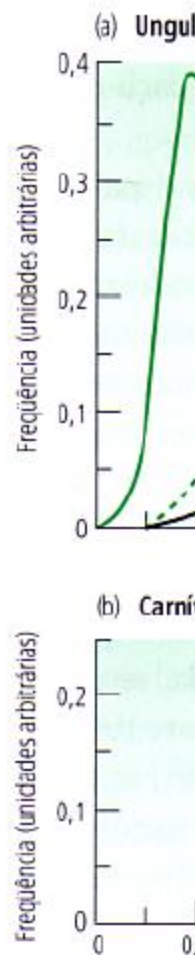
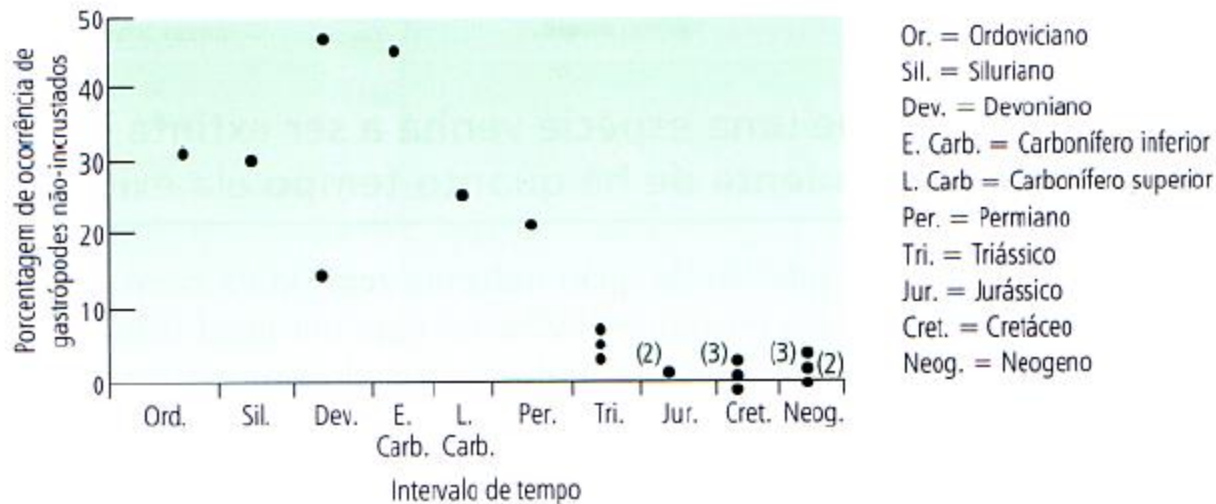


Figure 1.6 CHANGING DISTRIBUTIONS of relative brain size (E.Q.) are plotted for ungulates (top) and carnivores (bottom). Each curve gives the distribution of brain sizes for various species during specified periods; recent species are those living today. There is a steady increase in

brain size and a concomitant diversification, with small-brained species persisting, shown by the flattening of successive curves. Note that these are "between species" curves. Differences within a species are usually not reflected in behavior.

## Figura 22.11

Distribuições dos tamanhos relativos dos cérebros de (a) ungulados (presas) e (b) carnívoros (predadores), durante o Cenozóico. O tamanho do cérebro aumentou ao longo do tempo e os carnívoros tiveram cérebros maiores do que os ungulados o tempo todo. Redesenhada de Jerison (1973), com permissão da editora.



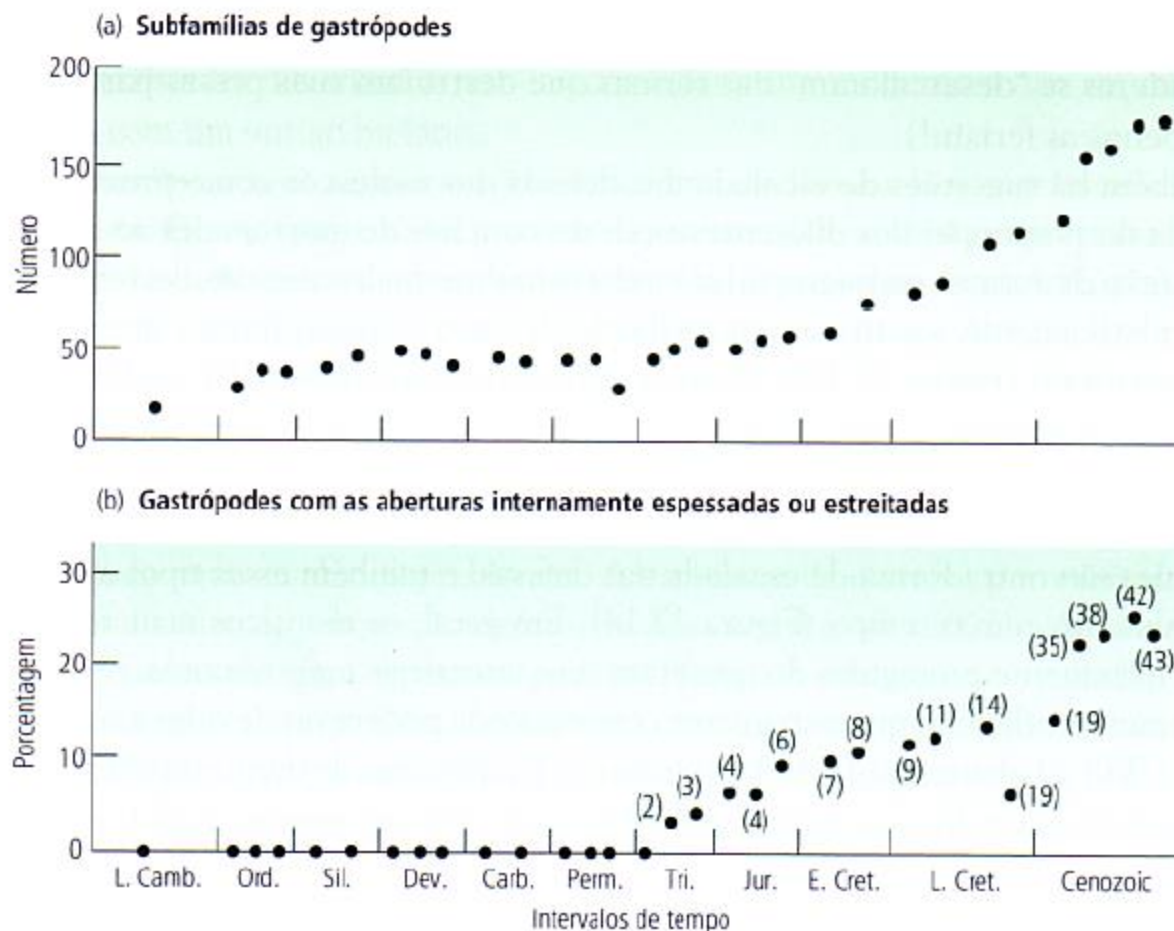
**Figura 22.13**

Incidência de gastrópodes sésseis ou sedentários não-cimentados ao longo do tempo. Note que a proporção decresce. Cada ponto corresponde a uma coletânea de fósseis, exceto onde está marcado. Vermeij dividiu os gastrópodes de cada coleção em diferentes tipos (entocados, sésseis, formas incrustadas, etc.), perfazendo 100%. Este gráfico dá as proporções dos gastrópodes que repousam livres sobre o fundo. O Neogeno (Neog.) inclui o Mioceno e o Plioceno (Figura 18.1, p. 548). Redesenhada de Vermeij (1987), com permissão da editora.

Geerat Vermeij







**Figura 22.14**

(a) Número total de subfamílias de gastrópodes ao longo do tempo. (b) Proporção de subfamílias com membros que desenvolveram aberturas espessadas internamente ou estreitadas, um caráter que provavelmente evoluiu como defesa contra predadores. Uma vez que aumentou o número total de subfamílias, para mostrar uma tendência, é necessário, como aqui, plotar a *proporção*, e não o *número* total de subfamílias. Os números junto aos pontos representam os números de subfamílias. Redesenhada de Vermeij (1987), com permissão da editora.



Coevolução difusa! 3, 4, 5, 10, 100 espécies em interação....

Casos mais claros de coevolução vem de interações par à par.

Na prática cada espécie vai experimentar pressões seletivas de várias outras espécies e exercer também pressões em várias espécies

A evolução de uma espécie qualquer será uma resposta agregada (ou composta) à todos os seus mutualistas, competidores, predadores, presas e qualquer mudança evolutiva em uma linhagem pode não ser facilmente explicada em termos de 1 competidor apenas. Isto é coevolução difusa e é muito difícil de se estudar....

Coevolução em 4 grupos de organismos em interação a  
pelo menos 50 milhões de anos

Formigas<-  
>Fungos ---Micro-  
fungos parasitas  
dos fungos ----  
Bactérias com  
antibióticos nas  
formigas!!!

17 JANUARY 2003 VOL 299 SCIENCE [www.sciencemag.org](http://www.sciencemag.org)

## Ancient Tripartite Coevolution in the Attine Ant-Microbe Symbiosis

**Cameron R. Currie,<sup>1,2,3,4\*</sup> Bess Wong,<sup>3</sup> Alison E. Stuart,<sup>1</sup>  
Ted R. Schultz,<sup>5</sup> Stephen A. Rehner,<sup>6</sup> Ulrich G. Mueller,<sup>4,2</sup>  
Gi-Ho Sung,<sup>7</sup> Joseph W. Spatafora,<sup>7</sup> Neil A. Straus<sup>3</sup>**

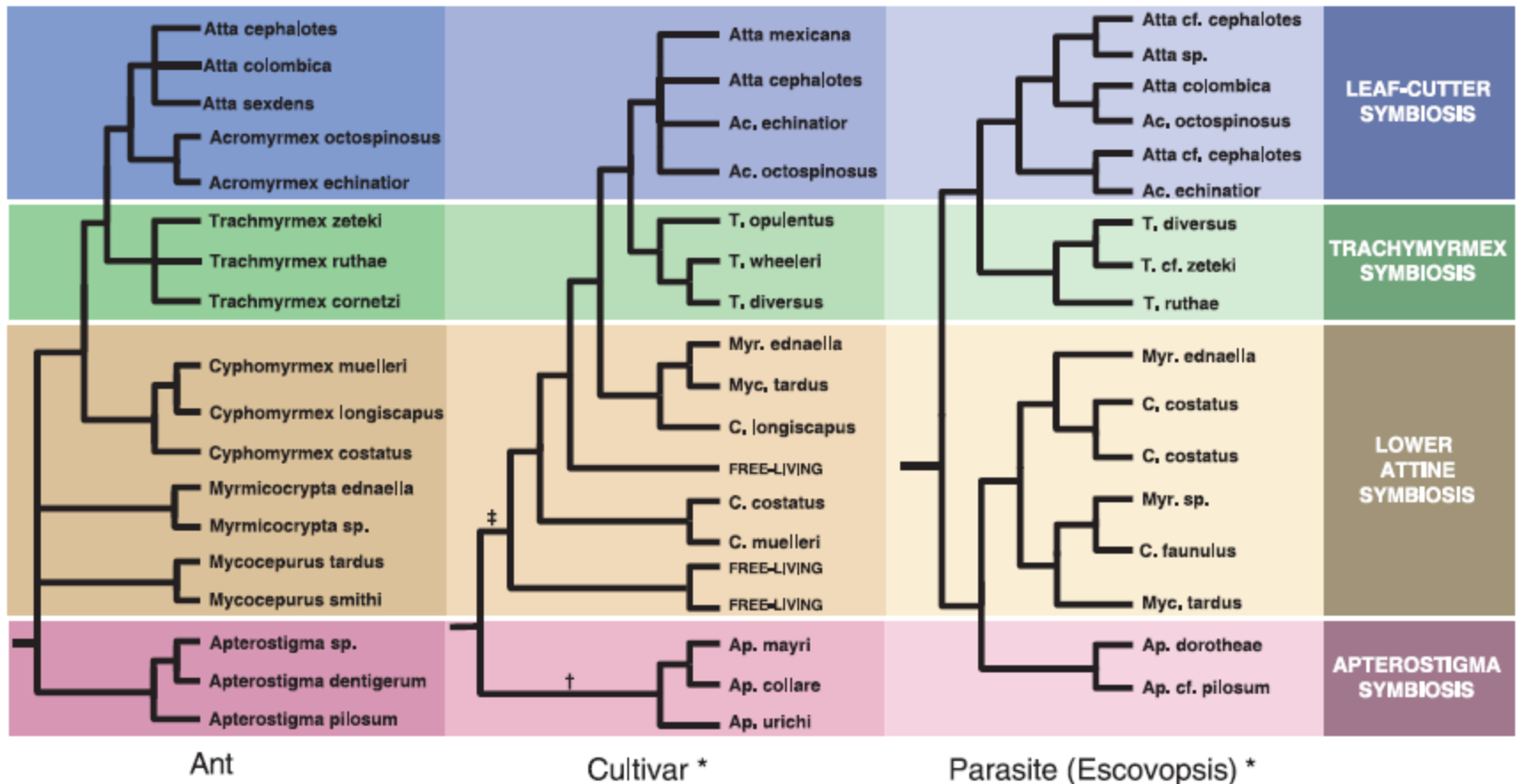
The symbiosis between fungus-growing ants and the fungi they cultivate for food has been shaped by 50 million years of coevolution. Phylogenetic analyses indicate that this long coevolutionary history includes a third symbiont lineage: specialized microfungal parasites of the ants' fungus gardens. At ancient levels, the phylogenies of the three symbionts are perfectly congruent, revealing that the ant-microbe symbiosis is the product of tripartite coevolution between the farming ants, their cultivars, and the garden parasites. At recent phylogenetic levels, coevolution has been punctuated by occasional host-switching by the parasite, thus intensifying continuous coadaptation between symbionts in a tripartite arms race.



© Gregory G.  
and Mary  
Beth Dimijian

# Cofilogenias temporalmente concordantes em 3 dos 4 grupos já estudados!!!! Mutualismo de 3 contra o antagonismo parasitário de 1!!!!

## REPORTS



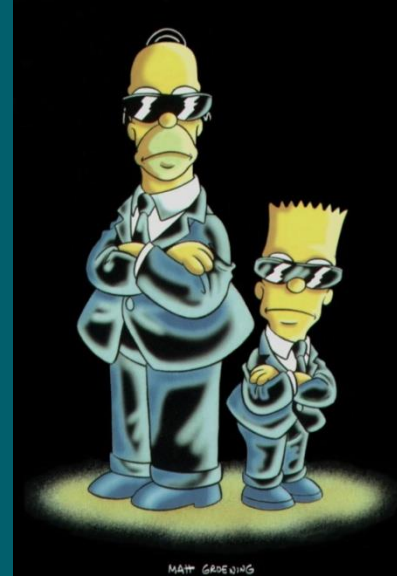
**Fig. 2.** Phylogenetic reconstruction of the ancient tripartite coevolution of fungus-growing ants (left), their fungal cultivars (middle), and the garden pathogen *Escovopsis* (right). The phylogenies of fungus-growing ants and their fungal cultivars are based on previously published work (5, 6, 8, 21, 22). Colors indicate congruent phylogenetic groups of the three symbionts. \*Cultivar and *Escovopsis* strains are indicated by the name of the

ant species' host garden from which they were isolated. The symbol † indicates that the derived members of the attine ant genus *Apterostigma* secondarily switched from lepiotaceous fungiculture to fungi in the family Tricholomataceae (5). The symbol ‡ indicates that cultivars associated with the lower attine ants are not monophyletic but instead are part of a group that also includes free-living species of Lepiotaceae (5, 8).



# Simpsonian view of life

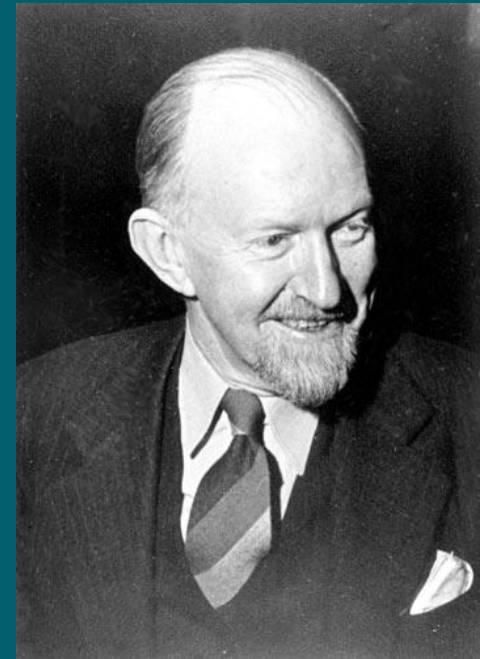
“Life is like a donut: round  
and empty inside”



Macroevolution— Invasion and  
diversification of adaptive zones



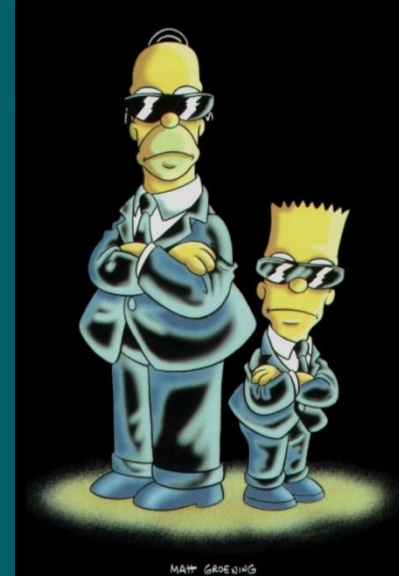
George G. Simpson





# Simpsonian view of life

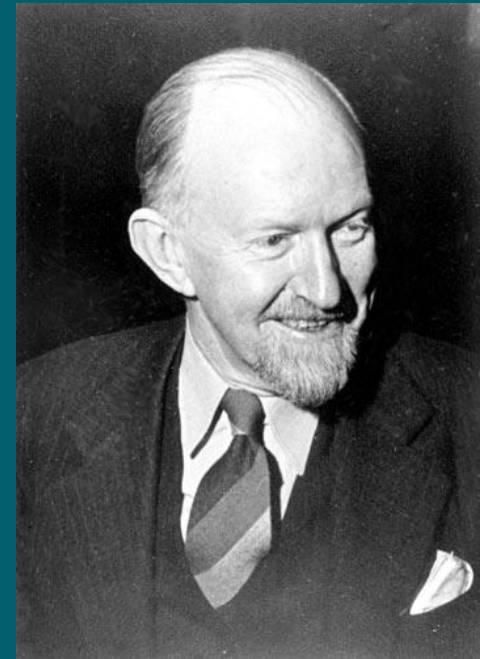
Adaptive radiation is the evolution of ecological and phenotypic diversity within a rapidly multiplying lineage (Schluter 2002). Four features might be used to detect an adaptive radiation according to Schluter (2002): common ancestry, phenotype-environment correlation, trait utility (fitness advantage), and rapid speciation. All NWM share a common



## Macroevolution— Invasion and diversification of adaptive zones



George G. Simpson

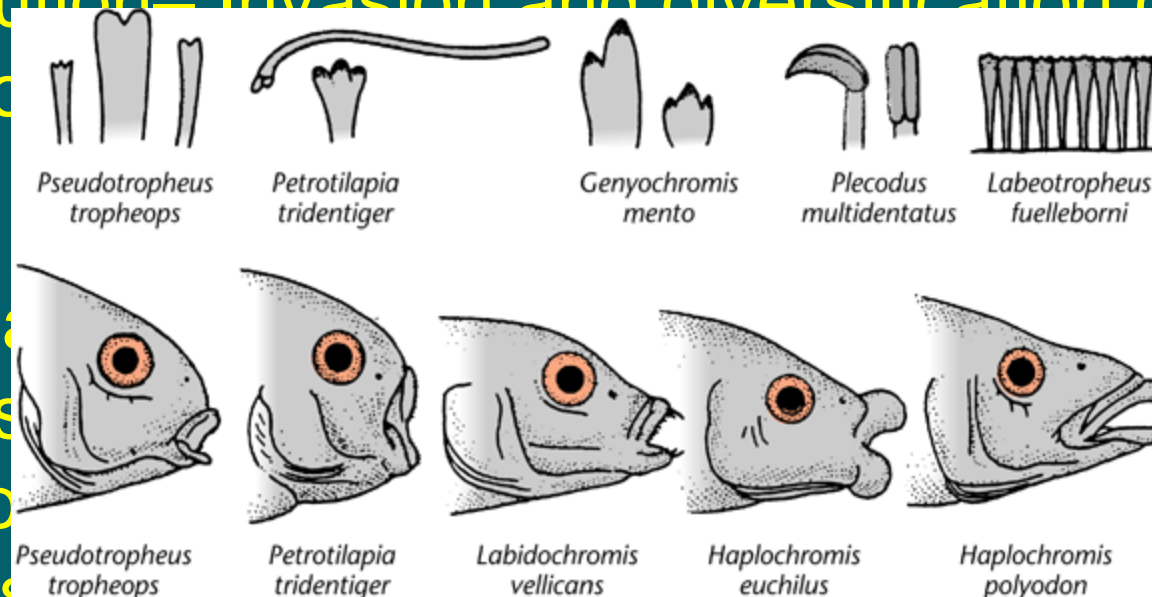


Macroevolution– Invasion and diversification of adaptive zones –

Lago Vitória na Africa – Formado a 400.000 anos mas secou completamente a cerca de 17.000 anos. Após a invasão do lago por ciclídeos estes se diversificaram em mais de 300 espécies

# Genome-wide RAD sequence data provide unprecedented resolution of species boundaries and relationships in the Lake Victoria cichlid adaptive radiation

CATHERINE E. WAGNER,\*† IRENE KELLER,\*† SAMUEL WITTEW,\*† OLIVER M. SELZ,\*† SALOME MWAIKO,\*† LUCIE GREUTER,\*† ARJUN SIVASUNDAR\*†‡ and OLE SEEHAUSEN\*†  
 \*Department of Fish Ecology & Evolution, EAWAG Centre for Ecology, Evolution and Biogeochemistry, Seestrasse 79, 6047, Kastanienbaum, Switzerland, †Institute of Ecology and Evolution, Aquatic Ecology, University of Bern, Baltzerstrasse 6, 3012, Bern, Switzerland



Macroevolution – Invasion and diversification of adaptive zones

Lago Vitória  
 anos mas s  
 17.000 and  
 ciclídeos estes se diversificaram em mais de  
 300 espécies

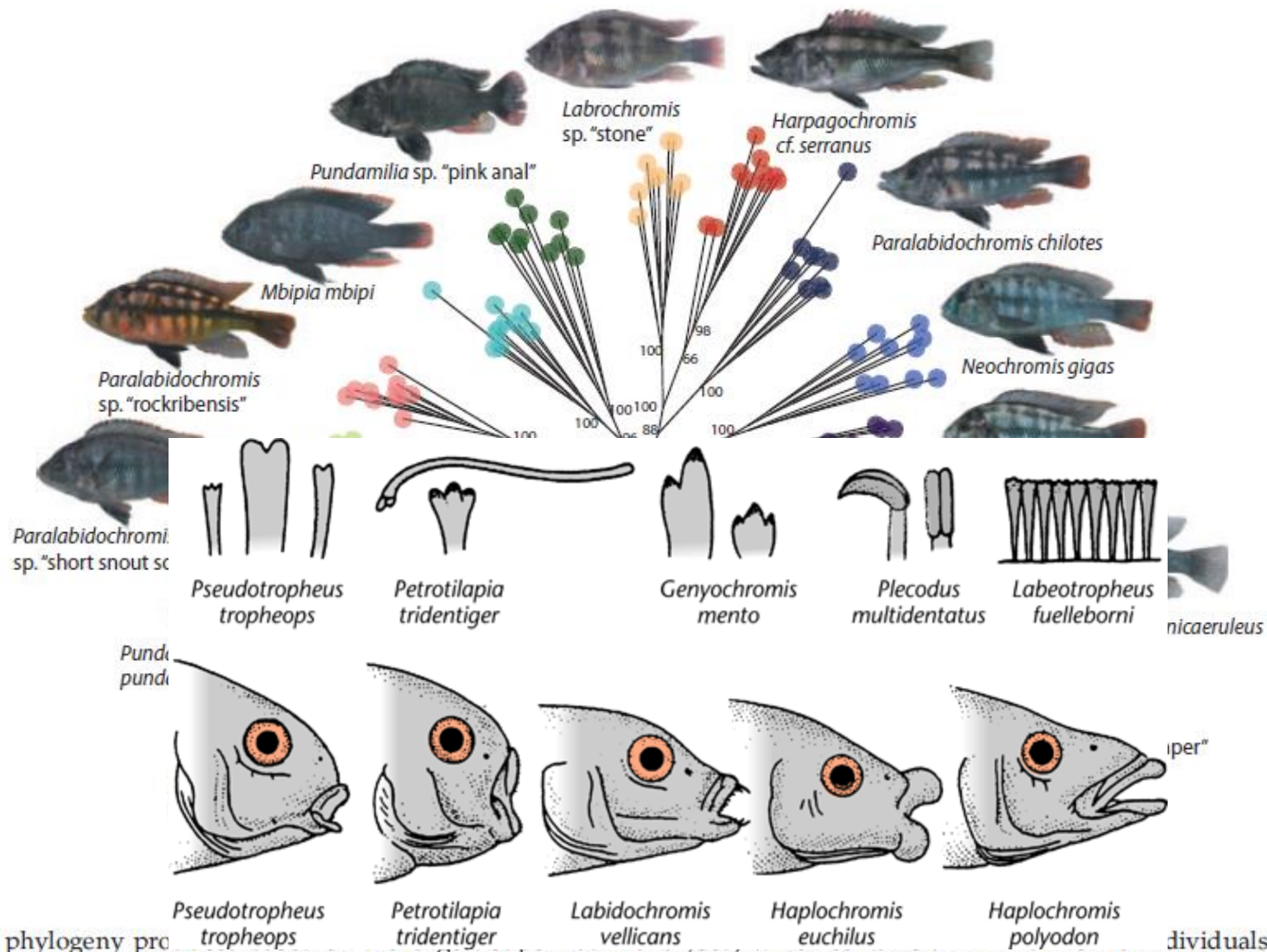


Fig. 3 The phylogeny pro total 156 with sequence data per locus ('min individuals 15'; Table 1g).



# Resumo:

O que é coevolução. Sua origem em interações ecológicas bem conhecidas. Como estudar e demonstrar coevolução. Hipóteses alternativas (Evolução sequencial, préadaptação). Seu papel macroevolutivo.

## SIZE AS A LINE OF LEAST EVOLUTIONARY RESISTANCE: DIET AND ADAPTIVE MORPHOLOGICAL RADIATION IN NEW WORLD MONKEYS

GABRIEL MARROIG<sup>1,2</sup> AND JAMES M. CHEVERUD<sup>3,4</sup>

<sup>1</sup>*Departamento de Genética e Biologia Evolutiva, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, CP 11.461, CEP 05422-970, São Paulo, SP, Brazil*

<sup>2</sup>*E-mail: gmarroig@ib.usp.br*

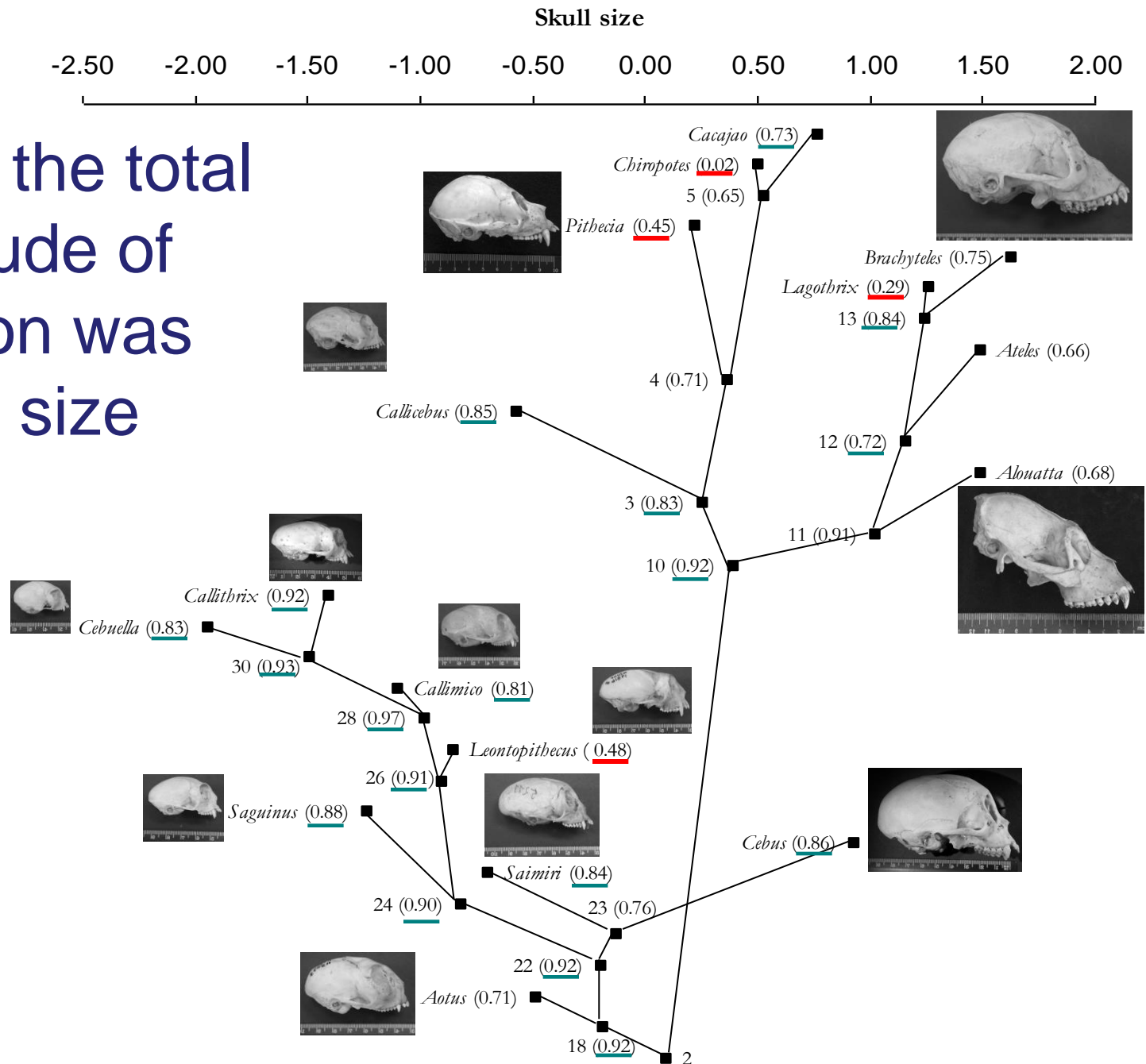
<sup>3</sup>*Department of Anatomy and Neurobiology, Washington University School of Medicine, 660 South Euclid Avenue, Campus Box 8108, Saint Louis, Missouri, 63110*

<sup>4</sup>*E-mail: cheverud@pcg.wustl.edu*

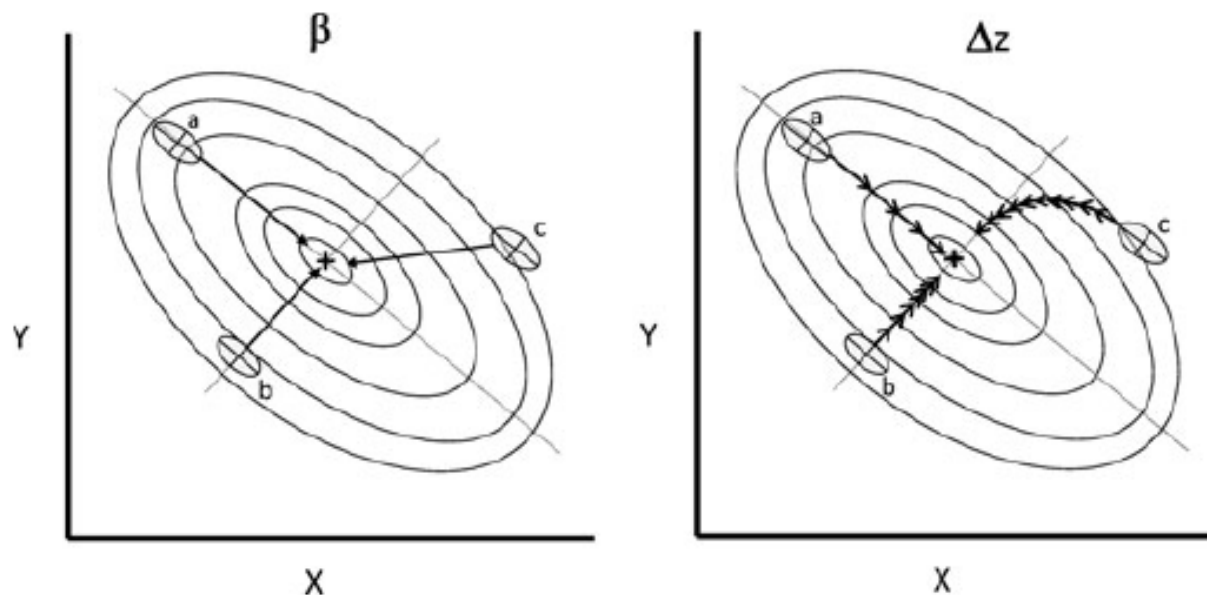




93% of the total  
magnitude of  
evolution was  
aligned size





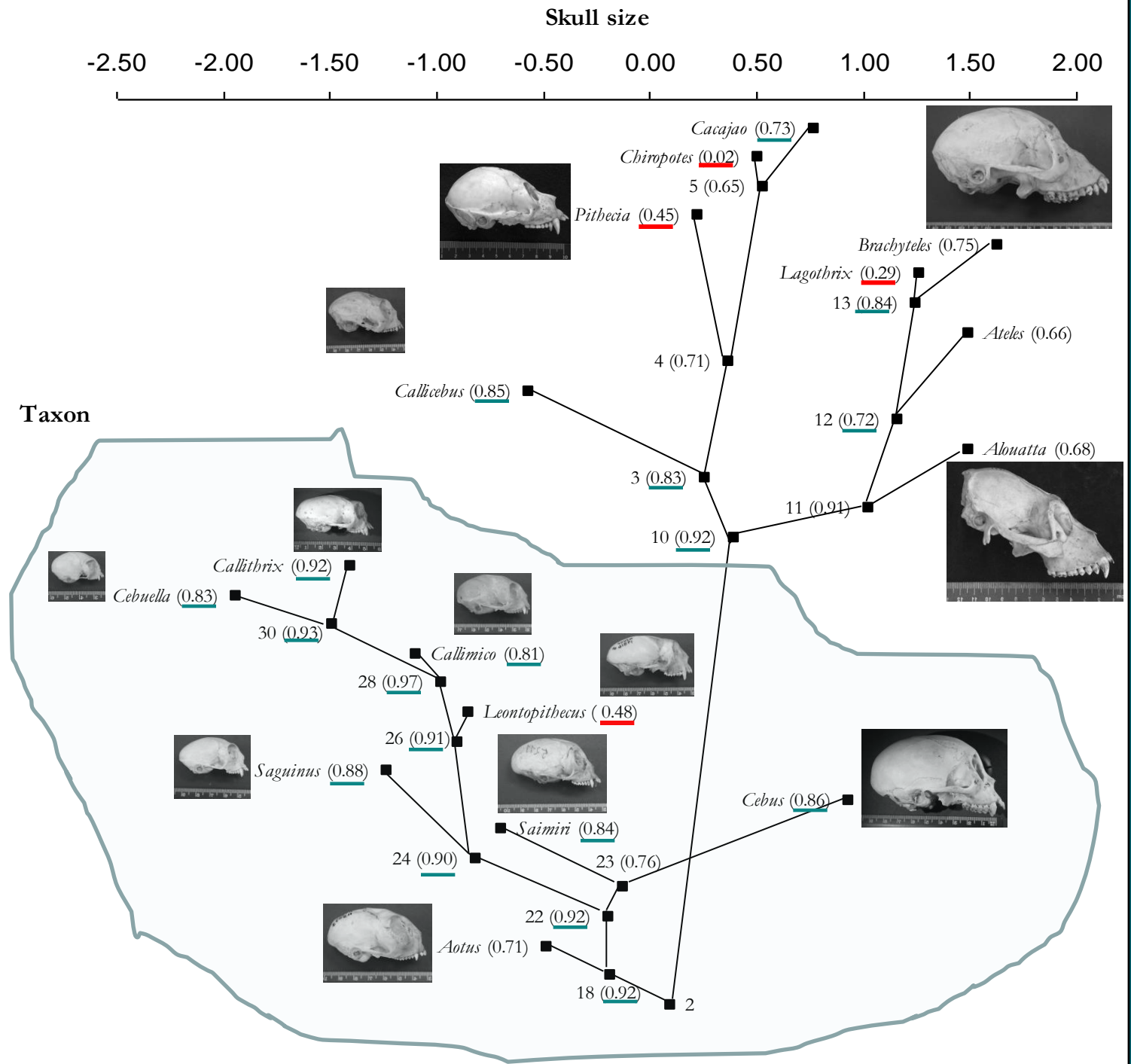


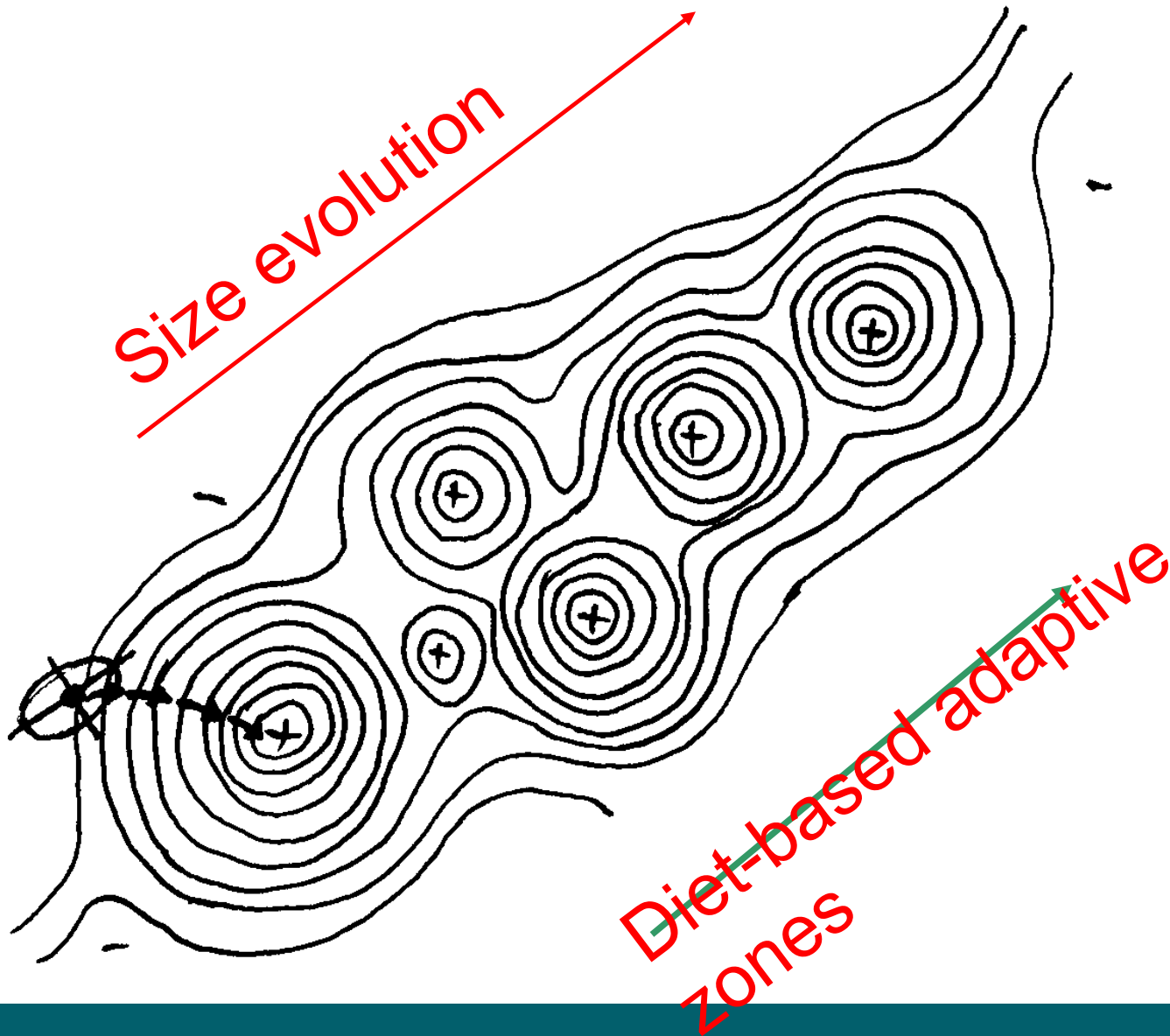
**Figure 1.** A hypothetical adaptive landscape for two characters with the cross marking the adaptive optima (peak) and oval lines indicating isoclines of subsequent smaller height (fitness). Three populations (A, B, C) are shown with their corresponding variance/covariance pattern (gray small ellipses) and averages for both traits (the ellipse center corresponding to the crossing of the two major axes of variation). The long and short axes within the gray ellipses represent the first ( $g_{\max}$ ) and second ( $g_2$ ) lines of least resistances or the two largest eigenvalues of the G-matrix. On the left the selection gradients ( $\beta$ ) operating upon these three populations are shown. On the right side the evolutionary responses ( $\Delta z$ ) are shown, with the arrows indicating the direction and magnitude of those responses.

© 2010 The Author(s). Journal compilation © 2010 The Society for the Study of Evolution.  
*Evolution* 64-5: 1470–1488

## SIZE AS A LINE OF LEAST RESISTANCE II: DIRECT SELECTION ON SIZE OR CORRELATED RESPONSE DUE TO CONSTRAINTS?

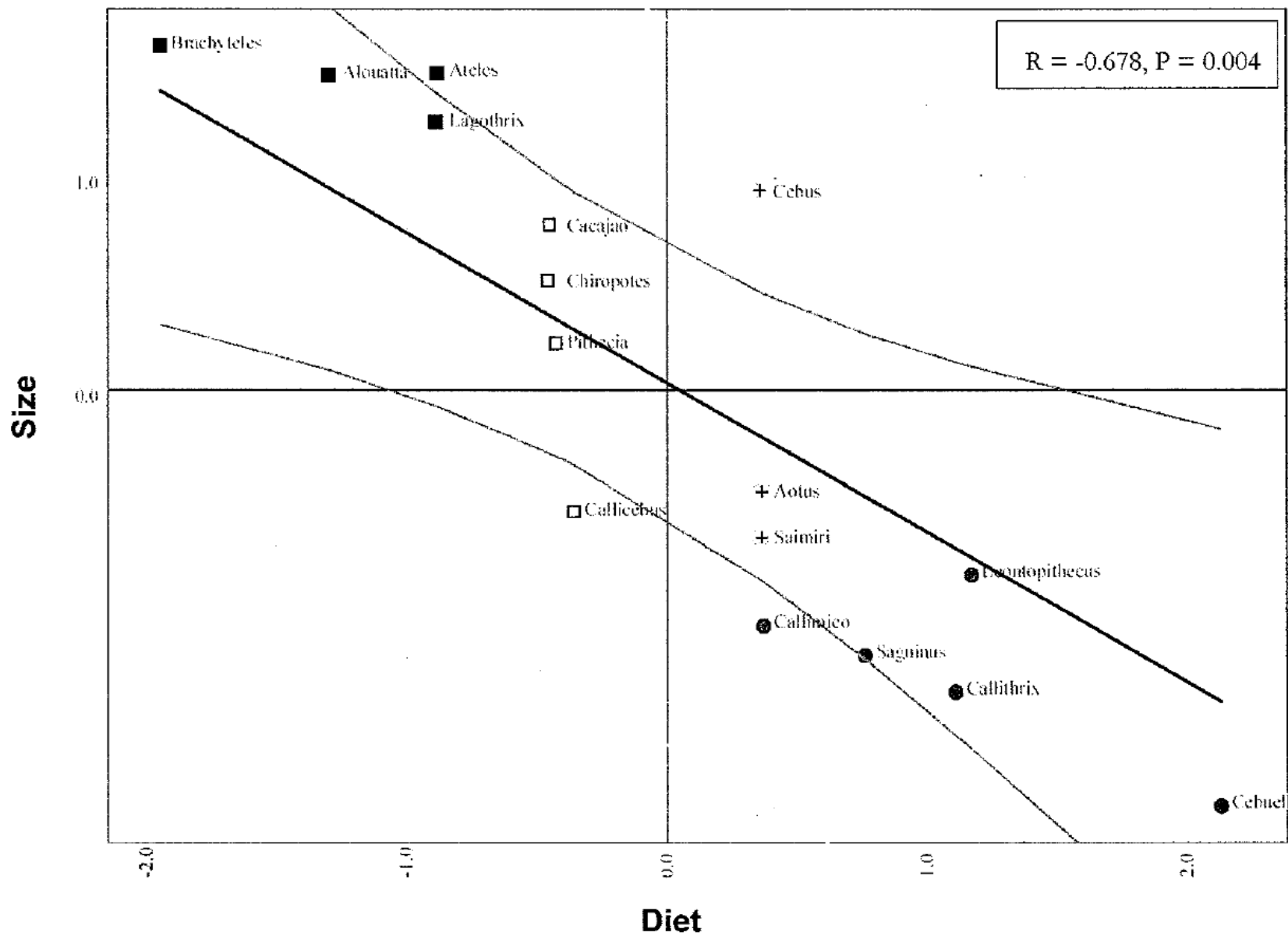
Gabriel Marroig<sup>1,2</sup> and James Cheverud<sup>3</sup>



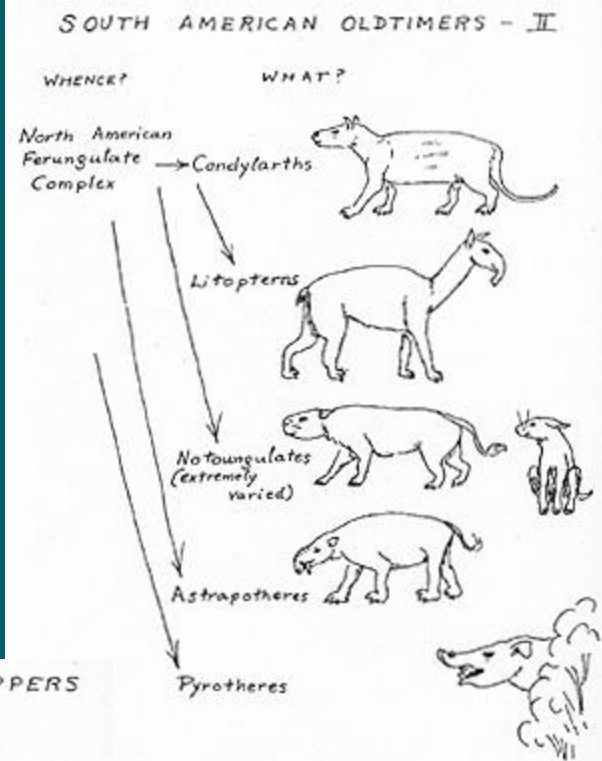
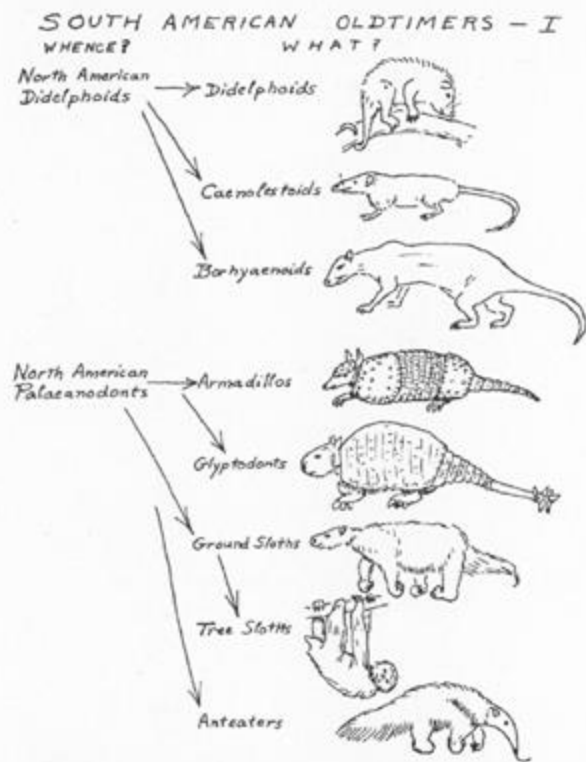


Adaptive Landscape

## ALLOMETRY AS A LINE OF LEAST RESISTANCE







**SOUTH AMERICAN ISLAND-HOPPERS**

WHENCE? WHEN? WHAT?



# History of the Fauna of Latin America

by George Gaylord Simpson (1950)



Anteaters



ISLAND-HOPPERS

## SOUTH AMERICAN OLDTIMERS - II

WHENCE?

WHAT?

North American  
Ferungulate  
Complex

→ Condylarths



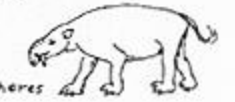
→ Litopterus



→ Notoungulates  
(extremely  
varied)



→ Astrapotheres



→ Pyrotheres



WHENCE?

WHEN?

WHAT?

North American  
advanced  
Cenuroids

Late  
Eocene  
or  
Oligocene



Monkeys

North American  
protragomorphs

Late  
Eocene



Old  
Native  
Rodents  
(highly varied)

North American  
procyonids

Miocene



Procyonids

# History of the Fauna of Latin America

by George Gaylord  
Simpson (1950)