

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO CIÊNCIAS AGRÁRIAS

ISADORA CARDOSO SÃO JOSÉ

LEVANTAMENTO DE CASOS DE COEVOLUÇÃO BIOLÓGICA NO BRASIL

Araras -SP

2024

ISADORA CARDOSO SÃO JOSÉ

LEVANTAMENTO DE CASOS DE COEVOLUÇÃO BIOLÓGICA NO BRASIL

Trabalho de conclusão de curso apresentado à
Universidade Federal de São Carlos, para obtenção do
título de licenciatura em Ciências Biológicas.

Orientadora: Valéria Forni Martini

Araras -SP

2024

Resumo

A coevolução é o processo evolutivo em que duas ou mais espécies exercem pressões evolutivas mútuas, fenômeno que tem despertado a curiosidade de cientistas há séculos. Apesar das discussões contínuas sobre a definição do termo, quando e como a coevolução ocorre, alguns estudos fornecem indícios desse processo. O objetivo desta pesquisa foi realizar um levantamento de casos de coevolução biológica no Brasil. Especificamente, destacamos as interações interespecíficas, os grupos taxonômicos, os locais, e se há interesse comercial nos casos de coevolução encontrados. Para isso, realizamos um levantamento de artigos científicos na plataforma Periódicos CAPES. Encontramos 11 artigos, dos quais oito eram sobre parasitismo, três sobre mutualismo e um sobre herbivoria. Os resultados desta pesquisa destacam a falta de estudos sobre a coevolução no Brasil, o que pode ter consequências significativas para a conservação da biodiversidade. Sugerimos uma maior investigação nesse campo, com o propósito de preservar espécies, educar a sociedade e até mesmo atender a interesses econômicos.

Palavras-chave: Coadaptação; Evolução; Filogenia; Interações ecológicas; Seleção natural.

Agradecimentos

Aos amigos e familiares,

Primeiramente as minhas amigas, que diariamente por centenas de vezes não me deixaram desistir e tornaram a experiência da graduação mais leve e divertida, amizades das quais levarei no coração para sempre.

A minha mãe e minha avó, meu alicerce, a razão de tudo, quem sempre me deu todo o apoio e nunca sequer duvidou de minhas capacidades, tendo plena certeza de que faria um bom trabalho.

Ao meu noivo, que me deu amparo emocional em todos os momentos difíceis, transmitindo a mim sempre positividade e esperança.

“Nada na biologia faz sentido exceto à luz da evolução”

(Theodosius Dobzhansky)

Sumário

Introdução	7
1. A coevolução para Douglas J. Futuyma e Mark Ridley	8
2. A hipótese da Rainha Vermelha e a “corrida armamentista” das espécies	10
3. Interação parasita-hospedeiro, e a experimentação da coevolução	12
4. A coevolução entre espécies brasileiras	13
Objetivo	14
Material e métodos	14
Resultados	15
Parasitismo	16
Herbivoria	18
Mutualismo	19
Discussão	20
Referências Bibliográficas	22

Introdução

As características das populações de indivíduos de espécies diferentes que mostram uma alteração na frequência alélica, devido a interação contínua e específica com determinados fatores despertam a curiosidade dos cientistas há muito tempo, como as características da mariposa de Darwin (*Xantophan praedicta*) e da orquídea endêmica de Madagascar (*Angraecum sesquipedale*). Em 1862, Darwin recebeu de presente um exemplar da orquídea, a qual possuía uma característica distinta das outras espécies que já havia observado: o canal nectário media 30 cm. Logo, Darwin perspicazmente supôs que o canal teria evoluído dessa forma porque haveria um inseto com características especializadas à polinização dessa espécie de orquídea. Muito tempo depois de sua morte, sua previsão foi reforçada por Alfred Russel Wallace e confirmada por pesquisadores em 1992, em um registro histórico fotográfico da mariposa *X. praedicta* se alimentando da orquídea (Willkens, 2023). Logo, imagina-se que o aparelho bucal da mariposa teria evoluído como resposta à interação com a orquídea e a orquídea teria especializado seu nectário ao aparelho bucal da mariposa.

O processo evolutivo no qual uma espécie exerce pressão evolutiva sobre a outra e vice-versa é chamado de coevolução, que é regida pela seleção natural. Apesar da teoria da evolução por meio da seleção natural descrita por Darwin ser consenso mundial entre os cientistas, o entendimento de muitos dos padrões de radiação que regem a evolução apresenta disparidades entre biólogos evolutivos, sendo um deles a coevolução (Futuyma e Slatkin, 1986).

O termo “coevolução” foi utilizado pela primeira vez por Ehrlich e Raven (1964) em um estudo que examinou as recíprocas influências evolutivas entre plantas e borboletas devido à interação entre as espécies. Os autores listaram os alcaloides produzidos por plantas que fazem parte da dieta de algumas espécies de borboletas na fase de lagarta. Os alcaloides são defesas químicas contra herbivoria e os herbívoros que possuem resistência a esses bioquímicos são pragas em potencial. Cada grupo de borboletas pode se alimentar de um grupo de plantas que produz o mesmo alcaloide (as plantas não são necessariamente relacionadas filogeneticamente), sendo a capacidade das borboletas de se alimentar determinada por seu mecanismo de desintoxicação. A pressão de seleção exercida pelas borboletas sobre as plantas favorece defesas contra herbivoria mais eficazes; por outro lado, a pressão de seleção exercida pelas plantas sobre as borboletas favorece mecanismos de desintoxicação mais eficazes. A interação de uma espécie de borboleta com uma nova espécie de planta ocasiona ajustes metabólicos evolutivos na borboleta, fazendo com que

haja uma exclusividade alimentar na planta e ineficiência em outras fontes de energia. Quando plantas produzem diferentes substâncias secundárias favorece a especialização, aumentando a vantagem em relação a outros competidores. Os resultados são um indício da coevolução, ou seja, uma espécie ou grupo de espécies teria influenciado evolutivamente a outra espécie ou grupo de espécies e vice-versa (Ehrlich & Raven, 1964).

O estudo de Ehrlich e Raven (1964) teve grande importância para o surgimento de novos estudos sobre coevolução nas décadas seguintes. É importante mencionar que, embora tenham sido evidenciados indícios que sugerem a ocorrência da coevolução, Ehrlich e Raven (1964) não definem de fato o termo no estudo. No artigo publicado por Janzen (1990), é relatado a insatisfação do autor sobre a ampla utilização do termo coevolução de forma imprecisa por pesquisadores, após a publicação de Ehrlich e Raven (1964). Cita:

“Acredito que a falta de uma definição original de "coevolução", a inaplicabilidade do exemplo escolhido pelos defensores originais do uso do termo, e a natureza obviamente comum dos eventos coevolutivos na história das interações planta-animal levaram a usos enganosos do termo no pensamento e nos estudos evolutivos contemporâneos.”

Assim, Janzen (1990) destacou a importância de demonstrar adaptações em ambas as espécies resultantes da seleção recíproca antes de atribuir um padrão à coevolução, essa definição de coevolução, baseada em resultados evolutivos, é valiosa para identificar adaptações coevoluídas.

1. A coevolução para Douglas J. Futuyma e Mark Ridley

Dois destacados biólogos evolutivos que exploram o tema da coevolução em seus livros didáticos são Mark Ridley e Douglas J. Futuyma. Ambos definem o termo coevolução de forma similar. Futuyma (1998, p. 540) diz que “A mudança genética recíproca em espécies interativas devido à seleção natural imposta por cada uma sobre a outra é coevolução no sentido estrito” e “A coevolução pode assumir muitas formas e inclui vários conceitos”; Ridley (2006, p. 633) diz que “A coevolução ocorre quando duas ou mais espécies influenciam as evoluções umas das outras. Ela é invocada frequentemente para explicar a coadaptação entre espécies [...]”. Ridley (2006) defende que precisamos atender dois critérios para demonstrar a ocorrência de coevolução: (1) mudanças que ocorrem juntas

nas mesmas linhagens evolutivas e (2) filogenias espelhadas ou cofilogenias, que são filogenias de grupos distintos que apresentam um padrão similar de ramificação. Futuyma (1998) chama (1) de coevolução específica e (2) de coevolução associativa. Os dois autores chamam atenção para o fato de que filogenias espelhadas podem resultar de coevolução, mas também de coespeciação.

Como exemplo, temos as formigas *Formica fusca* que se alimentam de um líquido presente no órgão de Newcomer das larvas da borboleta *Glaucopsyche lygdamus*, como descrito por Janzen (1980). Por meio de experimentos, Pierce e Mead (1981) sugeriram que as lagartas ganham proteção das formigas contra vespas parasitas. Esse exemplo pode parecer um caso de coevolução, mas, segundo Ridley (2006, p. 635), “Os ancestrais de *Glaucopsyche lygdamus* poderiam ter modificado seus órgãos de Newcomer por algum outro motivo que não alimentar a *Formica*, e as formigas ter desenvolvido padrões de comportamento anti-vespas por motivo diferente do de defender lagartas”. Ou seja, para determinarmos que é coevolução, “é preciso demonstrar que duas formas estão coadaptadas agora, mas também que seus ancestrais evoluíram juntos, exercendo forças seletivas um sobre o outro” (Ridley, 2006, p. 636). Então, temos que as espécies de lagartas e formigas possuem coadaptações, mas não necessariamente essas coadaptações são resultado da coevolução e a constatação de duas espécies coadaptadas não define se ocorreu coevolução no grupo todo. Segundo Janzen (1980), *F. fusca* e *G. lygdamus* podem ter evoluído de forma independente e, em determinado momento, suas características se tornaram vantajosas na interação entre as espécies, podendo ser consequência, nesse caso, de coespeciação.

Coespeciação é definido por Futuyma (1998, p. 541) como “a especiação correlacionada de duas linhagens associadas”; “pode ocorrer [...] ao isolamento contemporâneo e à divergência genética de cada uma de duas espécies interativas, sem que sua interação tenha um papel causal”. Para compreender melhor o conceito de coespeciação, podemos utilizar o exemplo proposto pelo Instituto de Biociências da USP, dos *gophers* (roedores da América do Norte) e seus piolhos parasitas. Quando os *gophers* acasalam, piolhos de um parceiro podem passar para o outro parceiro e vice-versa, permitindo, assim, o fluxo gênico entre populações de piolhos. Se houver uma separação entre grupos de *gophers*, não ocorre mais fluxo gênico entre as duas novas populações de *gophers* e seus piolhos. Assim, a separação resulta no surgimento de duas novas espécies de *gophers* e duas novas espécies de piolhos. Então, observa-se filogenias espelhadas do parasita e do hospedeiro, mas sem que tenha ocorrido coevolução.

De forma geral, as maiores disparidades encontradas entre os autores Futuyma e Ridley são: Futuyma dá mais enfoque na ecologia evolutiva, traçando trajetórias evolutivas por meio da interação entre as espécies; sua abordagem na perspectiva da genética populacional tende a ser mais detalhada, e suas contribuições exploram as interações entre plantas e herbívoros. Já Ridley se concentra mais nos princípios teóricos fundamentais da coevolução, demonstrando padrões de interação e coadaptação entre espécies. No que diz respeito à genética populacional, Ridley destaca aspectos teóricos e padrões observados na coevolução de forma menos específica. Suas contribuições exploram mais a relação parasita-hospedeiro.

2. A hipótese da Rainha Vermelha e a “corrida armamentista” das espécies

A hipótese da Rainha Vermelha proposta por Van Valen (1973) sugere que, em um ambiente em constante mudança, espécies evoluem constantemente, mesmo que mantenham sua posição relativa a outras espécies. É uma hipótese puramente darwiniana que descreve a luta pela sobrevivência; sugere que a competição entre espécies impulsiona a evolução contínua, levando a um possível equilíbrio dinâmico, onde a evolução de uma espécie inevitavelmente provoca uma resposta adaptativa correspondente em outra espécie, e propõe que a constante deterioração do ambiente pode fazer com que a taxa de extinção de uma das espécies seja constante. Segundo Biazoli et al. (s.d), podemos encarar a hipótese da Rainha Vermelha como um jogo de soma zero:

“Cada aperfeiçoamento na capacidade de uma espécie de se apropriar dos recursos energéticos (adaptação) significa uma diminuição na energia total disponível para uso das outras espécies que compartilham daquele espaço ecológico, o que, obviamente, exigirá uma resposta adaptativa por parte dessas espécies”

O termo “Rainha Vermelha” é inspirado em uma passagem do livro “Alice através do espelho”, na qual a personagem Alice se sente cansada por correr e permanecer no mesmo lugar, até que a Rainha a adverte: “Alice, aqui, como você vê, precisamos estar sempre correndo para ficar no mesmo lugar”. Essa passagem enuncia nitidamente o mecanismo descrito, no qual as espécies estão constantemente evoluindo e se adaptando de forma a manter sua posição em um ambiente no qual há interações antagônicas (Biazoli et al., s.d.).

A "corrida armamentista" evolutiva, termo também utilizado por pesquisadores, descreve um dos caminhos que a coevolução pode tomar, sendo descrita por Vermeij (1987) como uma consequência a longo prazo da hipótese da “escalada evolutiva”, na qual as espécies se tornariam mais “perigosas” ao longo do tempo.

Um exemplo da “corrida armamentista” foi descrito anteriormente para borboletas e plantas. Outro exemplo é a interação entre o mixoma vírus e seu hospedeiro, o coelho europeu (*Oryctolagus cuniculus*). É intuitivo pensar que um vírus com alta virulência, ou seja, alta capacidade de matar seu hospedeiro, possui menor probabilidade de transmitir seus genes às novas gerações, pois seu hospedeiro morre de forma mais rápida. De fato, em pesquisas realizadas na Austrália, onde o mixoma vírus foi introduzido propositalmente para controlar a superpopulação de coelhos, Fenner e Chapple (1962) mostraram que, se uma geração de vírus leva mais tempo para parasitar as células de seus hospedeiros, ao longo do tempo evolutivo, os hospedeiros desenvolvem algum tipo de resistência ao vírus, reduzindo sua virulência e diminuindo a probabilidade do vírus em passar seus genes adiante.

O interesse na pesquisa e experimentação da hipótese da Rainha vermelha, assim como em novas experimentações, é importante, segundo Brockhurst e Koskella (2013):

“Esses experimentos apresentam novas questões, revelando novas facetas do processo coevolutivo não capturadas pela teoria atual, enquanto também fornece os primeiros testes empíricos de ideias coevolucionárias, incluindo a influente hipótese da Rainha Vermelha”

Testes recentes com os microrganismos *Caenorhabditis elegans* (hospedeiro) e *Bacillus thuringiensis* (parasita) compararam taxas evolutivas quando há interação e quando não há interação entre as espécies. Quando co-cultivadas, ou seja, com interação, ambas espécies exibiram mudanças moleculares evolutivas, analisadas por microsatélites e ressequenciamento agrupado de genoma Brockhurst & Koskella (2013). Estudos como esse, nos quais se consegue observar processos de adaptação recíproca de forma rápida, suportam fervorosamente a hipótese da Rainha Vermelha e também a “corrida armamentista” entre as espécies, fomentando ainda mais os estudos sobre a coevolução.

3. Interação parasita-hospedeiro

Do ponto de vista intuitivo, pode-se presumir que o estudo da coevolução entre parasitas e hospedeiros seja mais facilmente abordado, como mencionado por Ridley (2006, p. 644): “Eles podem ter relações específicas e estreitas, sendo fácil imaginar como uma mudança em parasita, que melhore sua capacidade de penetrar no hospedeiro, irá provocar, reciprocamente, a seleção para uma mudança no hospedeiro”. Porém, segundo Gaba (2009):

[...] “Estudar a coevolução entre hospedeiro e parasita é difícil, pois uma mudança em um antagonista pode ser rapidamente contraposta pelo outro antagonista. Acompanhar a evolução de ambas as espécies ao longo do tempo requer estudos multigeracionais, o que muitas vezes não é possível. Portanto, muitos estudos empíricos têm se concentrado na análise de padrões espaciais de interações entre hospedeiro e parasita, em vez de padrões temporais”.

Entretanto, o avanço no entendimento dos padrões coevolutivos entre espécies antagonistas tem sido significativo nas últimas décadas, impulsionado por experimentos conduzidos em laboratório que investigam diretamente processos coevolutivos, fornecendo novos testes, incluindo até mesmo para a hipótese da Rainha Vermelha (Brockhurst *et al*, 2013). Para aprimorar as antigas técnicas de observação em campo, os cientistas trouxeram espécies de microrganismos para serem analisadas em laboratório, onde o ambiente pode ser controlado com mais precisão. Essas técnicas, descritas como experimentos de deslocamento temporal, são usadas para evidenciar respostas coevolutivas, especialmente em espécies antagonistas (Gaba, 2009). Essa abordagem mais refinada permite que uma espécie evolua enquanto a outra seja mantida em estase evolutiva, substituindo regularmente toda a sua população por indivíduos do genótipo ancestral. Brockhurst *et al.* (2013) mostraram que o genoma do vírus bacteriófago F2 evoluiu duas vezes mais rápido quando coevoluiu com *Pseudomonas fluorescens* do que contra um genótipo fixo da bactéria.

Estudos mais recentes demonstram a importância de mais atenção acerca da relação antagonista entre parasitas e hospedeiros no combate a pandemias, como exemplo a que ocorreu em meados de 2020 pelo vírus da COVID-19. Liang *et al* (2021) sugeriram em seu estudo que o coronavírus e o paramyxovirus, duas espécies zoonóticas, e suas espécies hospedeiras de morcegos tenham coevoluído, visto que a relação entre essas espécies é relativamente espécie-específica. Sequências nucleotídicas do gene do citocromo B (cytB)

de 61 espécies de morcegos, do gene da RNA polimerase dependente de RNA (RdRp) de 60 cepas de coronavírus e do gene da grande RNA polimerase (L) de 36 cepas de paramixovírus, aliadas às árvores cofilogenéticas mostraram que ambas as espécies de vírus coevoluíram com seus hospedeiros. Entender os padrões que regem a coevolução entre essas espécies como este estudo nos permite uma melhor compreensão da relação entre parasitas e hospedeiros, e a prevenção de possíveis epidemias e pandemias.

4. A coevolução entre espécies brasileiras

O Brasil é um território de clima tropical com extraordinária biodiversidade, impulsionada por fatores como clima, bacias hidrográficas e uma notável taxa de endemismo (Sawyer, 2018), principalmente tratando-se das florestas tropicais úmidas como cita Ricklefs (1996): “As altas temperaturas e chuvas abundantes em muitas partes dos trópicos suportam os altos níveis de produção biológica e diversidade de vida no solo.” Logo, podemos imaginar que devido à alta densidade populacional, ambientes tropicais como o Brasil tornam-se extremamente competitivos, aumentando a pressão seletiva exercida por outras espécies, fazendo com que virem grandes focos de processos evolutivos, um deles a coevolução.

A alta taxa de endemismo no Brasil torna-se um fator muito importante quando se fala sobre a coevolução de espécies. Cita Ricklefs (1996): “As espécies que estão limitadas a pequenas áreas são chamadas endêmicas, e as regiões com grandes números de espécies endêmicas são ditas possuir um alto nível de endemismo”. Logo, pode-se pensar que espécies únicas também devem ter relações únicas, assim como maiores chances de processos evolutivos envolvidos.

Infelizmente, muitas espécies do Brasil certamente foram extintas sem mesmo antes de conhecê-las, os biomas e a grande diversidade presente neles estão se reduzindo a espaços mínimos, não bastando a proteção de espécies específicas, mas sim de seus ambientes naturais, e a esta grande variedade de fitofisionomias presente em nosso país, se atribui uma imensa biodiversidade de famílias, gêneros e espécies que evoluíram ali ao longo do tempo.(Coutinho, 2016)

De maneira geral, uma maior exploração de pesquisas coevolutivas no Brasil só tende a gerar benefícios significativos, e amplas possibilidades de estudos e descobertas que, quando exploradas, podem desempenhar um papel crucial na educação ambiental, sendo valiosas para a conscientização da população em escolas, universidades e outras instituições

de ensino. Para a comunidade acadêmica, esses estudos são fundamentais para a conservação de espécies e também apresentam relevância para interesses comerciais, como a agricultura e a medicina.

Objetivo

O objetivo desta pesquisa foi realizar um levantamento bibliográfico de casos de coevolução biológica no Brasil. Especificamente, destacamos as interações interespecíficas, os grupos taxonômicos, se as espécies são nativas ou exóticas, os locais, e se há interesse comercial nos casos de coevolução encontrados.

Material e métodos

Este trabalho tem cunho qualitativo de caráter exploratório-descritivo e foi realizado em três etapas, como as descritas por Bardin (1977): pré-análise, exploração do material e tratamento dos resultados, inferência e interpretação. Para a primeira etapa iniciada no mês de junho de 2023, já sabendo da problemática existente da escassez de exemplos coevolutivos na bibliografia brasileira, alguns critérios foram empregados para que fosse possível atingir maior êxito nas pesquisas. Primeiro pensamos em buscar artigos internacionais que falem de coevolução e que possuam alguma espécie nativa brasileira envolvida, ou segundo, que pelo menos houvesse 1 ou mais autores brasileiros envolvidos no trabalho. Não foi definido como prioridade que fossem estudos realizados em solo brasileiro, justamente para que tivéssemos uma gama maior de estudos encontrados. Utilizamos artigos científicos disponíveis nas plataformas Periódicos CAPES, a qual contém Web of Science, Scielo, Google Acadêmico e Scopus, entre outras. Para a busca dos artigos, empregamos os termos "coevol*" e "Braz?il" na barra de pesquisa avançada. Nota-se que o asterisco representa a possível variação do sufixo e o ponto de interrogação, a variação da palavra "Brasil" ou "Brazil", foram encontrados e lidos em média 20 artigos, dos quais 11 foram selecionados de acordo com os critérios de seleção empregados.

Na segunda etapa, os artigos foram selecionados e organizados em pastas de acordo com a interação entre as espécies envolvidas: parasitismo, herbivoria e mutualismo, foram 7 artigos da relação de parasitismo, 1 de herbivoria e 3 de mutualismo. Depois montamos uma

planilha, organizando os artigos com o objetivo de analisar outras características importantes: se os autores são brasileiros; se as espécies estudadas são brasileiras; o grupo de espécies que estão interagindo; o tipo de interação que elas têm; o local em que o estudo foi realizado e o possível interesse comercial existente em cada pesquisa.

E para a terceira etapa e última, em julho de 2024, após a extração e interpretação desses dados, foi possível apontar quais estudos foram promissores e indicadores de processos coevolutivos, os interesses comerciais de cada trabalho, quais as espécies envolvidas e as interações envolvidas entre elas, de modo a atingir o objetivo estabelecido nesta pesquisa.

Resultados

Encontramos 11 artigos (Tabela 1). A seguir, apresentamos resumidamente os casos de coevolução relatados no Brasil, separados por tipo de interação interespecífica.

Tabela 1: Informações obtidas nos artigos sobre coevolução no Brasil

Autores	Autor brasileiro?	Spp. brasileiras?	Grupo	Interação	Local/País	Interesse comercial
Blanquart et al.	Parcialmente	Não	Alga/protozoário	Parasitismo	Br/Uk/Fr/Cl	Ambiental
Borghesan et al.	Parcialmente	Parcialmente	Protozoário/mosca	Parasitismo	Br/Mad/Co/Ve/Za	Médico/Ambiental.
Carvalho et al.	Sim	Não	Fungo/anfíbio	Parasitismo	Br/Eua	Ambiental./Científico
Castanhêde et al.	Sim	Parcialmente	Protozoário/humano	Parasitismo	Brasil	Médico/Ambiental
De-Lima et al.	Sim	Sim	Lagarto	Mutualismo	Brasil	Ambiental
Fine et al.	Parcialmente	Sim	Inseto/planta	Herbivoria	Br/ Eua	Agrônomo/Ambiental
Lobo et al.	Sim	Parcialmente	Vírus/humano	Parasitismo	Brasil	Médico/Ambiental
Ruiz et al.	Sim	Parcialmente	Bactéria/humano	Parasitismo	Brasil	Médico/Científico
SHIH-YEN	Parcialmente	Parcialmente	Vírus/humano	Parasitismo	Br/Sin/De	Médico/Ambiental
Wittman et al.	Sim	Sim	Abelha/flor	Mutualismo	Brasil	Agrônomo/Ambiental
Yoshizawa et al.	Parcialmente	Não	Inseto	Mutualismo	Jp/Br/Se	Ambiental

O termo “parcialmente” utilizado na tabela 1 demonstra que parte dos autores ou espécies são brasileiras. As siglas de cada país correspondem: Br: Brasil; Uk: Reino Unido; Fr: França; Cl: Chile; Mad:Madagascar; Co: Colômbia; Ve: Venezuela; Za: África do Sul; Eua: Estados Unidos da América; Sin: Singapura; De: Alemanha; Jp: Japão; Se: Suécia.

Parasitismo

Neste trabalho damos o enfoque para relações parasíticas onde não necessariamente há doenças parasíticas envolvidas, utilizando a definição de Ferreira (1973) que “parasitos são todos os seres que encontram em outros seu nicho ecológico”, encaramos a relação por uma perspectiva evolutiva, onde esta dependência leva a expressões diversas em determinadas situações onde nem sempre existe a nocividade (Ferreira, 2012).

Cantanhêde et al. (2021) analisaram a interação entre protozoários parasitas do gênero *Leishmania*, causadores da leishmaniose, e seus parasitas endossimbiontes, vírus e partículas semelhantes a vírus. Examinando os genomas das espécies de *Leishmania*, observou-se indícios de um processo coevolutivo com os endossimbiontes. Os vírus *Leishmania* RNA (LRV) e *Leishbunyavirus* (LBV) foram os mais reportados e as diferenças em seus genomas indicam evidências sólidas de que os endossimbiontes que infectam *Leishmania* spp. podem aumentar a capacidade de sobrevivência do protozoário tanto em humanos quanto em infecções experimentais, utilizando mecanismos altamente complexos e especializados. As variações genômicas examinadas refletem as diferenças entre as espécies do protozoário e de seu simbionte, indicando o processo coevolutivo.

Carvalho et al. (2024) analisaram fungos patogênicos generalistas *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd) que afetam uma vasta quantidade de espécies de anfíbios ao redor do mundo, inclusive no Brasil, avaliando se há possíveis indícios de coevolução entre Bd e seus numerosos hospedeiros. A forma como esse fungo atinge a população de anfíbios varia, assim como a possibilidade de indícios coevolutivos. Se tratando de um fungo generalista, o Bd consegue afetar seus hospedeiros de acordo com as suas características locais e isso depende do modo como essas espécies se alimentam, como seus genótipos se manifestam e as condições adaptativas de cada espécie hospedeira. Essa diversidade de fatores influencia a interação parasita-hospedeiro de maneiras distintas. Pesquisas recentes sugerem que os genótipos de Bd exibem preferências por hospedeiros específicos e que alguns hospedeiros estão passando por evolução à medida que as populações se recuperam de surtos de Bd.

Borghesan et al. (2018) mostraram em seu estudo a diversidade genética de tripanossomatídeos do gênero *Agomonas* que estão associados com *Caliiphoridae* spp. (moscas varejeiras) das regiões neotropicais e afrotropicais. Das 3.900 espécies de moscas analisadas, 31% abrigam os tripanossomatídeos e, através de análises filogenéticas dos hospedeiros e dos parasitas, foi possível observar muitas congruências, corroborando sua co-divergência e indicando a possibilidade de um processo coevolutivo.

Lobo et al. (2009) analisaram os padrões filogenéticos de vírus de RNA da família *Flaviridae* que infectam mamíferos e aves, assim como invertebrados (mosquitos e carrapatos). Esses grupos de hospedeiros são bastante diferentes e separados por um longo período evolutivo, o que sugere que eles desenvolveram mecanismos antivirais específicos em suas linhagens. Em busca de encontrar semelhanças entre organismos distintos, foram feitas análises dos padrões dos dinucleotídeos e códons das espécies de hospedeiros e parasitas. Os resultados sugerem que os genomas dos vertebrados e mosquitos estão sob pressões evolutivas específicas em suas linhagens e que os vírus *Flaviviridae* que os infectam são moldados pelas mesmas pressões, evidenciando possíveis processos coevolutivos específicos entre os vírus e seus hospedeiros.

No estudo de Shen *et al.* (1991), foram analisadas as variantes moleculares do papilomavírus humano tipo 16 (HPV-16) de quatro países em continentes distintos: Singapura, Tanzânia, Brasil e Alemanha. O objetivo foi demonstrar a coevolução desse parasita com a espécie humana, justificando sua disseminação global. Utilizando a reação em cadeia da polimerase (PCR), foram amplificados, clonados e sequenciados segmentos genômicos de 118 amostras de HPV-16 obtidas em diferentes localizações corporais. A análise revelou 38 variantes, diferenciadas por uma ou várias mutações pontuais. Embora algumas variantes de Singapura e Alemanha fossem idênticas, as árvores filogenéticas formaram ramos únicos e mostraram semelhanças com as variantes da Tanzânia. No Brasil, observou-se a maior disparidade, com as variantes se dividindo claramente em dois ramos distintos. Os dados indicam que o HPV-16 evoluiu separadamente por um longo período na África e na Eurásia. Representantes de ambos os ramos podem ter sido introduzidos no Brasil por meio da imigração colonial passada.

Por meio de experimentos de inoculação cruzada, o estudo de Blanquart *et al.* (2016) buscou a presença de processos coevolutivos entre o dinoflagelado tóxico *Alexandrium minutum* e duas espécies de endoparasitas naturais (*Plasmodiophora infectans* e *Parvilucifera rostrata*). Os parasitas fazem o controle populacional do dinoflagelado tóxico durante proliferações algais transitórias. A abundância desses endoparasitas identificada em um dos dois estuários fluviais analisados em épocas de proliferação associa-se a redução de *A. minutum*. Foram encontradas variações genéticas de infecção nas duas espécies de parasitas e de resistência no hospedeiro, e, em um dos estuários analisados, encontrou-se grande variabilidade genética em ambas as espécies de parasitas. O estudo sugere que há suspeitas de coevolução entre hospedeiro e seu parasita, visto que os dois parasitas estão adaptados ao hospedeiro, assim como proposto na hipótese da Rainha Vermelha.

A microbiota oral desempenha um papel fundamental na saúde humana, tanto de forma benéfica quanto prejudicial. De acordo com Ruiz et al. (2023), esses microrganismos mantêm uma interação simbiótica com seus hospedeiros, o que pode ilustrar a hipótese da Rainha Vermelha, visto que em certas situações essa relação pode evoluir para o parasitismo. A dificuldade de acesso à saúde bucal entre as populações indígenas as torna mais suscetíveis a doenças bucais, especialmente as populações com uma dieta rica em açúcares. O estudo aponta que a invisibilização das comunidades indígenas, a negligência à sua saúde e a possível coevolução dos microrganismos presentes na microbiota oral humana também são fatores contribuintes para que haja mais mortes nessas comunidades e em países de baixo desenvolvimento.

Herbivoria

O tópico herbivoria foi destacado pensando na importância dada a esta interação na área da coevolução principalmente em estudos internacionais, já que os insetos que existem hoje e as plantas das quais se alimentam são resultado de um processo coevolutivo que ocorre há pelo menos 400 milhões de anos (Labandeira, 2013). As interações que ocorrem entre essas espécies, são complexas e estreitas, onde os insetos sempre estão em busca de maximizar sua aptidão em localizar plantas adequadas e inadequadas, e as plantas, sob pressão seletiva aprimorando defesas químicas contra os insetos (Bruce, 2014).

Fine et al. (2023) analisaram a interação entre as árvores do gênero *Protium* (Burseraceae) e seus herbívoros em duas localidades na Amazônia. Embora as espécies de herbívoros tenham sido dominadas por insetos das ordens Hemiptera, Coleoptera e Lepidoptera em ambos os locais, houve uma substituição quase completa na composição das espécies de herbívoros. Assim, cada espécie de planta apresentou uma assembleia de herbívoros diferente em cada local. Apesar disso, os metabólitos secundários encontrados dentro de uma espécie de *Protium* foram semelhantes entre os dois locais e não foi encontrada evidência de que as plantas em diferentes localidades expressassem defesas químicas adaptadas localmente. Logo, não podemos dizer com absoluta certeza que se trata de um exemplo de coevolução, mas o estudo concluiu um fator importante na relação planta-herbívoro: as plantas com maior riqueza química possuem um número menor de espécies de herbívoros em ambas as localidades analisadas, ou seja, uma alta diversidade química significa uma estratégia eficiente de *Protium* contra ataque de herbívoros.

Mutualismo

Até a teoria mais antiga conhecida sobre o mutualismo fala sobre o “balanço da natureza”, e é conhecida muito antes de possuir um nome, como cita Bronstein (2006): “É a ideia de que forças naturais previnem espécies de se tornarem muito abundantes ou serem extintas”. Essa relação também foi muito explorada por Darwin (1859) em seus estudos, onde até mesmo põe em evidência a possibilidade da coevolução, como “modificações evolutivas recíprocas de traços”. Consideramos nesse trabalho o mutualismo em sua ampla definição, dando destaque às relações intraespecíficas encontradas.

No estudo de Wittmann *et al.* (1990), foi analisado o comportamento reprodutivo da espécie de abelha *Cullonychium petuniae* em relação a três espécies simpátricas de *Petunia* com flores roxas da região sul do Brasil. As fêmeas da abelha são forrageiras especializadas, enquanto os machos patrulham as flores em busca de parceiras, sendo que a cópula acontece exclusivamente nas flores de petúnia. Tanto machos quanto fêmeas transferem pólen indiscriminadamente entre as espécies simpátricas de petúnia com flores roxas, o que sugere a ocorrência de espécies híbridas de petúnia. Mas, o estudo nos mostra que tais espécies mantêm sua integridade genética e/ou fisiológica por mecanismos que precisariam de maior investigação. A possível barreira de hibridização entre as espécies com flores roxas e espécies com flores de outras cores aparentemente ocorre pela preferência de outras espécies polinizadoras, como mariposas. Podemos destacar um possível processo coevolutivo no comportamento reprodutivo associado às petúnias com flores roxas, com declínio ou aumento da população das abelhas *C. petuniae* intimamente relacionado à época de floração das espécies de petúnia. Porém, para que de fato se prove como um processo de coevolução, é preciso maior investigação sobre a relação entre as espécies.

No estudo de Yoshizawa *et al.* (2018), pela primeira vez foi realizada a análise filogenética de insetos Psocodea: Prionoglarididae encontrados em cavernas. Tais insetos possuem características consideradas raras: a existência de órgãos semelhantes a pênis feminino e vagina masculino. Foram analisados os padrões evolutivos dos psocídeos da tribo Sensibillini (*Afrotroglia*, *Neotroglia* e *Sensibilla*) e notou-se que *Afrotroglia* e *Neotroglia* não formam um grupo monofilético e que a origem dos seus órgãos reprodutivos parece ser diferente. Essa variação sugere que possa haver um processo coevolutivo envolvido, no qual de forma secundária as genitálias masculinas sofreram algumas alterações, associadas ao comportamento sexual. A presença de predadores e a alta competição intraespecífica pode reduzir a taxa de cópula, aumentando a pressão seletiva, favorecendo características sexuais

específicas e reduzindo outras. Apesar do estudo apontar essas diferenças, o resultado ainda é inconclusivo até o momento, mas sugere processos coevolutivos.

De-Lima et al. (2019), assim como no estudo anterior, analisaram a variação das genitálias de lagartos neotropicais *Tropidurus torquatus*, a qual sugere que comportamentos sexuais levaram a processos evolutivos subjacentes, sendo a coevolução uma das hipóteses. Por meio de estudos de padrões alométricos (i.e., quando diferentes partes do corpo crescem em proporções diferentes conforme o organismo se desenvolve), pôde-se preencher algumas lacunas sobre o que se sabe acerca da coevolução entre as genitálias femininas e masculinas. Foram investigadas a morfologia genital masculina em diferentes fases de desenvolvimento dos lagartos e as características da genitália feminina, comparando-as. Os resultados indicam que pode haver dois tipos de mecanismos não exclusivos envolvidos no padrão alométrico encontrado nas análises dos lobos hemipeniais: a escolha críptica feminina e a coevolução genital. Esses mecanismos fariam com que houvesse mudanças morfológicas dentro da mesma espécie, podendo até mesmo gerar especiação. Colocando em evidência as pressões evolutivas dentro da mesma espécie, o estudo pôde sugerir o fenômeno como um possível processo de coevolução.

Discussão

O objetivo deste trabalho foi realizar um levantamento bibliográfico de casos de coevolução no Brasil. Foram encontrados 11 artigos, indicando a escassez de pesquisas dedicadas a processos coevolutivos no Brasil. A lacuna deixada pela baixa quantidade de estudos na área em território nacional pode comprometer a compreensão global da biodiversidade e, por conseguinte, afetar estratégias eficazes para a conservação e preservação das espécies em um contexto brasileiro. Como mencionado por Ridley (2006) e Futuyma (1998), o processo de coevolução não é facilmente definido; logo, muitos dos artigos encontrados sugerem o processo coevolutivo, mas não se pode afirmar que de fato ele ocorre.

Dos 11 artigos encontrados, oito deles analisam a relação de parasitismo, seguindo a tendência histórica do estudo de coevolução em sistemas parasita-hospedeiro, espécies intimamente relacionadas. Estudos sobre a taxa de virulência, por exemplo, podem nos mostrar o potencial fatal de determinados vírus a determinadas espécies, o que pode ajudar na prevenção de epidemias e pandemias. O grande interesse pela coevolução parasita-

hospedeiro também foi notado em artigos produzidos internacionalmente, mas demos enfoque aos casos brasileiros de coevolução encontrados. A coevolução desempenha um papel fundamental na dinâmica das interações, principalmente entre parasitas, endossimbiontes e seus hospedeiros. Em cada caso, as pressões seletivas mútuas moldam a diversidade genética e promovem adaptações específicas que influenciam a sobrevivência, a virulência e a capacidade de resistência dos organismos envolvidos (Futuyma, 1998). Esse processo coevolutivo foi evidenciado nesta pesquisa em diferentes contextos biológicos, incluindo protozoários, bactérias, fungos, vírus, parasitas e a microbiota humana, destacando a importância da coevolução na compreensão das complexas relações ecológicas e evolutivas. Como cita Muñoz et al. (2024): “A evolução dos patógenos é um dos componentes menos previsíveis do surgimento de doenças, particularmente na natureza”, o que pode contribuir para o combate a epidemias e pandemias como a de COVID-19.

Os três estudos selecionados que abordam as relações mutualísticas enfrentam maiores desafios no que se refere a definir se de fato ocorrem processos coevolutivos. Em Wittmann *et al.* (1990), esse desafio está relacionado à possibilidade de ocorrência de coadaptação, como sugerido por Janzen (1980), e filogenias espelhadas sem interação, como indicadas por Futuyma (1998) e Ridley (2006). Já em Yoshizawa et al. (2018) e De-Lima et al. (2019), o termo “coevolução” não é definido como resultado da interação entre duas ou mais espécies, mas sim da interação entre sexos dentro de uma mesma espécie. Nesses casos, o comportamento sexual de machos e fêmeas atua como pressão seletiva que gera variações morfológicas nas genitálias. Assim, o termo “coevolução” pode se referir a processos diferentes, indicando a necessidade de melhor definição.

O estudo de Yoshizawa também nos traz reflexões sobre a coevolução na relação intraespecífica, pouco explorada por pesquisadores, da mesma forma associada ao comportamento sexual, e o surgimento de genitálias inversas, onde uma pressão externa (predadores) influenciou o comportamento sexual de fêmeas, favorecendo características morfológicas, o que pode ter gerado um processo coevolutivo. Pesquisas como essa indicam outras possíveis maneiras de coevolução e destacam a necessidade de mais investigações científicas sobre o tema já que diversos mecanismos coevolutivos foram identificados nas últimas décadas, mas isso não implica que já conheçamos todos eles.

O artigo encontrado sobre a coevolução planta-herbívoro identificou as variações geográficas existentes entre plantas e insetos em regiões tropicais, bem como a variação nos subprodutos químicos de defesa dessas plantas em diferentes localidades. Os resultados nos sugerem que a análise desses metabólitos pode ter aplicações comerciais, como no controle

de pragas, mas, mais importante, desempenha um papel crucial na conservação das espécies que interagem com essas plantas. A grande diversidade encontrada em áreas geográficas relativamente pequenas ressalta a importância de estudos como esse para compreender e preservar a biodiversidade, nesse caso, da floresta Amazônica (Fine *et al*, 2023).

Observou-se que muitas das espécies analisadas nos artigos não são nativas do Brasil, apesar dos autores brasileiros, foi percebido que pesquisadores brasileiros trabalham com espécies de fora do país ou com espécies nativas que interagem com espécies não nativas. Diante disso, sugerimos a realização de mais estudos coevolutivos focados em espécies nativas do Brasil, com o objetivo de promover sua conservação. O Cerrado, por exemplo, é um dos principais *hotspots* de biodiversidade do planeta, abrigando espécies únicas que oferecem oportunidades valiosas para investigar e compreender as relações ecológicas que as envolvem, e que enfrenta sérios impactos devido à agropecuária e ao desmatamento (Sawyer, 2018).

A escassez encontrada de exemplos coevolutivos brasileiros põe em evidência a necessidade de uma exploração mais aprofundada das interações entre espécies que podem dar origem a processos coevolutivos no território brasileiro. Compreender e investigar esses processos são cruciais não apenas para o avanço do conhecimento científico e acadêmico, mas também para a conservação e preservação das espécies. É importante destacar que as ações humanas sobre uma única espécie geram impactos ao equilíbrio de todo um ecossistema, resultando em mudanças significativas ou até mesmo em danos irreparáveis. Buscamos incentivar a realização de mais pesquisas sobre processos coevolutivos no Brasil, com a intenção de mitigar os impactos dessas ações. Além disso, sugerimos que tais pesquisas também possam atender aos interesses comerciais humanos, como na área da agricultura familiar, ao estudar a relação entre insetos e plantas, ou na medicina, ao investigar a interação entre vírus e hospedeiros, na produção de vacinas e na prevenção de pandemias.

Referências Bibliográficas

ARDITTI, Joseph et al. ‘Good heavens, what insect can suck it?’ – Charles Darwin, *Angraecum sesquipedale* and *Xanthopan morganii praedicta*. **Botanical Journal of the Linnean Society**, Londres, v. 169, p. 403–432, 2012.

BARDIN L. L’Analyse de contenu. Editora: Presses Universitaires de France, 1977

BIAZOLI, Claudinei E. Jr. et al. *A hipótese da rainha vermelha*. São Paulo: Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, [s.d.]. Disponível em: <<https://www.biologia.bio.br/curso/Introdu%C3%A7%C3%A3o%20%C3%A0%20Biologia%20Evolutiva/Hipotese%20da%20Rainha%20Vermelha.pdf>>. Acesso em: 20 nov. 2023.

BLANQUART, F. et al. Evidence for parasite-mediated selection during short-lasting toxic algal blooms. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 283, p. 20161870, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.1870>>. Acesso em: 13 nov. 2023.

BORGHESAN, T. C. et al. Genetic diversity and phylogenetic relationships of coevolving symbiont-harboring insect trypanosomatids, and their Neotropical dispersal by invader African blowflies (Calliphoridae). **Frontiers in Microbiology**, v. 9, p. 131, 2018. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.3389/fmicb.2018.00131>>. Acesso em: 3 dez. 2023.

BROCKHURST A. M; KOSKELLA B. Experimental coevolution of species interactions. **Cell Press. Department of Biology**, University of York, UK. 2013.

BRONSTEIN, J. L.; ALARCÓN, R.; GEBER, M. The evolution of plant–insect mutualisms. **New Phytologist**, v. 172, p. 412-428, 2006. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01864.x>>. Acesso em: 22 ago. 2024.

BRUCE, T. J. A. Interplay between insects and plants: dynamic and complex interactions that have coevolved over millions of years but act in milliseconds. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 2, p. 455-465, fevereiro 2015. Disponível em: <<https://doi.org/10.1093/jxb/eru391>>. Acesso em: 15 ago. 2024.

CANTANHÊDE, M. L. et al. The maze pathway of coevolution: A critical review over *Leishmania* and its endosymbiotic history. **Genes**, v. 12, p. 657, 2021. Disponível em: <<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC8146029/>> Acesso em: 15 jan. 2024

CHAN, et al. Molecular variants of human papillomavirus type 16 from four continents suggest ancient pandemic spread of the virus and its coevolution with humankind. **Journal of Virology**, v. 66, n. 4, p. 2057-2066, 1992.

Coevolução. **Evolução** **101**. Disponível em: <http://ecologia.ib.usp.br/evosite/evo101/VC1hCospeciation.shtml>. Acesso em: 12 dez. 2023.

COUTINHO, Leopoldo Magno. Biomas brasileiros. São Paulo, SP: **Oficina de Textos**, 2016. E-book. Disponível em: <https://plataforma.bvirtual.com.br>. Acesso em: 18 set. 2024.

DE-LIMA, A. K. S. et al. Are hemipenial traits under sexual selection in *Tropidurus* lizards? Hemipenial development, male and female genital morphology, allometry and coevolution in *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae). **PLoS ONE**, v. 14, n. 7, e0219053, 2019. Disponível em: <<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219053>>. Acesso em: 02 fev.2024.

EHRlich, P. R; RAVEN, P. H. Butterflies and plants: A study in coevolution. **Evolution** v. 18, p. 586-608. 15 jun. 1964.

FENNER, F.; CHAPPLE, J. P. *Evolutionary changes in myxoma virus in Britain*. Cambridge: Cambridge University Press, 1964.

FERREIRA, L. F. O fenômeno parasitismo. **Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical**, v. 4, p. 261-277, 1973.

FERREIRA, Luiz Fernando; CHIEFFI, Pedro Paulo; ARAUJO, Adauto. Parasitismo não é doença parasitária. **Norte Ciência**, v. 3, n. 1, p. 200-221, 2012.

FINE, A. V.; PAUL, et al. A test of the Geographic Mosaic Theory of Coevolution: investigating widespread species of Amazonian *Protium* (Burseraceae) trees, their chemical defenses, and their associated herbivore faunas. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 11, p. 1180274, 2023.

FUTUYMA, Douglas J. *Biologia evolutiva*. 3. ed. Universidade Estadual de Nova York, Stony Brook: FUNPEC-Editora, 1998.

GABA, S.; EBERT, D. Time-shift experiments as a tool to study antagonistic coevolution. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 24, n. 4, p. 226–232, 2009. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.11.005>>. Acesso em: 15 fev.2024.

GANDON, S. Host–parasite coevolution and patterns of adaptation across time and space. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 22, p. 1861–1866, 2009. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01598>>. Acesso em: 20 fev. 2024.

ILINSKY, Y. Coevolution of *Drosophila melanogaster* mtDNA and *Wolbachia* genotypes. **PLoS ONE**, v. 8, n. 1, e54373, 2013. Disponível em: <<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054373>>. Acesso em: 03 jun. 2024

JANZEN, H. Daniel. When is it coevolution? **Evolution**, v. 34, n. 3, p. 611-612, 1980.

LABANDEIRA, C. C. A paleobiologic perspective on plant–insect interactions. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 16, p. 414-421, 2013.

LIANG, J.; ZHU, C.; ZHANG, L. Cospeciation of coronavirus and paramyxovirus with their bat hosts in the same geographical areas. **BMC Ecology and Evolution**, v. 21, p. 148, 2021. Disponível em: <<https://doi.org/10.1186/s12862-021-01878-7>>. Acesso em: 03 jul. 2024.

LIMA, T.C.S.; MIOTO, R.C.T. Procedimentos metodológicos na construção do conhecimento científico: a pesquisa bibliográfica. **Revista Katálysis**, Florianópolis, v. 10, p.37-45, 2007.

LOBO, F. P. et al. Virus-host coevolution: Common patterns of nucleotide motif usage in *Flaviviridae* and their hosts. **PLoS ONE**, v. 4, n. 7, e6282, 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006282>. Acesso em: 25 mar. 2024.

MUÑOZ, et al. The coevolutionary mosaic of bat betacoronavirus emergence risk. **Virus Evolution**, v. 10, n. 1, p. 1-11, 2024.

RICKLEFS, R. E. **A economia da natureza**. 3. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1996. p. 405-407.

RIDLEY, Mark. **Evolução**. 3^oed. Department of Zoology, University of Oxford, UK. Editora Artmed. 2006.

SAWYER, D. et al. (Dir.). *Perfil do ecossistema: Hotspot de biodiversidade do Cerrado*. São Paulo: **SuperNova**, 2018. p. 280. ISBN 978-85-93661-15-0. Disponível em: <halshs-02870718>. Acesso em: 04 set. 2024.

VAN VALEN, L. The Red Queen. *The American Naturalist*, v. 111, n. 980, p. 809–810, 1977. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1086/283213>>. Acesso em: 29 ago. 2024.

VERMEIJ, G. J. The evolutionary interaction among species: Selection, escalation, and coevolution. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 25, n. 1, p. 219–236, 1994. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.25.110194>>. Acesso em: 5 mar. 2024.

WILLKENS, Yuri. Como Darwin previu a descoberta de uma espécie de mariposa. *Caranguejo Samurai: Blog de divulgação científica em biologia*, 2021. Disponível em: <<https://caranguejosamurai.wordpress.com/2021/09/10/como-darwin-previu-a-descoberta-de-uma-especie-de-mariposa/>>. Acesso em: 20 out. 2023.

WITTMANN, D. et al. Coevolved reproductive strategies in the oligolectic bee *Callonychium petuniae* (Apoidea, Andrenidae) and three purple-flowered *Petunia* species (Solanaceae) in southern Brazil. **Systematic and Evolutionary Research**, v. 28, p. 157-165, 2001.

YOSHIZAWA, K. et al. Independent origins of female penis and its coevolution with male vagina in cave insects (Psocodea: Prionoglarididae). *Biology Letters*, v. 14, p. 20180533, 2018. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2018.0533>>. Acesso em: 06 abr. 2024.

ZHANG, S. et al. Natural defect of a plant rhabdovirus glycoprotein gene: A case study of virus-plant coevolution. **Phytopathology**, v. 111, n. 1, p. 227–236, 2021.