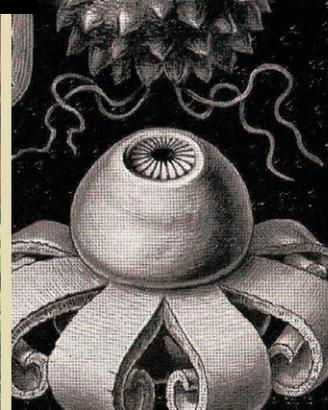
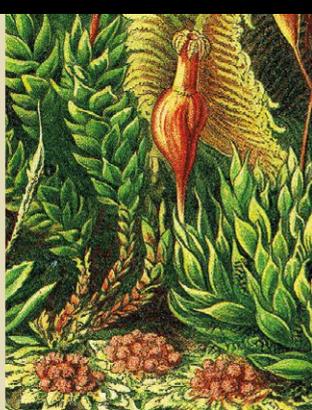


Leonardo Augusto Luvison Araújo
Gilberto Cavalheiro Vieira
(Orgs.)

ENSINO DE BIOLOGIA

Uma perspectiva evolutiva

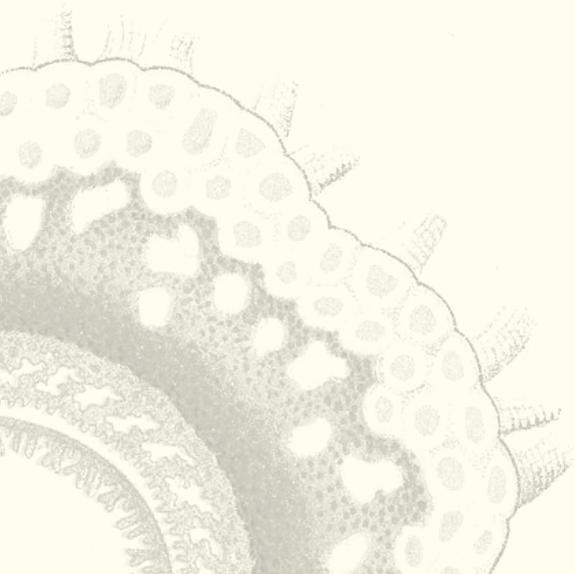
VOLUME II: BIODIVERSIDADE & EVOLUÇÃO



ENSINO DE BIOLOGIA

Uma perspectiva evolutiva

VOLUME II: BIODIVERSIDADE & EVOLUÇÃO



Leonardo Augusto Luvison Araújo
Gilberto Cavalheiro Vieira
(Orgs.)

ENSINO DE BIOLOGIA

Uma perspectiva evolutiva

VOLUME II: BIODIVERSIDADE & EVOLUÇÃO



Porto Alegre
2021

© dos autores.

Organizadores

Leonardo Augusto Luvison Araújo e Gilberto Cavalheiro Vieira.

Revisores científicos

Dr. André Luis Klein (IMA/SC)

Dra. Cláudia Pinto Machado (UCS)

Dr. Claudio Ricardo Martins dos Reis (UFBA)

Dra. Janaína De Nardin (IFRS)

Dr. Josmael Corso (IFRS)

Dr. Marcel Baêta Lacerda Santos (UFPR)

Dra. Marícia Fantinel D'Ávila (UNIPAMPA)

Dra. Rebeca Zanini (UFRGS)

Dra. Renata Aparecida dos Santos Alitto (USP)

Dr. Vinícius Augusto Galvão Bastazini (UFRGS)

Revisão Geral

Carolina de Souza Diegues

Projeto gráfico e diagramação

Diagrama Editorial

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Ensino de Biologia: uma perspectiva evolutiva/ Volume II: Biodiversidade & Evolução.
– Porto Alegre: Instituto de Biociências da UFRGS, 2021. 407p. 18,2 Mb; PDF.

Leonardo Augusto Luvison Araújo

Gilberto Cavalheiro Vieira

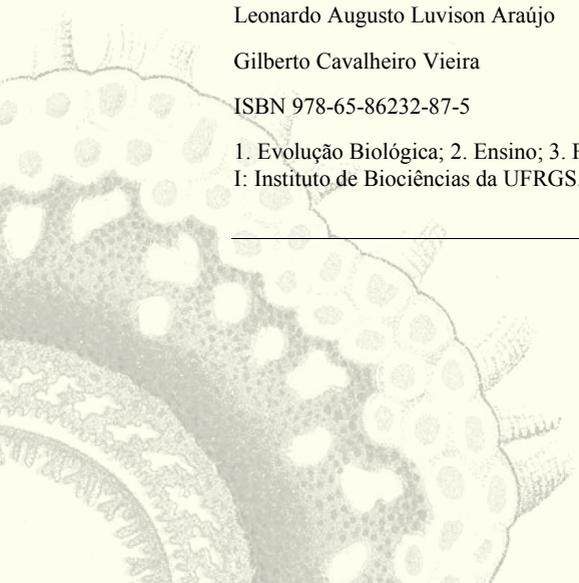
ISBN 978-65-86232-87-5

1. Evolução Biológica; 2. Ensino; 3. Formação de professores. 4. Interdisciplinaridade.
I: Instituto de Biociências da UFRGS.

CDD - 570

Índices para catálogo sistemático:

1. Biologia/Ciências da Vida 570



SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO

A EVOLUÇÃO BIOLÓGICA COMO EIXO INTEGRADOR DO ENSINO DE BIOLOGIA.....	7
<i>Leonardo Augusto Luvison Araújo, Gilberto Cavalheiro Vieira</i>	

1

SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA NA SALA DE AULA GUIA BÁSICO, PENSAMENTO FILOGENÉTICO E PROBLEMAS NA INTERPRETAÇÃO DE CLADOGRAMAS.....	13
<i>Ronaldo Antonio Paesi, Maico Stochero Fiedler, Voltaire Dutra Paes Neto, Ilustração: Voltaire Dutra Paes Neto</i>	

2

BACTÉRIAS E ARQUEIAS OS PROCARIOTOS E SUAS IMPLICAÇÕES NO CENÁRIO EVOLUTIVO.....	47
<i>Fernando Bueno Ferreira Fonseca de Fraga</i>	

3

O ENIGMÁTICO UNIVERSO “PROTISTA” ASPECTOS EVOLUTIVOS E CONSIDERAÇÕES PEDAGÓGICAS...	83
<i>Marcos W. de Oliveira Pereira, Piter Kehoma Boll</i>	

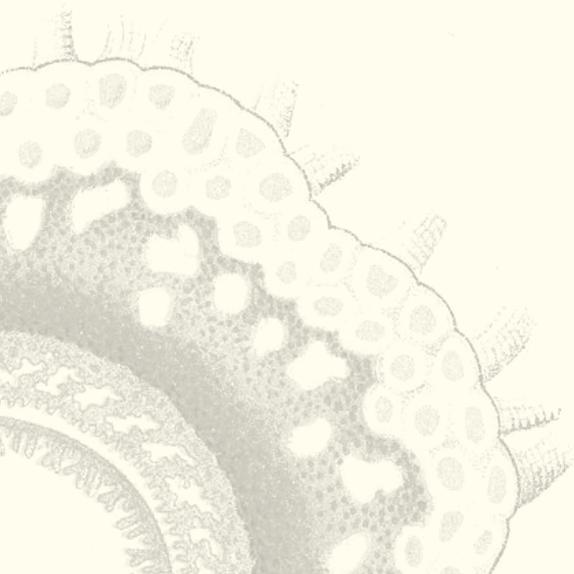
4

PANORAMA DA EVOLUÇÃO DOS METAZOÁRIOS.....	123
<i>Marcos W. de Oliveira Pereira, Piter Kehoma Boll, Karina B. do Amaral, Voltaire Dutra Paes Neto, Maria João Ramos Pereira, Ilustração: Voltaire Dutra Paes Neto</i>	

5

DEUTEROSTOMIA EVOLUÇÃO, DIVERSIDADE E ENSINO.....	139
<i>Karina B. do Amaral, Voltaire Dutra Paes Neto, Tomaz P. Melo, Maria João Ramos Pereira, Ilustração: Voltaire Dutra Paes Neto</i>	

6	
OS PROTOSTOMADOS NO CONTEXTO DA CIÊNCIA E DA DOCÊNCIA	199
<i>Eriksen Augusto Raimundi, Kim Ribeiro Barão, Piter Kehoma Boll</i>	
7	
O DESCONHECIDO REINO DOS FUNGOS	233
<i>Bárbara Letícia Botura Schünemann, Melissa Palacio, Nicolas do Carmo Regio, Ilustração: Lucca Chemello</i>	
8	
AS PLANTAS SÃO UM SUCESSO (EVOLUTIVO) – E NÓS PODEMOS PROVAR!	271
<i>Giovanna Câmara Giudicelli, Ana Laura de Wallau John, Mariane Paludette Dorneles</i>	
9	
VÍRUS	
AS PARTÍCULAS UBÍQUAS DA EVOLUÇÃO	307
<i>Rúbia Marília de Medeiros, Leonardo Augusto Luvison Araújo, Fernando Bueno Ferreira Fonseca de Fraga</i>	
10	
ECOLOGIA II	
IMPACTOS ANTRÓPICOS E EFEITOS ECO- EVOLUTIVOS SOBRE A BIODIVERSIDADE	349
<i>Thamara Santos de Almeida, Pedro Peixoto Nitschke, Carolina Prauchner Silva, Maico Stochero Fiedler</i>	





APRESENTAÇÃO

A EVOLUÇÃO BIOLÓGICA COMO EIXO INTEGRADOR DO ENSINO DE BIOLOGIA

*Leonardo Augusto Luvison Araújo
Gilberto Cavalheiro Vieira*

A evolução biológica é um eixo central da biologia. Esta ideia é compartilhada por muitos biólogos e professores de biologia. No entanto, está longe de ser óbvio porquê o ensino de biologia deveria ser organizado em uma perspectiva evolutiva. Afinal, por que a evolução deve ser central para o ensino de biologia ao invés de ser, por exemplo, a citologia? Por que não a genética ou a biologia molecular?

Há ao menos duas boas razões para que a evolução seja central no ensino de biologia. As ideias evolutivas têm um papel central, organizador do pensamento biológico, uma vez que oferecem uma perspectiva sobre os seres vivos que vai além da simples descrição das características dos organismos. **A biologia sem evolução perde a sua dimensão histórica.** É o entendimento das causas históricas da vida que confere à evolução um importante papel para o conhecimento biológico, estendendo-se a todas as disciplinas, como zoologia, botânica, ecologia, genética, etc. Outra razão para essa centralidade é que a teoria evolutiva promoveu a unificação da biologia - principalmente através do movimento chamado de síntese moderna da evolução.

Apesar desta reconhecida importância da evolução para a biologia como um todo, quando olhamos para a prática de ensino de biologia encontramos uma realidade muito distinta. Pesquisas com livros didáticos e nos currículos efetivamente adotados na educação básica e superior verificaram que a utilização da evolução como um eixo integrador ainda é incipiente. A evolução, muitas vezes, é tratada como apenas

mais um conteúdo que está usualmente colocado nos últimos capítulos dos livros didáticos destinados aos terceiros anos do ensino médio.

Pesquisas com professores também apontam que a evolução biológica é tratada como um tema da lista de conteúdos e não como um eixo integrador que permeia a biologia. Essa mesma tendência é encontrada no ensino superior, onde, mesmo no curso de ciências biológicas, a evolução não é abordada como um eixo central. A centralidade da evolução no ensino de biologia parece mais um ideal a ser alcançado, com ainda poucas propostas concretas que efetivem a integração do pensamento evolutivo no contexto pedagógico.

Isso nos leva à motivação central para a construção deste livro: a necessidade de desenvolver abordagens de ensino de biologia em que a evolução seja um eixo central. Para atingir esse objetivo, esta obra conta com especialistas das mais diversas áreas da biologia, que foram desafiados a apresentar uma visão evolutiva da sua disciplina/conteúdo. Os autores também procuraram abordar de que forma o seu campo contribui para a teoria evolutiva e para o pensamento evolutivo de maneira mais geral.

Os autores, em sua grande maioria, estão vinculados a um projeto de extensão chamado de “Curso de Biologia Evolutiva na UFRGS”, que busca oferecer formação continuada para biólogos e professores. As discussões nestes anos do curso foram essenciais para a concepção do livro e construção dos capítulos. Esse mesmo projeto deu origem a outro livro produzido anteriormente, intitulado **Evolução Biológica: da pesquisa ao ensino** (Araújo, 2017).

O presente livro é voltado exclusivamente ao ensino de evolução, ampliando as discussões evolutivas para as diferentes disciplinas e conteúdos da biologia. A obra como um todo possui dois volumes. O primeiro deles tem como enfoque discussões **interdisciplinares** na evolução. Disciplinas como bioquímica, citologia, imunologia, biologia do desenvolvimento, ecologia e fisiologia humana estão de alguma forma contempladas no primeiro volume. Além disso, discussões mais amplas sobre evolução humana e aspectos históricos do pensamento evolutivo perpassam alguns capítulos.

Por outro lado, o presente volume conta com discussões sobre **bio-diversidade** e evolução. O capítulo 1, intitulado **Sistemática filogenética na sala de aula: guia básico, pensamento filogenético e problemas na interpretação de cladogramas**, apresenta um panorama da sistemática filogenética e a sua importância no contexto de ensino de biologia. A sistemática filogenética é tão importante para os estudantes de biologia quanto a leitura de mapas é para os estudantes de geografia. Tal analogia, abordada no capítulo, não poderia ser mais pertinente, principalmente quando se trata de uma perspectiva evolutiva. Afinal, a sistemática filogenética permite uma classificação natural dos seres vivos, baseada em suas relações de parentesco. Por isso, esse capítulo de abertura é indispensável para a própria compreensão dos outros capítulos deste volume.

No capítulo seguinte, somos convidados a explorar o mundo microbiano. Com o título **Bactérias e arqueias: os procariotos e suas implicações no cenário evolutivo**, o capítulo aborda dois dos grandes domínios da vida. Apesar da massiva presença dos micro-organismos no planeta e a sua evidente importância na própria classificação dos seres vivos, boa parte das pessoas ainda desconhece esse grupo, ou associa a uma perspectiva pessimista vinculada a doenças. Em um esforço de apresentar uma abordagem ecológico-evolutiva, este capítulo resgata a história evolutiva e a importância ecológica dos procariotos.

Entrando no domínio Eukarya, o capítulo intitulado **O enigmático universo “protista”: aspectos evolutivos e considerações pedagógicas** discute o histórico de classificação deste grupo, o qual é muitas vezes de difícil compreensão por congregar uma série de organismos muito distintos. Na verdade, o termo “Protista” não designa um grupo natural, possuindo *status* parafilético. Os autores discutem as hipóteses filogenéticas mais recentes, abordando as diversas sinapomorfias indicadas para os clados de protistas. Por fim, estratégias didáticas são apresentadas, com o intuito de facilitar o ensino de protista em uma perspectiva evolutiva.

O quarto capítulo - intitulado **Panorama da evolução dos metazoários** - apresenta uma visão geral dos animais e as suas relações filogenéticas. Constitui uma preparação para os próximos dois capítu-

los, que abordam a diversidade e a evolução das duas principais linhagens de metazoários: os deuterostômios e protostômios. No capítulo seguinte, a evolução e a diversidade de cordados, hemicordados e equinodermos são aprofundadas, como o próprio título sugere - **Deuterostomia: evolução, diversidade e ensino**. Os autores ainda buscam criticar, sem deixar de apresentar alternativas, a abordagem de ensino preponderante dos deuterostômios: como uma suposta tendência inevitável de um aumento da complexidade, culminando nos cordados e seres humanos. Na continuação, o capítulo **Os protostomados no contexto da ciência e da docência** mantém a mesma toada, buscando aprofundar a história evolutiva e a sistemática dos metazoários, agora com o enfoque nos protostômios. A história evolutiva do grupo é complexa e o capítulo apresenta um esforço de sistematizar as características compartilhadas, revisando a filogenia de Protostomia, além de apresentar importantes sugestões de ensino.

O capítulo 7 parte, então, para **O desconhecido reino dos fungos**, problematizando a concepção pessimista do grupo e mostrando a dimensão ecológica e as características dos principais grupos. A história evolutiva dos principais grupos é abordada, em conjunto com aspectos ecológicos e mesmo culturais destes incríveis organismos. O capítulo 8, intitulado **As plantas são um sucesso (evolutivo) – e nós podemos provar!**, tem como ponto de partida a problematização da chamada “cegueira botânica”, a qual muitas vezes contribuimos no próprio contexto de ensino. A falta de capacidade em notar a presença das plantas e a incompreensão da sua importância por muitos alunos não pode ser negligenciada. E isso tem implicações inclusive para as concepções evolutivas que construímos sobre as plantas, muitas vezes representadas como inferiores aos animais. O capítulo é recheado de sugestões de atividades e pode ser aproveitado em diferentes momentos no ensino de botânica.

Contrariando a tendência, muitas vezes inconsciente, de organizar a evolução da vida como uma tendência em direção a um suposto progresso, o penúltimo capítulo é dedicado aos vírus. Com o título **Vírus: as partículas ubíquas da evolução**, os autores buscam discutir aspectos evolutivos e ecológicos dos vírus para além daquelas clássicas abor-

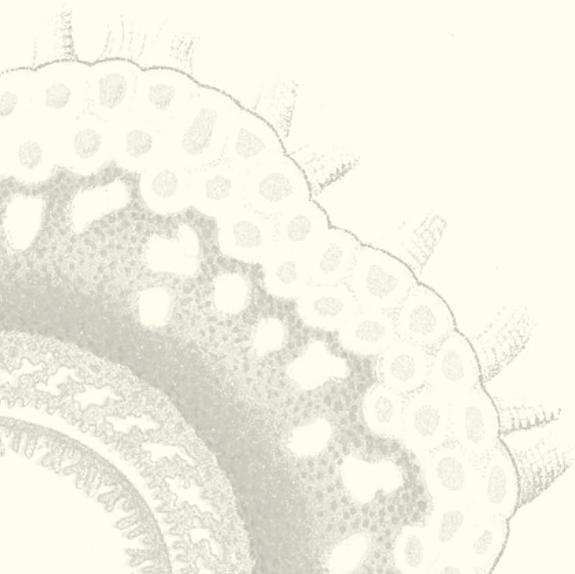
dagens relacionadas com a saúde humana e doenças virais em organismos de interesse econômico. De toda a forma, dois estudos de caso com importância para a saúde humana global são apresentados em suas dimensões evolutivas: o HIV e a recente pandemia de coronavírus.

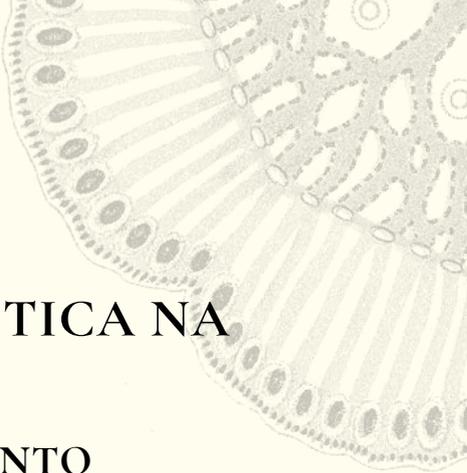
Por fim, o capítulo **Ecologia II: impactos antrópicos e efeitos eco-evolutivos sobre a biodiversidade** complementa as discussões ecológicas iniciadas no volume I, aprofundando as diversas atividades antrópicas que impactam evolutivamente a biodiversidade. O leitor encontrará inúmeros exemplos de atividades humanas com potencial de gerar efeitos evolutivos sobre a biodiversidade, como perda e fragmentação de habitat, introdução de espécies exóticas, mudanças climáticas, entre outras. Este capítulo reforça a tendência dos últimos anos de uma maior aproximação entre os estudos ecológicos e evolutivos, inclusive com a inauguração de novas áreas de pesquisa.

Espera-se que professores formados e em formação utilizem este livro como uma fonte de inspiração para inserir uma perspectiva evolutiva nos diferentes conteúdos e disciplinas tradicionalmente trabalhados no Ensino Médio e Fundamental no Brasil. Obviamente, muito poderia ser discutido sobre evolução nas diferentes áreas da biologia. Os exemplos e enfoques adotados por cada capítulo não esgotam estes inúmeros debates, mas apresentam temáticas evolutivas relacionadas com a biodiversidade que podem inspirar o professor em sua prática diária.

Referências bibliográficas

- ARAÚJO, L.A.L. **Evolução biológica: da pesquisa ao ensino**. Porto Alegre: Editora Fi, 2017.
- OLEQUES, L.C. et al. Evolução Biológica: percepção de professores de biologia. **Revista Electrónica de Enseñanza de las Ciencias**, v. 10, n. 2, p. 243-263, 2011.
- SMOCOVITIS, V. B. **Unifying biology: the evolutionary synthesis and evolutionary biology**. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1996.
- ZAMBERLAN, E. S. J; SILVA, M. R. O evolucionismo como princípio organizador da biologia. **Temas & Matizes**, v. 15, p. 27-41, 2009.





I

SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA NA SALA DE AULA

GUIA BÁSICO, PENSAMENTO FILOGENÉTICO E PROBLEMAS NA INTERPRETAÇÃO DE CLADOGRAMAS

Ronaldo Antonio Paesi

Maico Stochero Fiedler

Voltaire Dutra Paes Neto

Ilustração: Voltaire Dutra Paes Neto

Introdução

Este capítulo nasce de experiências em sala de aula e também no Curso de Extensão em Biologia Evolutiva da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Entre os assuntos tratados, tanto em sala de aula como no curso, está o das filogenias (árvores filogenéticas), fundamentais para a biologia moderna, pois apresentam as relações evolutivas entre os seres vivos.

As filogenias são construídas a partir da metodologia proposta, em 1950, pelo entomólogo alemão Willi Hennig. Somente mais de uma década após, quando Hennig publica uma versão em língua inglesa de sua obra (*Phylogenetic Systematics* em 1966), que suas ideias começam a ter um impacto mais amplo na Biologia. Atualmente, em escolas e universidades o tema está presente, porém, geralmente não é abordado com a devida atenção.

Tanto em sala de aula como no curso ficou claro que os estudantes não consideram a interpretação das árvores filogenéticas uma tarefa

fácil. O problema merece destaque, uma vez que, além da importância das árvores evolutivas, a sistemática filogenética torna possível o ensino de Biologia sob uma ótica evolutiva, não antropocêntrica ou fragmentada.

Dessa forma, o objetivo aqui é ressaltar a importância da sistemática filogenética e apresentar seus conceitos básicos. Após isso, vamos defender a importância do chamado pensamento filogenético, ou seja, a capacidade de interpretar e raciocinar a partir de árvores filogenéticas. A partir da reflexão sobre esse conceito, vamos apresentar as habilidades necessárias para o pensamento filogenético e debater algumas das dificuldades encontradas por professores e estudantes sobre o tema.

1. A importância da sistemática filogenética para a Biologia

A seleção natural e a descendência com modificação são duas das constatações de Charles Darwin que hoje entendemos como centrais para a biologia evolutiva. São essas duas ideias que permitem constatar que todos os seres vivos são parentes. Darwin ilustrou as relações de parentesco, nesta perspectiva, a partir da metáfora da árvore da vida, na qual as espécies atuais divergem de seus ancestrais, da mesma forma que os galhos menores de uma árvore partem dos maiores. Desde a metade do século XX, as árvores evolutivas podem ser inferidas a partir da sistemática filogenética (ou cladística), que leva em conta características ancestrais compartilhadas entre as espécies. Atualmente, elas são essenciais para o entendimento da biologia, uma vez que revelam as bases históricas para as semelhanças e diferenças entre os seres vivos, bem como organizam a diversidade da vida.

A sistemática filogenética mudou muito a forma de fazer a classificação biológica. Atualmente, praticamente toda classificação está baseada em refletir as relações de parentesco. Além disso, podemos ver a ampliação dos métodos filogenéticos para diferentes áreas, como biologia da conservação, área criminal, história evolutiva de doenças, e linguística. Pensando apenas nos estudos relacionados com o HIV/

AIDS, as filogenias foram utilizadas para elucidar potenciais formas de transmissão, datar o início da epidemia, identificar a origem das variantes do vírus, detectar recombinação viral, entre outros. Assim, a partir da importância crescente das filogenias, Thanukos (2010) defende que *para compreender a Biologia moderna os estudantes devem compreender o básico sobre árvores filogenéticas*.

As árvores filogenéticas, portanto, são importantes para a forma como os cientistas percebem o mundo natural, e ganham cada vez mais força na pesquisa e no ensino da biologia. Análises filogenéticas são utilizadas para abordar questões fundamentais relacionadas como a história da vida na Terra e sua diversidade, sendo ferramentas essenciais para se testar hipóteses sobre a evolução da vida.

2. Conceitos Básicos em Sistemática Filogenética

Filogenias são hipóteses que representam as relações evolutivas entre os seres vivos, sendo compostas basicamente por quatro componentes (figura 1): os **terminais**, que representam as espécies; os **nós**, que representam os ancestrais comuns e o evento de separação de uma linhagem em duas, ou seja, um evento de cladogênese; os **ramos** da filogenia, que traçam a história evolutiva do grupo em questão, ilustrando graficamente as relações evolutivas das espécies envolvidas, assim como de seus ancestrais comuns; e, por fim, a **raiz**, que é a base de onde surgem os ramos da filogenia e representa a linhagem ancestral que deu origem a todo grupo em questão. Dois processos evolutivos estão representados nas filogenias. O primeiro, e central, é o da **cladogênese**, definida como o processo de especiação, em que uma espécie dá origem a duas ou mais espécies. Nas filogenias, a cladogênese, representada pelos nós, apresenta relação direta com o número de terminais, ou seja, quanto maior o número de terminais, mais nós existirão no cladograma.

Um segundo processo é o da **anagênese**, que difere da cladogênese por não estar relacionado ao aumento do número de espécies. Na

anagênese, a mudança do genótipo ou do fenótipo ocorre na linhagem da espécie ao longo do tempo, sem aumentar o número de espécies. Para facilitar didaticamente, a filogenia da figura 1 representa a história completa do grupo, onde não houve nenhuma extinção de espécie. Portanto, todo o longo período sem cladogênese da linhagem que leva a “t7” e “t8” de fato representa uma anagênese.

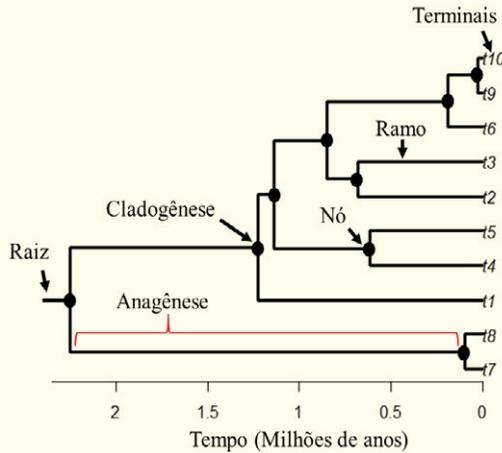


Figura 1. Filogenia e seus principais componentes, representando as relações evolutivas entre 10 espécies hipotéticas.

Como recurso gráfico, as filogenias podem ser representadas de diferentes maneiras igualmente válidas, como visto na figura 2. Embora os ramos estejam traçados de maneira distintas nas três filogenias abaixo, graficamente, as relações entre as espécies e a idade de suas respectivas divergências são as mesmas. Podemos atrelar estimativas de tempo aos nós, através de estudos de taxas evolutivas e utilizando fósseis dos grupos.

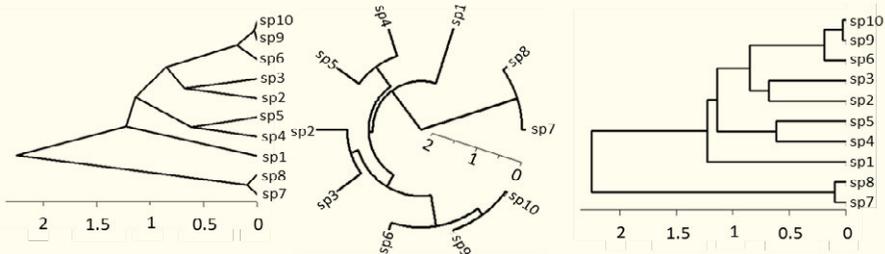


Figura 2. Três exemplos gráficos distintos de como representar uma mesma filogenia. Barra indica o tempo, de 0 até 2 milhões de anos no passado.

3. Interpretando uma filogenia

Agora que conhecemos seus principais componentes, fica a pergunta: como interpretar uma filogenia? As filogenias se baseiam na teoria da **ancestralidade comum**, ou seja, espécies novas são oriundas de uma espécie progenitora em comum. E é justamente esta relação de

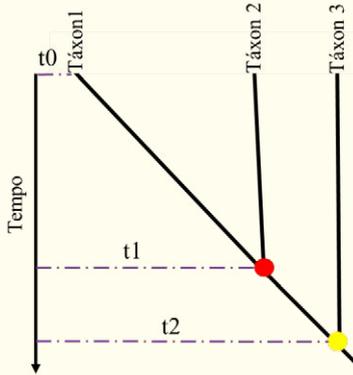


Figura 3. Filogenia de três táxons destacando as relações de parentesco em função do tempo.

parentesco entre as espécies ou grupos de espécies que uma filogenia representa. Para entender melhor como a relação entre as espécies deve ser interpretada, considere a filogenia da figura 3. A filogenia apresenta três táxons, cada táxon podendo representar uma ou várias espécies. Podemos interpretar a filogenia começando pelos táxons 1 e 2. Ambos os táxons possuem um ancestral comum

que viveu no tempo “t1”. Nesse caso, os táxons 1 e 2 podem ser chamados de **táxons irmãos**, pois descendem da mesma espécie “mãe” cujo evento de cladogênese é hipotetizada pelo nó vermelho.

Ambos os táxons apresentam similaridades genotípicas e fenotípicas que evidenciam sua ancestralidade comum. Entretanto, os táxons não são idênticos, pois a partir do evento de especiação no tempo “t1” cada um acumulou mudanças genotípicas e fenotípicas ao longo do tempo de forma independente até o tempo atual (t0). Voltando na linha do tempo, o ancestral dos táxons 1 e 2 também possui seu ancestral, que viveu no tempo “t2”. O nó amarelo, por sua vez, representa o evento de cladogênese que deu origem tanto ao ancestral dos táxons 1 e 2 quanto ao ancestral direto do táxon 3. Podemos dizer então que o táxon 3 é igualmente irmão dos táxons 1 e 2. A partir deste momento, a linhagem que deu origem ao táxon 3 se tornou independente da linhagem que daria origem aos táxons 1 e 2. Cada linhagem passa a evoluir de maneira distinta ao longo do tempo, adquirindo assim características únicas

em cada táxon. No intervalo de tempo entre “t₁” e “t₂”, os táxons 1 e 2 ainda não existiam de forma separada, até que seu ancestral comum surgiu em algum período entre “t₂” e “t₁” e sofreu cladogênese. Como os táxons 1 e 2 compartilham por um longo período a mesma história evolutiva (o mesmo ramo), desde a raiz da filogenia até o tempo “t₁”, se espera que os táxons 1 e 2 compartilhem mais semelhanças entre si que em relação ao táxon 3. Uma vez que os táxons 1 e 2 compartilham a mesma história evolutiva com o terceiro táxon somente da raiz até o tempo “t₂”. Assim, apenas novidades evolutivas que surgiram entre a raiz e o tempo “t₂” são compartilhadas pelos três táxons, ao passo que as novidades emergentes entre a raiz e o tempo “t₁” são compartilhadas pelos grupos 1 e 2.

Voltando ainda mais no tempo, tem-se a raiz da filogenia. A raiz aqui representa o período de tempo em que o ramo (ou linhagem) que deu origem aos três táxons atuais ainda era o mesmo. Por esse motivo, assumimos que os três táxons compartilham em certo grau similaridades entre si. Isto equivale para todos os grupos de organismos existentes, por isso, quanto mais antigo for o ancestral, menos similaridade encontraremos entre os grupos atuais, já que o período de tempo em que cada linhagem evoluiu de modo independente uma da outra é maior. É mais fácil ver as semelhanças entre duas espécies de formigas, com um ancestral mais recente, do que entre uma formiga e uma planária, com ancestral mais antigo.

4. Estabelecendo relações entre as espécies

Para construir uma filogenia, o primeiro passo é escolher as espécies. No exemplo discutido a seguir escolhemos uma espécie de salamandra, uma de bugio, uma de lagarto e uma de galinha. Estas espécies possuem determinadas características fenotípicas ou moleculares que lhe são únicas ao mesmo tempo em que apresentam outras que são compartilhadas. O próximo passo é compilar o máximo de características que o pesquisador considere que possam ser **homólogos** entre as espécies, isto é, que apresente uma mesma origem evolutiva dada sua

posição ou embriologia. O mesmo pode ser feito com a estrutura de proteínas, sequência genética, sons, comportamentos e outros aspectos dos seres vivos. Estas características devem então ser codificadas em uma matriz, indicando quais espécies possuem variações ou mesmo sua ausência. A análise cladística busca com base nestes **caracteres** a explicação mais parcimoniosa ou provável para a compreensão da evolução das características, dadas as espécies analisadas. Como consequência, obtemos as relações de parentesco mais parcimoniosas ou prováveis. Quanto mais caracteres, menor a chance de que as convergências evolutivas interferiram na construção da filogenia, já que estas características não indicam ancestralidade comum, embora sejam compartilhadas.

No nosso exemplo, a fim de simplificação, escolhemos apenas sete características morfológicas em dois estados (presente e ausente), listados na tabela 1. Entretanto, normalmente são usadas centenas a milhares delas, e muitas vezes mais de um estado por característica – por exemplo, as sequências de pares de base dos genes. Agora necessitamos de uma espécie que não seja objeto de estudo, o chamado **grupo externo**, ou seja, ao menos um táxon que sirva como um ponto de referência e comparação para assim entender as relações de parentesco entre as espécies analisadas. Utilizamos, em nosso exemplo, uma espécie de lambari que permitirá que a filogenia seja então enraizada e que as características possam ter seus estados polarizados. Construída a matriz, o próximo passo é analisar quais espécies compartilham mais estados de características entre si do que com o lambari. Podemos começar analisando quais espécies compartilham mais similaridades com a galinha, por exemplo. Nesse caso, o lambari não compartilha nenhum estado de característica com ela. Já o lagarto compartilha 5 estados das 7 características e isso o torna um parente mais próximo da galinha do que do lambari.

Tabela 1. Lista de características com presença e ausência para cinco espécies de vertebrados.

	Lambari	Salamandra	Bugio	Lagarto	Galinha
Úmero	0	1	1	1	1
Pescoço	0	1	1	1	1
Dígitos	0	1	1	1	1
Âmnio	0	0	1	1	1
Escama queratinizada	0	0	0	1	1
Fúrcula	0	0	0	0	1
Linha lateral	1	1	0	0	0

Continuando a análise, vemos que o bugio compartilha com a galinha 4 estados dentre as 7 características, que são os mesmos compartilhados entre ele e o lagarto, o que o coloca como igualmente relacionado a estas duas espécies. Vemos que algo semelhante ocorre com a salamandra ao compartilhar 3 estados de características com o bugio, o lagarto e a galinha, estabelecendo-a como igualmente relacionada a estas três espécies. Por fim, a salamandra também compartilha a presença da linha lateral com o lambari, mas é a ausência desta nos outros grupos o estado que denota parentesco entre eles, já que o lambari está sendo utilizado como grupo externo. A filogenia resultante pode ser vista na figura 4. Um ponto importante ao se observar a filogenia da figura 4 é que a presença da fúrcula se restringe apenas à espécie galinha, mas não podemos esquecer que a galinha também apresenta as outras características, como o úmero, o pescoço, os dígitos, o âmnio e as escamas. Isto se dá pela ancestralidade comum evidenciada pelos nós com os outros grupos. Ou seja, as escamas queratinizadas não estão restritas ao lagarto, mas são compartilhadas com a galinha.

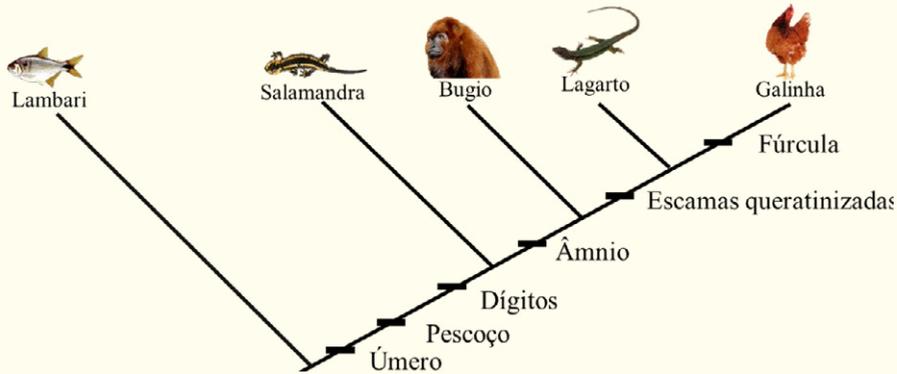


Figura 4. Filogenia construída com base nos dados da tabela 1.

Podemos diferenciar o estado de uma característica em uma filogenia como sendo **plesiomórfico** ou **apomórfico**. A plesiomorfia representa o estado considerado ancestral, ou seja, a presença da linha lateral é anterior a sua ausência no exemplo acima. Portanto, o fato de ela estar presente em lambaris e nas salamandras não significa que estas espécies são proximamente aparentadas, mas que apresentam este estado na forma como herdaram de seus ancestrais. Chamamos este tipo de plesiomorfia, quando compartilhada entre dois ou mais táxons, de **simplesiomorfia** – não denotando uma relação próxima de parentesco. Já a apomorfia é o estado considerado uma novidade, ou seja, por exemplo, a presença do úmero, do pescoço e dos dígitos entre a salamandra, bugio, lagarto e galinha. Quando um estado apomórfico é compartilhado entre dois ou mais táxons, o chamamos de **sinapomorfia**. As análises cladísticas buscam encontrar exatamente as sinapomorfias, pois são elas que refinam as relações de parentesco. Por exemplo, a presença das escamas queratinizadas no lagarto e na galinha é uma sinapomorfia, denotando a relação próxima do lagarto com a galinha. Isto difere da fúrcula, uma apomorfia encontrada apenas na galinha, não indicando assim nenhuma relação de parentesco – sendo esta condição chamada de **autapomorfia**.

A definição destes estados em plesiomórficos ou apomórficos (e suas derivações) varia de análise filogenética para outra análise filogenética e também depende da escala em que você observa a diversidade amostrada. Por exemplo, o âmnio é uma característica plesiomórfica

se você olhar apenas para o nó que une a galinha e o lagarto, mas é sinapomórfico se você olhar para todos os amniotas (lagarto, galinha e bugio). Em outra análise filogenética com diferentes espécies de animais, o âmnio pode ser considerado uma autapomorfia, se apenas um amniota estiver sendo analisado.

Por fim, lembramos que este é um resumo de como as análises filogenéticas funcionam. Em geral, as pesquisas científicas utilizam matrizes de dados amplas, com vários estados de cada característica. Além disso, pesquisas com dados moleculares tornaram-se cada vez mais comuns, sendo essenciais para o estudo das relações de parentesco ao permitirem muitas vezes que organismos diferentes fenotipicamente sejam comparados mais facilmente, pois a homologia está em seus genes ou proteínas. Entretanto, diversos autores indicam que tanto a informação molecular quanto a morfológica devem ser analisadas concomitantemente, sendo esta visão conhecida como “evidência total”.

5. Agrupando as espécies

Costumamos classificar os seres vivos em diferentes categorias hierarquizadas, propostas originalmente por Lineu: a espécie, depois o gênero, a família, a ordem, a classe, o filo, o reino e o domínio. Na perspectiva filogenética, essas categorias perdem seu contexto, já que a categoria utilizada é o clado. **Clado** é um grupo de espécies formado por todos os descendentes de um único ancestral comum. Podemos também dizer que o clado é **monofilético**, ou seja, forma um grupo natural como idealizado nos trabalhos de Charles Darwin e Alfred Wallace. Para entender melhor o que é um grupo monofilético, faça uma análise da primeira filogenia mostrada na figura 5, onde tanto as espécies englobadas pelo quadrado laranja, os besouros, quanto as englobadas pelo quadrado vermelho, os insetos (que também contém as espécies de besouros), são considerados grupos monofiléticos. Isto se deve ao fato de que ambos incluem todas as espécies descendentes de um mesmo ancestral comum (considere nó vermelho para os besouros e nó azul para os insetos).

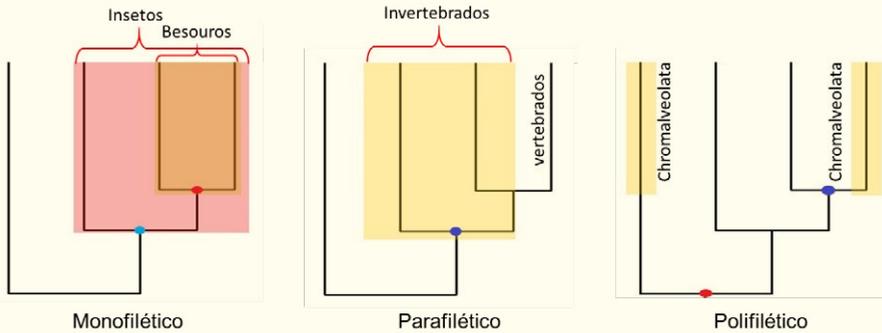


Figura 5. Representações de grupos monofiléticos, parafiléticos e polifiléticos.

Há outras duas classificações possíveis para grupos de espécies que estão indicadas na mesma figura, que são os grupos parafiléticos e os polifiléticos. Um grupo **parafilético** é aquele em que nem todos os descendentes de um ancestral estão englobados dentro do mesmo grupo (figura 5B). Ou seja, as espécies descendentes da espécie ancestral fazem parte de dois grupos diferentes. Exemplos de agrupamentos parafiléticos são relativamente comuns, principalmente considerando os animais, como os peixes, os artiodáctilos, os lagartos, os invertebrados, os crustáceos, as vespas e as mariposas. Considerando outros grupos, temos as pteridófitas, os protozoários, o domínio das arqueias e possivelmente as briófitas. Grupos **polifiléticos** são menos frequentes em relação aos mono- e parafiléticos, e são definidos como agrupamentos que não incluem totalmente os ancestrais de todos os seus descendentes, como se fosse retirado um agrupamento parafilético de seu interior. Um exemplo pode ser encontrado dentro dos “protistas” (ver capítulo 3), exemplificado na figura 5C.

Mas, por que existem tantos grupos parafiléticos, já que do ponto de vista evolutivo tais grupos não fazem muito sentido?

Para responder esta pergunta, é necessário entender que estes grupos acima mencionados foram criados antes do advento da sistemática filogenética e, portanto, não buscavam necessariamente agrupar apenas os descendentes de um mesmo ancestral. Muitas vezes, estes grupos são reconhecidos por meio de simplesiomorfias (plesiomorfias compartilhadas) e não por sinapomorfias.

Quadro 1. Rastreamo a especiação ao longo do tempo

Como vimos anteriormente, as filogenias mostram eventos de cladogênese ao longo do tempo, permitindo descrever o aumento no número de espécies. De acordo com a filogenia da figura 6a, aproximadamente 1.3 milhão de anos atrás, existiam apenas duas espécies, uma deu origem à “t8” e “t7” e a outra originou as demais. Se retrocedermos para 0.5 milhão de anos, teremos sete espécies. Assim, as filogenias nos permitem acompanhar a taxa de formação de novas espécies ao longo do tempo, a qual pode ser visualizada graficamente na figura 6b. O rastreamento da formação de novas espécies pode nos indicar em quais épocas do passado a taxa de especiação foi maior ou menor. A partir dessa informação, podemos analisar possíveis fatores que expliquem a variação da taxa. Por exemplo, se a taxa aumentou no mesmo período que a temperatura global também aumentou, ou se a taxa diminuiu durante um período glacial, temos indícios de que a temperatura, de alguma forma, influencia a especiação. Em suma, as filogenias nos permitem até certo ponto interpretar a história da vida na Terra.

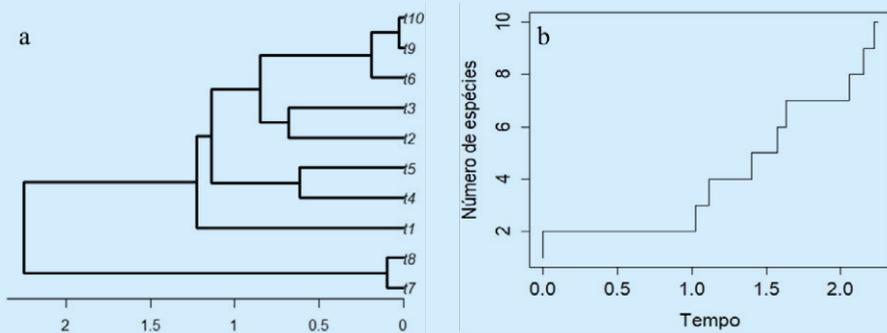


Figura 6. Clado composto de 10 espécies atuais (a), e o número de espécies do clado em função do tempo. O tempo representa a idade do grupo, e inicia com a primeira cladogênese (nó mais antigo), até os dias atuais, onde o grupo já tem mais de 2 milhões de anos (b).

A calibração do posicionamento temporal dos nós é realizada por técnicas moleculares ou mesmo utilizando informação morfológica,

como aquela representada pelos fósseis ou organismos atuais. Vale lembrar que as filogenias são hipóteses de parentesco limitadas pelas evidências que incluímos na análise. Em geral, não sabemos quem é a espécie ancestral que está representada pelo nó. Ainda assim, existem diversos estudos utilizando espécies fósseis e atuais, mesmo que estes fósseis não sejam os ancestrais das espécies, pois eles aportam informações relevantes para o entendimento da evolução das características analisadas dentro das linhagens estudadas. Ou seja, em um exemplo utilizando genealogias, não precisamos encontrar sua avó para saber sobre sua ascendência, basta encontrarmos um parente seu, e ele pode ser seu primo ou sua tia.

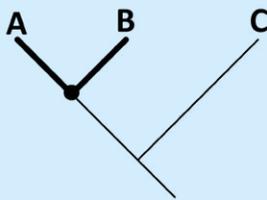
Vale ressaltar que estas definições não têm qualquer relação com os níveis hierárquicos de Lineu e elas ajudam os cientistas a testar as hipóteses filogenéticas, já que muitas vezes novos dados ou uma maior diversidade de espécies analisadas altera a topologia dos cladogramas. Por exemplo, quando se descobre uma espécie nova e queremos saber se ela está incluída dentro de uma família já existente ou é espécie-irmã dela. Particularmente em relação aos organismos extintos, foram propostas duas definições úteis: o **grupo-coronal** (*crown-group*), que inclui todas as espécies vivas de um táxon; e o **grupo-estemático** (*stem-group*), que inclui espécies ou clados proximamente aparentados a um grupo coronal. Isto é bastante útil para rastrear as origens da biota atual, bem como seus possíveis parentes próximos extintos. Um exemplo é quando delimitamos o grupo-coronal das Aves: observamos que os táxons extintos *Archaeopteryx* e o dodô seriam tratados de modo distinto, o primeiro como um ramo-estemático (e, portanto, não seria considerado uma ave) e o outro incluído dentro do grupo-coronal (ou seja, seria considerado uma ave).

Quadro 2. Phylocode e a nomenclatura filogenética

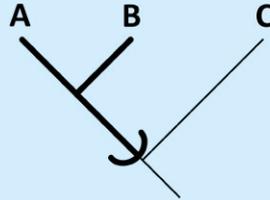
Vimos que muitos grupos taxonômicos foram propostos anteriormente ao advento da sistemática filogenética. Entretanto, novos grupos também foram reconhecidos utilizando-se os métodos cladísticos

e muito se discute sobre como delimitar ou comparar um grupo taxonômico entre diferentes estudos filogenéticos. Alguns pesquisadores propuseram um conjunto de regras, o Phylocode, que delimitam os grupos taxonômicos para que sejam reconhecidos em filogenias com topologias distintas. Estas regras facilitam o reconhecimento dos táxons supraespecíficos, já que são definidas com base na distribuição das espécies em um cladograma. Existem três formas de definir um clado, como exemplificado na figura 7: nodal (*node-based*), onde o clado é definido como ‘o último ancestral comum de A e B, incluindo todos os seus descendentes’; estemática (*stem-based* ou *branch-based*), onde o clado é definido como ‘o clado que inclui o ancestral de A e B e todos os seus descendentes, mas não inclui C’; e apomórfica (*apomorphy-based*) onde o clado é definido como ‘o clado contendo o seu ancestral mais remoto de A que apresenta a característica X e todos seus descendentes’. As diferenças destas categorias de definição estão no limite onde o clado inicia: no nó, no ramo ou no surgimento de uma característica, respectivamente.

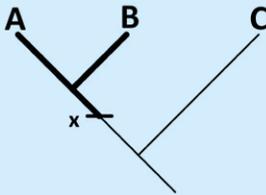
Definição nodal



Definição estemática



Definição apomórfica



Definição coronal

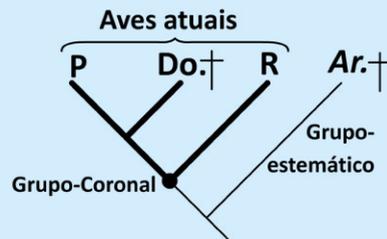


Figura 7. Exemplos de definições do Phylocode. Abreviações: P, Passeriformes; Do, Dodô; R, Ratitas; Ar, *Archaeopteryx*.

6. Ensino do Pensamento Filogenético

Agora que passamos por um pequeno guia básico sobre a sistemática filogenética, vamos destacar a importância do **pensamento filogenético**. Essa ideia pode ser resumida quando O'Hara (1997) escreve que “Assim como estudantes de geografia precisam ser ensinados como ler mapas, estudantes de biologia devem ser ensinados como ler árvores e entender o que elas comunicam”. O que fica evidenciado nessa frase é que os estudantes precisam desenvolver seu pensamento filogenético.

Algo que deve ficar claro, é que o pensamento filogenético não envolve necessariamente conhecimentos avançados sobre a forma como as filogenias são construídas por profissionais da área. Como colocado por Gregory (2009), qualquer pessoa que comece a estudar sistemática filogenética percebe que é uma área com metodologia complexa e com intensos debates filosóficos. Apesar disso, qualquer um pode interpretar as filogenias de forma a organizar o conhecimento sobre biodiversidade, sem ter conhecimento avançado do método.

Entretanto, muitos estudantes e profissionais da Biologia não consideram a interpretação de cladogramas uma tarefa simples. O pensamento filogenético não deve ser entendido como inerente aos estudantes de biologia, sendo uma capacidade que necessita ser desenvolvida e praticada. Isso fica claro a partir de uma lista de habilidades necessárias para o entendimento das árvores filogenéticas. Novick e Catley (2013) sintetizam cinco dessas habilidades:

Habilidades necessárias para o entendimento das árvores filogenéticas

- 1 - Identificar características que são herdadas de um ancestral comum mais recente e, assim, compartilhadas por um ou mais táxons;
- 2 - Identificar um grupo de táxons que compartilham ou não uma característica específica;

- 3 - Entender o conceito de clado ou grupo monofilético (ou seja, um grupo que inclui o ancestral comum e todos os seus descendentes);
- 4 - Avaliar o parentesco relativo de um grupo de táxons;
- 5 - Utilizar evidências de ancestralidade comum recente para suportar inferências;

A partir dessa lista, podemos perceber que o pensamento filogenético pode envolver raciocínios um tanto quanto complexos. Ainda assim, existem diversos trabalhos mostrando que o ensino do pensamento filogenético para estudantes é fundamental na consolidação das ideias evolutivas e crucial para evitar equívocos relacionados com o entendimento da sistemática filogenética. Abaixo listamos algumas abordagens para o ensino e alguns dos equívocos mais comuns.

6.1 Métodos de ensino

Não são poucos os estudos sobre métodos de ensino relacionados à sistemática filogenética. Ainda assim, diversas são as lacunas em nosso conhecimento sobre quais são mais eficientes. Abaixo listamos algumas abordagens que parecem aprimorar o conhecimento dos alunos:

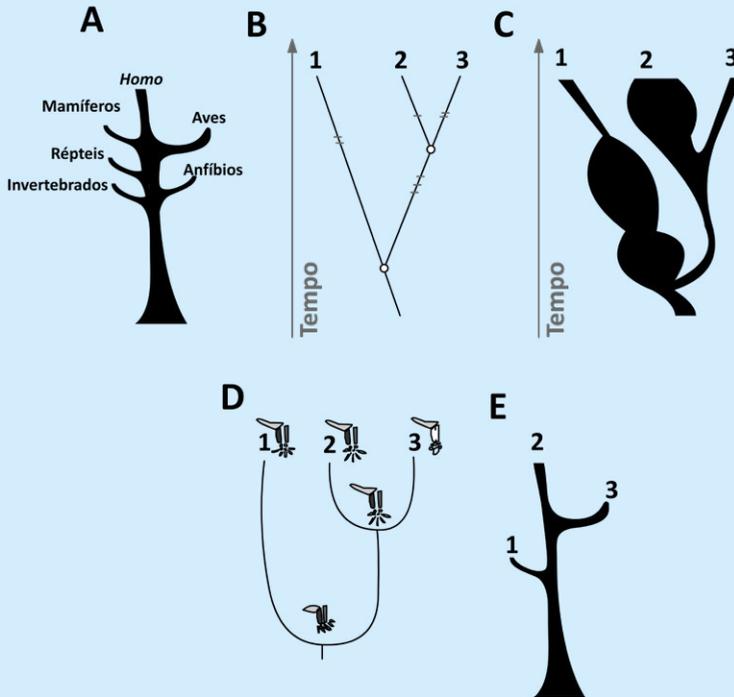
1. **Analogia com genealogias.** Diversos autores têm destacado que, embora a hierarquia seja de ordem distinta, a analogia entre a genealogia familiar dos próprios alunos e a filogenia das espécies pode ser um recurso essencial para o entendimento dos estudantes para as relações de parentesco. Alguns detalhes necessitam ser ajustados no contexto de ensino, como a escolha de apenas uma linhagem, materna ou paterna, e o cuidado com a analogia da ancestralidade direta, como o caso da mãe → avó e outros nós (ancestrais) da filogenia. Veja Araújo (2017) para mais detalhes.
2. **Ensinar o processo de análise filogenética.** Outro recurso que parece facilitar o entendimento dos alunos é justamente o exem-

plo mostrado neste capítulo, da realização de uma filogenia, desde a construção dos caracteres analisados até a construção da filogenia.

3. **Sempre ilustrar as características em um cladograma.** Alguns estudos têm evidenciado que estudantes entendem melhor os cladogramas quando as sinapomorfias são utilizadas. Isto também estimula os alunos a reconhecerem os padrões de distribuição das novidades evolutivas, bem como evita-se que os alunos ‘decorem’ as características.
4. **Ensino de conjuntos matemáticos, antes de cladograma.** Parece que esta abordagem é a melhor estratégia para introduzir a ideia das árvores filogenéticas, perante alunos que já tenham se familiarizado com conjuntos numéricos. Esta é uma temática que pode ser estudada em conjunto com as aulas de matemática e pode ser resgatada também quando alunos mais avançados iniciarem os estudos com filogenias ‘clássicas’.
5. **Diagramas retangulares são melhores que em diagonal.** Filogenias em forma de árvore ou retangulares (figura 1) parecem ser mais fáceis de serem compreendidas por alunos ou leitores pouco familiarizados com a cladística. A forma em diagonal ou ‘escada’ (figura 4) pode ser apresentada posteriormente, em exercícios de transcrição entre uma forma e outra. Este processo pode ser feito incluindo utilizando os conjuntos numéricos.

Quadro 3. Tipos de diagramas evolutivos

Vimos neste capítulo que a mesma informação de um cladograma pode ser ilustrada de diversas maneiras (em forma diagonal, retangular ou circular), mas nem sempre o que encontramos em um livro didático é um cladograma. Os cladograma é um tipo de árvore evolutiva, já que existem diversos diagramas anteriores ao pensamento cladístico que também inferem ou denotam relações de parentesco, mas obtidos por outros métodos (figura A).



Os cladogramas ou árvores filogenéticas representam hipóteses de parentesco construídas por uma série de evidências e metodologias próprias, como vistas neste capítulo. O modo clássico (figura B) pode não ser comum em livros didáticos, mas adaptações dele sim. Uma forma muito comum é a de balões (figura C), onde em geral denota-se a diversidade dos grupos amostrados ao longo do tempo. Muitas vezes estes diagramas podem não ser baseados em cladogramas. Um tipo de diagrama muito comum em livros didáticos é o chamado **evograma**, quando a filogenia está associada a informações que auxiliam na interpretação das mudanças evolutivas (figura D). Diagramas em forma de árvore (figura E) podem representar as informações de um cladograma, mas muitas vezes as relações se tornam difíceis de serem reconhecidas, e como na figura A muitas vezes estes diagramas não são representações de cladogramas.

6.2 Equívocos comuns relacionados com árvores evolutivas

São muitos os equívocos relacionados à interpretação de árvores evolutivas observados em estudantes. Dado que os cladogramas são cada vez mais comuns em nosso cotidiano, especialmente no ensino de biologia, cabe ressaltarmos alguns destes equívocos:

1) Interpretar relações de parentesco pela proximidade espacial nas “pontas”

Frequentemente os estudantes acham que espécies mais próximas, em termos espaciais nos cladogramas, possuem relações de parentesco mais íntimas do que com as mais distantes. Vamos analisar as relações apresentadas na figura 8. Entre orangotangos e chimpanzés, quem você diria que é o parente mais próximo dos gorilas?

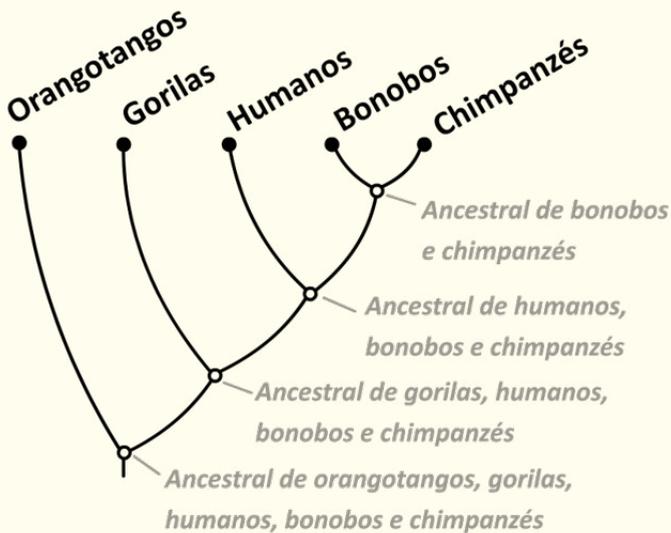


Figura 8. A ordem das espécies na região terminal não serve para inferir relações de parentesco.

Para essa pergunta, muitos estudantes responderiam equivocadamente que são os orangotangos. Isso porque eles estão mais próximos em termos espaciais dos gorilas do que estão os chimpanzés.

Na interpretação das relações de parentesco em um cladograma, essa proximidade “nas pontas” não importa. Devemos olhar para o padrão de ramificação relacionado com a ancestralidade de cada grupo apresentado. Nesse caso, perceba que gorilas, humanos, chimpanzés e bonobos possuem um ancestral comum mais recente do que o compartilhado com os orangotangos. Nesse sentido, vale lembrar que girando esse cladograma em seus nós, a proximidade nas pontas seria alterada, sem mudar as relações de parentesco apresentadas. Veja na figura 9:

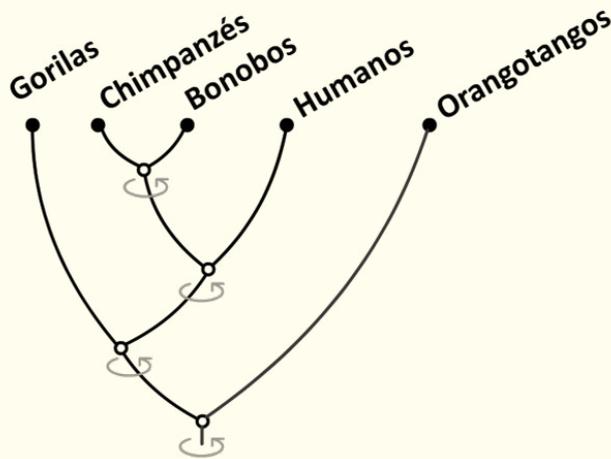


Figura 9. Os nós do cladograma podem ser rotacionados sem alterar as relações de parentesco apresentadas.

Comparando as figuras 8 e 9 podemos dizer que elas mostram exatamente as mesmas relações de parentesco. Usando o exemplo dos gorilas dado anteriormente, note que na figura 9 eles estão mais distantes de orangotangos, do que dos chimpanzés. Nesse sentido, o mesmo estudante responderia agora, se interpretasse as relações pela proximidade nas pontas, que gorilas são mais aparentados aos chimpanzés do que aos orangotangos. Apesar da afirmação correta, a base para ela estaria equivocada.

Resumindo, as relações de parentesco devem ser interpretadas de acordo com o padrão de ramificação dos nós internos, que representam os ancestrais compartilhados por determinados grupos.

2) Considerar organismos fósseis ou mais à esquerda do cladograma como ancestrais

Em nossa cultura, lemos as frases da esquerda para direita. Talvez por isso, muitos estudantes acabam fazendo uma leitura das filogenias de forma parecida, acreditando que os grupos do lado esquerdo são o começo da história evolutiva. Vamos analisar a figura 10, a seguir:

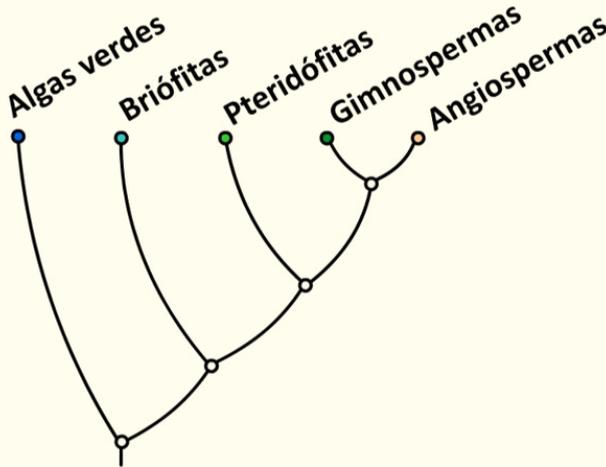


Figura 10. Cladograma representando a história evolutiva das plantas. Aqui cabe uma observação. Nem todas as filogenias aqui apresentadas estão de acordo com as relações de parentesco mais aceitas atualmente. No caso, a história evolutiva mais aceita para as plantas não está representada na figura 10. Entretanto, esse cladograma aparece frequentemente em livros de biologia, e estamos utilizando aqui por motivos didáticos.

Quais informações, sobre as relações de parentesco, podemos inferir a partir da figura 10? Podemos dizer que as algas, por exemplo, possuem um ancestral que compartilham com as briófitas, as pteridófitas, as gimnospermas e as angiospermas. Podemos dizer que briófitas compartilham um ancestral com as pteridófitas, as gimnospermas e as angiospermas. Mas não podemos dizer que algas ou briófitas são ancestrais diretos dos demais grupos. Entretanto, essa interpretação

equivocada aparece com frequência, como se o cladograma presente na figura 10 mostrasse a história abaixo (figura 11):



Figura 11. Leitura equivocada que pode aparecer a partir da interpretação do cladograma mostrando a história evolutiva das plantas.

Como visto anteriormente, os organismos ancestrais nos cladogramas estão representados pelos nós, e não pelos grupos atuais. Inclusive, vale lembrar novamente que é possível girar os cladogramas nos nós sem alterar as relações apresentadas. Logo, o cladograma mostrado na figura 9 poderia ter as algas como o grupo representado mais à direita, e angiospermas como grupo representado mais à esquerda sem mudar em nada as relações de parentesco apresentadas (veja o capítulo 8). Interpretações parecidas são comuns em cladogramas que mostram as relações evolutivas dos tetrápodes, quando é inferido equivocadamente que peixes originaram anfíbios, que originaram répteis que originaram mamíferos (veja o capítulo 5). Também em cladogramas que mostram as relações de parentesco dos grandes primatas, onde os estudantes interpretam que os chimpanzés originaram os humanos. Essa é uma interpretação muito comum, lendo as árvores evolutivas como um processo progressivo, no qual, muitas vezes, “a linha principal” leva em direção ao ser humano. Para uma discussão mais aprofundada sobre o tema veja capítulo 8 do volume I.

A discussão acima também pode ser estendida aos organismos fósseis. Apesar dos organismos fósseis poderem ser ancestrais de organismos atuais, este nem sempre é o caso. Os fósseis podem ajudar muito a entender de que forma certas transições ocorreram, como no caso do *Tiktaalik*, que ajuda a entender como os vertebrados aquáticos ocuparam os ambientes terrestres. Apesar disso, não podemos dizer apenas olhando para o cladograma da figura 12 que o *Tiktaalik* é um ancestral dos tetrápodes atuais, pelos mesmos motivos discutidos acima. Entretanto, o *Tiktaalik* fornece informações sobre a ordem em que as características presentes nos grupos atuais surgiram nestas linhagens, em relação a outras linhagens não aparentadas.

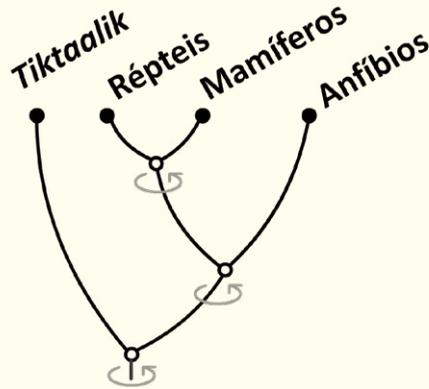


Figura 12. O *Tiktaalik*, uma espécie fóssil não é necessariamente ancestral direta dos tetrápodes atuais.

3) Considerar alguns grupos apresentados como “inferiores” ou “superiores”

Juízos de valor baseados em noções relacionadas com os conceitos de “progresso” e “superioridade” são comuns quando pensamos em biologia evolutiva (ver capítulo 8 do volume I). Não é de se admirar, portanto, que isso também apareça em interpretações equivocadas sobre as árvores evolutivas. Isso ocorre principalmente com visões de que os organismos que aparecem na parte superior, ou mais à direita, são mais avançados em algum sentido quando comparados com os mais próximos da base ou à esquerda. Já os mais abaixo ou à esquerda seriam mais primitivos, ou menos evoluídos.

Em termos filogenéticos, é complicado afirmar que um organismo é mais primitivo ou mais ‘avançado’ do que outro. Para clarificar, vamos ver o exemplo hipotético a seguir (figura 13):

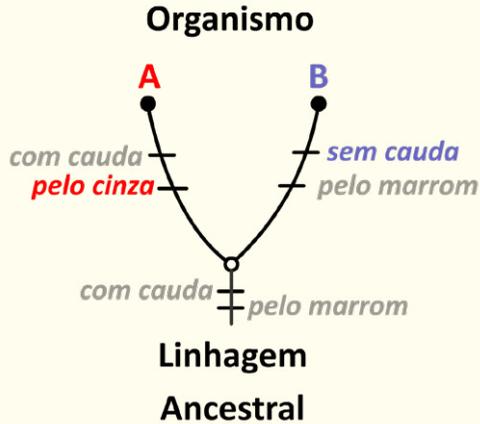


Figura 13. Exemplo de características plesiomórficas (em cinza) e apomórficas ou derivadas (coloridas).

Os organismos A e B possuem um ancestral comum que possui cauda e pelos marrons. Ao longo da história evolutiva de nosso grupo imaginário, essas duas características apresentaram um padrão interessante. Veja que no organismo A, a cauda permaneceu, mas a coloração dos pelos mudou para cinza. Por outro lado, o organismo B perdeu a cauda, ao passo que seu pelo permaneceu marrom. Assim, podemos dizer que o organismo A é mais primitivo que o B se olharmos para a presença de cauda, porque era assim no ancestral. Mas também podemos dizer que o B é mais primitivo do que A se focamos na coloração do pelo. As diferentes estruturas de um organismo evoluem de formas não necessariamente relacionadas, o que chamamos de **evolução em mosaico**. Nesse sentido, podemos inclusive imaginar um cenário no qual o ser humano possui uma característica mais primitiva do que uma espécie bacteriana, por exemplo. Como assim? Digamos que para uma determinada região do DNA, muito conservada por estar relacionada com o metabolismo de glicose, o ser humano possua uma sequência de bases mais parecida com o que era no ancestral que temos em comum com as bactérias. Já uma espécie de bactéria que não utiliza glicose teve uma maior quantidade de mutações nessa mesma sequência. Nesse caso, para essa característica bioquímica, podemos dizer que humanos são mais primitivos (lembram mais como era no ancestral)

e bactérias são mais avançadas/derivadas (mudaram mais em relação ao ancestral).

Novamente, podemos discutir o apresentado acima também em relação aos organismos fósseis. Veja novamente a figura 12 que apresenta o *Tiktaalik*. É comum cladogramas que apresentam organismos fósseis terem ramos mais curtos para esses grupos porque eles não sobreviveram até os dias atuais. Mas isso não significa que eles sejam “inferiores” ou necessariamente mais primitivos em diversas de suas características. Organismos atuais, “modernos”, poderiam ter problemas para sobreviver em ambientes do passado remoto, bem como organismos hoje extintos poderiam se dar muito bem. Como no exemplo da bactéria, algumas características de determinados organismos atuais podem ser consideradas mais primitivas do que aquelas de alguns organismos fósseis. Como visto anteriormente, algumas linhagens fósseis não necessariamente deixaram descendência atual, e sua evolução foi independente, podendo ter surgido nela diversas novidades evolutivas não partilhadas com nenhum grupo atual.

4) Considerar que organismos representados à esquerda ou mais próximos da base surgiram antes ou apresentam menos mudanças evolutivas

Quando olhamos para um cladograma, certos tipos de informações podem ou não ser inferidas. Podemos saber quem é parente mais próximo de quem, quais grupos possuem ou não determinadas características, a ordem de divergência das linhagens e, dependendo dos dados apresentados, podemos ter uma ideia do tempo em que elas ocorreram. Por outro lado, outras informações podem não ser possíveis de se “ler” a partir de um cladograma, sem análises mais profundas. Vamos analisar dois cladogramas para discutir um pouco melhor.

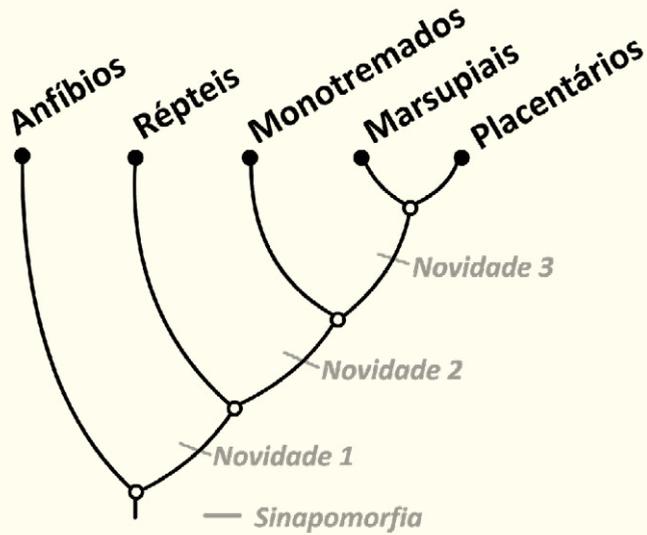


Figura 14. Cladograma mostrando possíveis relações de parentesco entre os tetrápodes.

Olhando para a figura 14, quem você considera que apareceu antes: os anfíbios ou os placentários (um grupo atual de mamíferos)? Muitos estudantes vão responder que foram os anfíbios, em parte, pela leitura da esquerda para a direita discutida anteriormente. Mas veja na figura 15, como esses mesmos estudantes ficariam confusos.

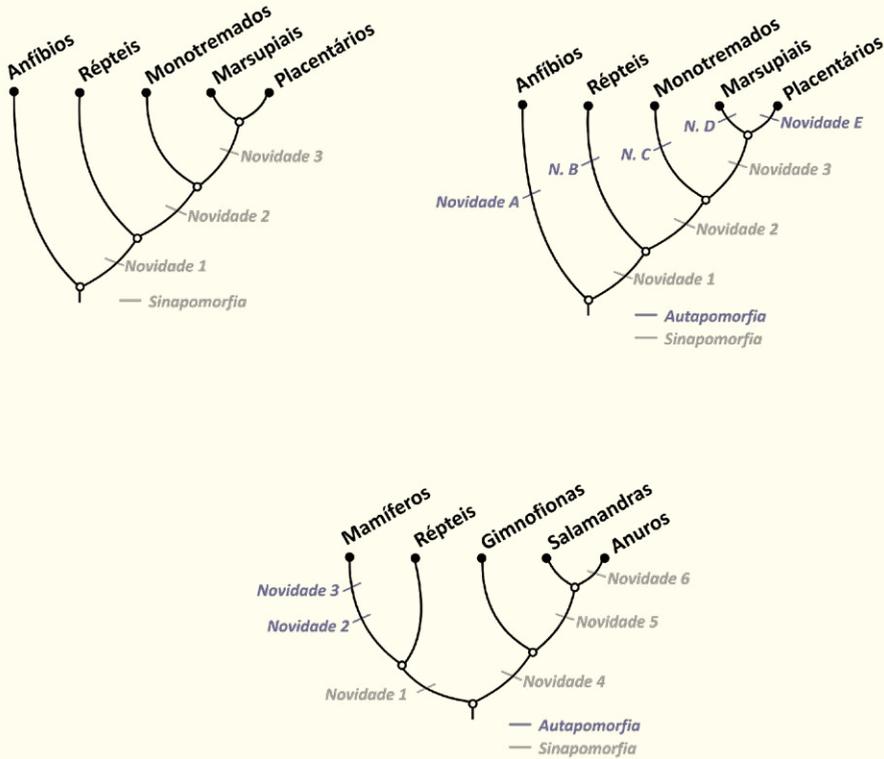


Figura 15. Outra versão de um cladograma mostrando possíveis relações de parentesco entre os tetrápodes.

A figura 15 mostra uma história basicamente igual àquela contada na figura 14. A diferença é que a diversidade de mamíferos está “condensada” e a diversidade de anfíbios está ‘expandida’ em seus sub-clados (gimnofionas, salamandras e anuros). Esta mudança na percepção do que está condensado ou expandido é pertinente na análise crítica de filogenias exibidas em livros didáticos, onde em geral as relações de interesse são aquelas dos grandes grupos. Vale ressaltar que, nos estudos filogenéticos, a informação obtida se dá com as espécies como terminais e não utilizando clados inteiros – mas a informação pode ser simplificada posteriormente, como nos exemplos acima. Assim, sem informações externas àquelas mostradas nas filogenias, não existe motivo para dizer que os anfíbios atuais surgiram antes dos mamíferos atuais. O padrão de divergência nos nós não ilustra quando os grupos

atuais surgiram, apenas os momentos nos quais divergiram das outras linhagens.

Muitos alunos responderiam que seriam os anfíbios, em resposta à pergunta acima, também por utilizarem ideias pré-concebidas do que seja um anfíbio ou um mamífero, e de como teria ocorrido sua evolução (veja o capítulo 5). Olhando para as figuras 14 e 15, o que podemos dizer é que o ancestral comum entre anfíbios, répteis e mamíferos, é mais antigo que o ancestral comum entre répteis e mamíferos. Ou seja, a divergência que acabou originando répteis e mamíferos é mais recente. É por isso que podemos dizer que eles são parentes mais próximo quando comparados com os anfíbios.

Outra noção comum é de que as espécies mais à esquerda, ou próximas da base, apresentam menos mudanças evolutivas do que as espécies da direita. Isso pode ser reforçado pela própria forma como os cladogramas são apresentados, mostrando as novidades evolutivas que foram importantes para esclarecer as relações de parentesco. Olhe com mais detalhe as figuras 14 e 15. Veja que na primeira existe uma característica (novidade 3) que só está presente em eutérios, enquanto para anfíbios não está mostrada nenhuma novidade. Mas isso não significa que não surgiu nenhuma novidade evolutiva na linhagem que originou os anfíbios, apenas que não estão sendo mostradas no referido cladograma. Se analisarmos a figura 15, vemos uma imagem que mostra várias novidades evolutivas presentes em anfíbios (4, 5 e 6) que não estão presentes em répteis e mamíferos, e que não aparecem na figura 14. De qualquer forma, se estivermos tratando de organismos vivos, uma espécie isolada em um ramo 'mais à esquerda' não significa que ela não mudou, ou que ela é mais antiga, já que não observamos seus parentes extintos (o que mostraria eventos de cladogênese), e ainda assim novidades evolutivas podem surgir por anagênese (microevolução).

5) Linhagem com menor diversidade é mais primitiva ou ancestral

Não existe nenhuma regra que diga que a partir da separação entre duas linhagens, uma deva ficar mais parecida com o ancestral e menos

diversa, enquanto outra monopolize as novidades evolutivas. Inclusive, como vimos anteriormente, diferentes características podem evoluir de forma independente. Ou seja, se um grupo se encontra atrelado ao nó mais basal de um grande clado, ele não precisa necessariamente ser mais similar ao ancestral em todas suas características, nem ser necessariamente menos diverso. Se tratando da diversidade atual, muitos grupos com numerosas espécies irradiaram nos últimos milhões de anos, como no caso do grupo dos passarinhos. Os pássaros superaram em número todos os outros grupos de aves, mas isso não significa que um pato ou uma ema sejam, em seu aspecto geral, um retrato fidedigno do ancestral de todas as aves. Sabemos que algumas características dos passarinhos são novidades evolutivas perante as outras aves, mas também sabemos que emas e patos apresentam uma evolução independente, que também conferiu a eles novidades evolutivas. O fato da diversidade de patos e emas, e seus parentes próximos, ser menor que a dos passarinhos, pode estar atrelada a diferentes taxas de extinção e irradiação evolutiva experimentada por estas linhagens, e não pelo fato deles supostamente apresentarem menos novidades evolutivas que passarinhos.

Se estivéssemos falando de espécies fósseis, essa mesma ressalva pode ser feita, já que, como visto anteriormente, não apenas de ancestrais ‘vive’ o registro fóssil. O registro fóssil oferece uma possibilidade de conhecermos parte da diversidade pretérita que não deixou descendência atual. E muitas vezes são integrantes destas linhagens que recuperamos no registro fóssil. Retomando o exemplo das aves, se no futuro apenas os passarinhos sobrevivessem, e encontrássemos fósseis de patos e emas, poderíamos reconstruir suas relações filogenéticas. É esperado que os resultados fossem similares ou os mesmos da topologia recuperada atualmente, mas ainda que sejam patos e emas fósseis eles não são ancestrais diretos dos passarinhos do futuro. Ou seja, é esperado que clados totalmente extintos, mas aparentados a linhagens atuais, representem um componente importante do registro fóssil. Ainda que não sejam os ancestrais e apresentem uma evolução independente restrita a eles, com suas novidades evolutivas exclusivas,

eles podem auxiliar no entendimento das relações de parentesco e especialmente na evolução morfológica de um grupo.

Um exemplo interessante ocorre no que é conhecido como ‘a conquista do ambiente terrestre pelos vertebrados’. A evolução dos tetrápodes de ancestrais similares a ‘peixes’ está bem documentada no registro fóssil. A espécie extinta *Eusthenopteron*, descoberta no final do século 19, foi essencial para este entendimento, tornando-se um dos mais emblemáticos fósseis. Como seu aspecto geral é similar ao de ‘peixes’, e diversas características dele eram compartilhadas exclusivamente com os tetrápodes, ele foi considerado como um ‘elo’ entre os ‘peixes’ e os tetrápodes – uma forma ‘transicional’. Muitos autores inclusive consideravam que *Eusthenopteron* estaria adaptado a perambular por áreas alagadas, sendo este seu modo de vida. Atualmente, entendemos que *Eusthenopteron* é um táxon extremamente adaptado à vida dentro d’água, e que faz parte de um clado relativamente diverso, que continuou a se diversificar mesmo depois que os tetrapodomorfos passaram a se especializar em ambientes terrestres.

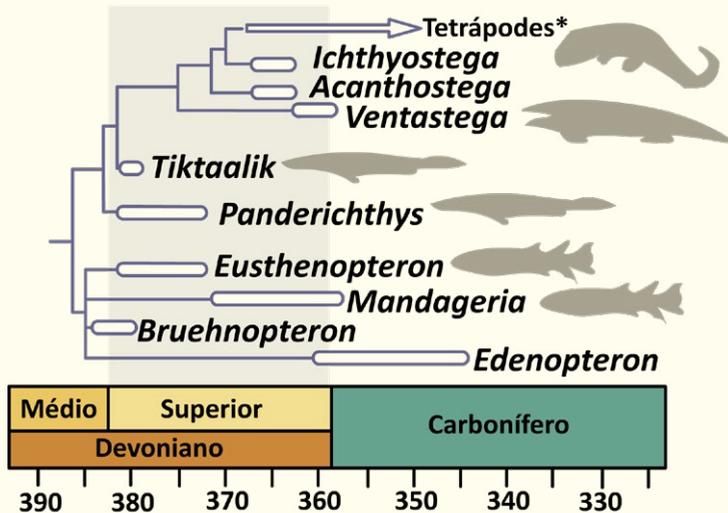


Figura 16. Relações filogenéticas entre os tetrápodes e seus parentes próximos do Devoniano e Carbonífero (números indicam milhões de anos atrás) – baseado na filogenia e datações disponíveis em Maclver et al. (2017). *Indica que não apenas os tetrápodes estariam representados pela flecha, mas também outros organismos mais aparentados a eles.

Eusthenopteron não representa um ancestral direto de toda esta linhagem, e seu grupo apresenta uma série de especializações exclusivas deles, mas ainda assim ele demonstra como as modificações morfológicas possibilitaram o surgimento dos tetrápodes e suas novidades evolutivas vinculadas ao ambiente terrestre (figura 16). Outro indicativo da não ancestralidade de *Eusthenopteron* é o fato de ele ter coexistido (ou ser relativamente mais recente, segundo alguns autores) com outras espécies mais proximamente relacionadas aos tetrápodes (e potencialmente melhores candidatas a serem ancestrais), como o caso do *Panderichthys* e *Tiktaalik*. Ainda que para muitas pessoas isso possa ‘prejudicar’ a ideia da evolução dos tetrápodes, na realidade ela corrobora uma visão mais dinâmica da evolução destes grupos. Lembre-se da analogia de uma família humana, mencionada anteriormente, não precisamos encontrar necessariamente os avós, já que primos e irmãos também contêm informações genealógicas.

Vale ressaltar também que ao resumirmos a trajetória evolutiva de um grupo como a ‘transição da água para a terra’ estamos incorrendo em um problema teleológico. A diversidade atual é um retrato de distintas taxas de diversificação e extinção e, portanto, quando utilizamos o termo ‘transicional’ estamos reforçando a ideia de que existe um direcionamento na evolução dos tetrápodes ou de outros grupos em outras situações. Ao analisarmos uma filogenia nos deparamos com um mapa das relações de parentesco entre a biodiversidade amostrada. Diversos são os termos que auxiliam a nos localizar na árvore, mas estes termos podem muitas vezes confundir mais que ajudar. Tanto em ambiente acadêmico quanto no escolar alguns termos merecem atenção ao serem utilizados. Como vimos neste capítulo, se a filogenia representa apenas organismos atuais, não podemos chamar de ancestrais nenhum deles. Os ancestrais estão representados pelos nós, e o mesmo vale para filogenias que demonstrem organismos extintos. Nestes casos, podemos utilizar organismos atuais como ‘modelos’ para certos atributos similares ao dos ancestrais, ou munidos de outras evidências, podemos mostrar organismos fósseis que sejam similares ou mesmo os prováveis ancestrais.

Considerações finais

O cenário que a literatura aponta sobre a compreensão da sistemática filogenética pelos estudantes sugere que o ensino atual de biologia não está sendo eficaz no desenvolvimento do pensamento filogenético. Todas essas dificuldades com o pensamento filogenético são barreiras para a compreensão da evolução enquanto processo. O presente capítulo defendeu a importância da sistemática filogenética para a biologia, bem como ofereceu um guia introdutório sobre a área. Foram apresentadas habilidades necessárias para o pensamento filogenético e equívocos comuns apresentados por estudantes quando interpretam árvores evolutivas. Esperamos que esse material sirva de apoio para professores no momento de trabalhar sistemática filogenética em sala de aula.

Sugestão de leitura

- AMORIM, D.S. **Fundamentos de sistemática filogenética**. Ribeirão Preto: Holos, 2009.
- DAWKINS, R. **A Grande História da Evolução**. São Paulo: Companhia das Letras, 2009.
- NETO, V.D.P.; PAESI, R.A. Sistemática Filogenética: abordando a evolução em sala de aula. In: ARAUJO, L.A.L (Org.). **Evolução Biológica: da pesquisa ao ensino**. Porto Alegre: Fi, p. 245-262, 2017.

Referências bibliográficas

- ARAÚJO, L.A.L. Aprendendo evolução biológica a partir das árvores evolutivas. In: ARAUJO, L.A.L (Org.). **Evolução Biológica: da pesquisa ao ensino**. Porto Alegre: Fi, 455-472, 2017.
- AMORIM, D.S. **Fundamentos de sistemática filogenética**. Ribeirão Preto: Holos, 2009.
- ATKINSON, Q. D.; GRAY, R. D. Curious parallels and curious connections - Phylogenetic thinking in biology and historical linguistics. **Systematic Biology**, v. 54, n. 4, p. 513-526, 2005.

- BAUM, D. A.; SMITH, S. D.; DONOVAN, S. S. S. The Tree-Thinking Challenge. **Science**, v. 310, n. 2005, p. 10–12, 2013.
- BRONZATI, M. Should the terms ‘basal taxon’ and ‘transitional taxon’ be extinguished from cladistic studies with extinct organisms? **Palaeontologia Electronica**, p. 1-12, 2017.
- CALDWELL, R. et al., **Understanding Evolution**. Website acessado em Setembro de 2020: <https://evolution.berkeley.edu/evolibrary/home.php>.
- CROZIER, R. H. Preserving the Information Content of Species: Genetic Diversity, Phylogeny, and Conservation Worth. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 28, n. 1, p. 243–268, 1997.
- GREGORY, T. R. Understanding Evolutionary Trees. **Evolution: Education and Outreach**, v. 1, n. 2, p. 121–137, 2008.
- HARPER, K. N. et al. On the origin of the treponematoses: a phylogenetic approach. **PLoS Neglected Tropical Diseases**, v. 2, n. 1, 2008.
- MEIR, E. et al. College Students’ Misconceptions About Evolutionary Trees. **Am Biol Teach**, v. 69, n. 7, 2007.
- MEYER, D.; EL-HANI, C.N. **Evolução: o sentido da biologia**. UNESP, São Paulo: 2005.
- NETO, V.D.P.; PAESI, R.A. Sistemática Filogenética: abordando a evolução em sala de aula. In: ARAUJO. L.A.L (Org.). **Evolução Biológica: da pesquisa ao ensino**. Porto Alegre: Fi, p. 245-262, 2017.
- NOVICK, L. R.; CATLEY, K. M. Reasoning About Evolution’s Grand Patterns: College Students’ Understanding of the Tree of Life. **American Educational Research Journal**, v. 50, n. 1, p. 138–177, 2013.
- NOVICK, L. R.; CATLEY, K. M.; FUNK, D. J. Characters Are Key: The Effect of Synapomorphies on Cladogram Comprehension. **Evolution: Education and Outreach**, v. 5, n. 3, p. 539–547, 2010.
- O’HARA, R. J. Population thinking and tree thinking in systematics. **Zoologica Scripta**, v. 26, n. 4, p. 323–329, 1997.
- PHILLIPS, B. C. et al. Teaching Tree Thinking to College Students: It’s Not as Easy as You Think. **Evolution: Education and Outreach**, v. 5, n. 4, p. 595–602, 2012.
- SANDVIK, H. Tree thinking cannot taken for granted: Challenges for teaching phylogenetics. **Theory in Biosciences**, v. 127, n. 1, p. 45–51, 2008.

THANUKOS, A. Evolutionary Trees from the Tabloids and Beyond. **Evolution: Education and Outreach**, v. 3, n. 4, p. 563–572, 2010.

VOGEL, G. HIV Strain Analysis Debuts i Murder Trial. **Science**, v. 282, p. 851–852, 1998.

WHEELER, W.C. **Systematics: A Course of Lectures**. Wiley-Blackwell. 2012.

WILEY, E. O. Why Trees Are Important. **Evolution: Education and Outreach**, v. 3, n. 4, p. 499–505, 2010.

2

BACTÉRIAS E ARQUEIAS

OS PROCARIOTOS E SUAS IMPLICAÇÕES NO CENÁRIO EVOLUTIVO

Fernando Bueno Ferreira Fonseca de Fraga

Introdução

Difícilmente alguma pessoa discordaria da afirmação de que a Terra é um planeta muito especial. Como seres humanos, você e eu reconhecemos este pequeno ponto no universo como a nossa casa. Aqui, nossa espécie tem observado, por milhares de anos, o desfile dos mais exuberantes seres vivos ao longo da história. Ainda assim, na maior parte do tempo nós conseguimos capturar somente uma ínfima fração do real espetáculo que está em curso ao nosso redor.

Por muitos séculos, naturalistas descobriram, catalogaram e enumeraram plantas e animais, em um empreendimento para entender como a vida funciona. O que eles não sabiam é que, ainda que fizessem um esforço extraordinário, eles estariam fadados ao fracasso. Isso porque a vida na Terra sempre guardou um mistério que estava muito além da percepção humana: A existência de um “**Mundo Microbiano**”. Mesmo estando bem abaixo dos nossos pés, dentro dos nossos corpos e junto da nossa comida, nossa limitação de sentidos não permitiu reconhecer a existência das formas microscópicas de vida até cerca de 400 anos atrás.

Hoje sabemos que a vida pode se desenvolver de forma microscópica ou macroscópica, ou seja, podemos dizer que ela está dividida entre “**Micróbios**” e “**Macróbios**”. Outra importante constatação atual é a de que os micróbios superam em muito os macróbios neste planeta.

Para compreender melhor toda essa diversidade e suas relações evolutivas, atualmente os cientistas agrupam os organismos celulares em uma árvore universal da vida composta por três grandes **Domínios**, denominados Bacteria, Archaea e Eukarya (figura 1).

Uma rápida análise dessa árvore nos permite perceber que os micróbios estão presentes nos três domínios da vida e que dois destes domínios são formados por organismos denominados procariotos. Embora a massiva presença dos micro-organismos seja um fato muito relevante, boa parte das pessoas ainda desconhece sua importância crucial para o planeta. De um modo geral, uma grande parte da população ainda enxerga os micróbios a partir de uma perspectiva pessimista, pois ainda os associa majoritariamente a processos prejudiciais ou doenças. A manutenção desta percepção negativa se deve a fatores diversos, mas certamente está relacionada com as abordagens no ensino de microbiologia.

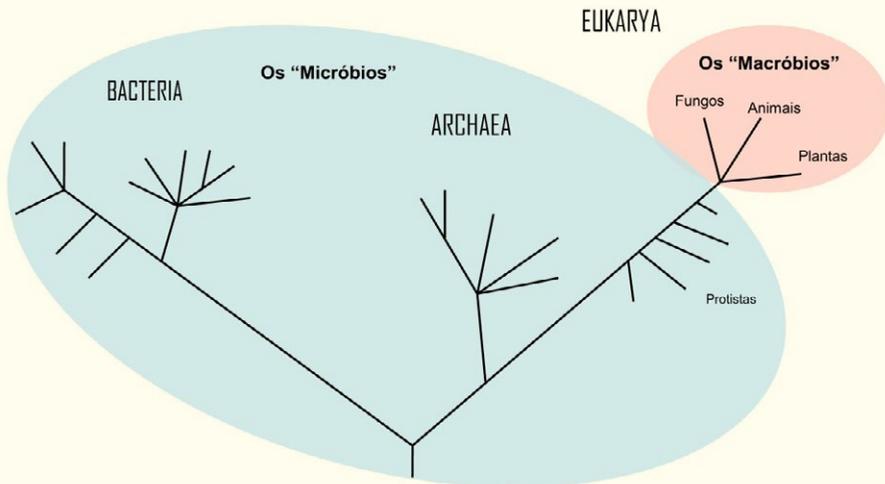


Figura 1. Relações filogenéticas no mundo vivo com base na homologia de RNA ribossômico. Todos os organismos celulares são classificados em um dos três domínios existentes, Bacteria e Archaea (procariotos) e Eukarya (eucariotos), cada um dividido em vários filos. Note que os micróbios possuem representantes no três domínios da vida, sendo dois destes domínios compostos apenas por procariotos. Modificado de Swanson et al (2016).

Para mudar a visão das pessoas sobre as bactérias, por exemplo, é necessário apresentar diferentes perspectivas e usar novas abordagens, que possibilitem uma melhor compreensão sobre a natureza desses or-

ganismos. É nesse sentido que uma aproximação entre a biologia evolutiva e o ensino de microbiologia se torna urgente. Os micro-organismos procarióticos, como bactérias e arqueias, podem ser considerados os principais atores da vida na Terra. Acredita-se que esses organismos colonizaram o planeta muito cedo e desde então tem influenciado drasticamente o desenvolvimento das demais formas de vida.

Esse texto tem como principal objetivo demonstrar como a adoção de uma perspectiva evolutiva no ensino de microbiologia pode ampliar a compreensão sobre a diversidade e importância dos procariotos. Em um primeiro momento, será discutido o que caracteriza esses organismos e como o estudo de suas relações evolutivas causou uma revolução em toda a biologia moderna. A seguir, será apresentado como os cientistas investigam o passado, na busca por evidências das primeiras formas de vida procarióticas. Em um terceiro momento, diversos aspectos do Domínio Bacteria serão abordados, com um enfoque evolutivo sobre temas pouco explorados nos livros texto convencionais, tal como a diversidade morfológica das bactérias. Por fim, será feita uma apresentação de aspectos fundamentais da biologia do Domínio Archaea, com a finalidade de fomentar seu ensino nas aulas de microbiologia, o qual ainda é escasso ou inexistente.

I. Quem são os procariotos?

No ensino de biologia um dos primeiros conceitos a ser trabalhado é como a vida se organiza em estruturas diminutas, chamadas células. Ao tratar deste tema, costumamos apresentar aos estudantes uma das mais fundamentais dicotomias que permeiam a biologia: a diferenciação entre os organismos que possuem células procarióticas e aqueles que possuem células eucarióticas. Esses termos fazem referência à organização estrutural das células, sendo a característica mais marcantes das células eucarióticas (*Eu* = verdadeiro e *Karyon* = núcleo) a presença de uma membrana que envolve o material genético cromossômico, formando o núcleo celular. Já nos procariotos (*Pro* = anterior e *Karyon* = núcleo), o termo remete a ausência desta separação entre material

genético cromossômico e citoplasma. Ele carrega também outro significado implícito: o de que a estrutura celular procariótica surgiu anteriormente (por isso *Pro* = anterior) à estrutura eucariótica na evolução das células.

O termo procarioto tem sido utilizado desde o início do século XX para se referir aos organismos nos quais o núcleo verdadeiro não está presente, como nas bactérias. Porém, se popularizou somente após a publicação do trabalho *The Concept of a Bacterium* de Roger Stanier e C. B. van Niel, em 1962. Estes dois pesquisadores estavam há décadas envolvidos no debate sobre a definição das bactérias como um grupo singular de organismos e estabelecer uma taxonomia que refletisse essa singularidade. Na busca por essa definição, os autores fizeram uma comparação entre as características das bactérias e dos demais organismos, utilizando os termos procariotos e eucariotos para se referir a eles, respectivamente. Entre as várias características que diferenciariam os procariotos estavam: a) ausência de uma membrana nuclear; b) ausência de membranas internas que formassem organelas, como a mitocôndria ou os cloroplastos; c) ausência de reprodução sexuada; d) a presença de parede celular formada por mucopeptídeos; entre outras. É importante notar que o trabalho de Stanier e van Niel, embora muito significativo para a bacteriologia, acabou por definir os procariotos com base naquilo que lhes faltava em relação aos eucariotos, o que foi criticado por criar uma “**definição negativa**” do que seria uma bactéria.

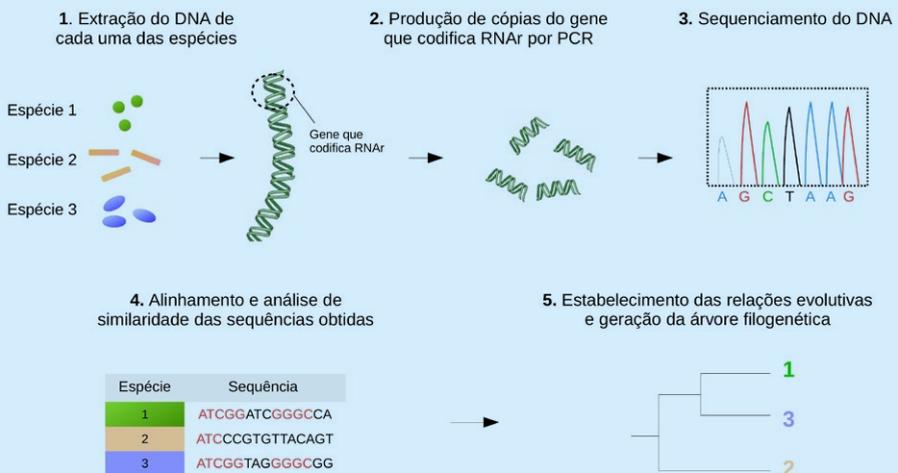
De todo modo, essa dicotomia entre procariotos e eucariotos se estabeleceu nas décadas seguintes e influenciou profundamente as novas propostas de classificação dos seres vivos da época, especialmente no antigo e bem difundido sistema dos 5 Reinos proposto por Robert Whittaker, em 1969. Nele, as bactérias passaram a ocupar exclusivamente o Reino Monera (estabelecido com base na célula procariótica), enquanto os eucariotos estavam distribuídos nos Reinos Protista, Fungi, Animalia e Plantae.

Uma revolução na biologia moderna: o estudo dos procariotos e a árvore filogenética universal

Na segunda metade do século XX, muitos microbiologistas empregavam seus esforços na busca de uma classificação que refletisse a história natural das bactérias. Todavia, a organização desses organismos em categorias taxonômicas como famílias e gêneros era uma tarefa complexa e confusa. As similaridades morfológicas e bioquímicas utilizadas na época nem sempre refletiam o parentesco entre as espécies bacterianas. Além disso, a grande diversidade de organismos tornava a tarefa laboriosa e ainda mais difícil. De fato, nesta época alguns proeminentes microbiologistas declararam publicamente que seria impossível relacionar todas as bactérias em uma classificação que refletisse corretamente sua história evolutiva. Todavia, esse cenário mudaria completamente com a insistência do cientista Carl Woese em aplicar técnicas de biologia molecular para compreender a evolução da vida. Após os anos 50, muitos cientistas investigavam a estrutura de ácidos nucleicos, as propriedades do código genético e sua relação com a produção de proteínas. Não demorou muito para que o dogma central da biologia molecular (DNA → RNA → Proteínas) fosse estabelecido. Devido a aparente universalidade desse processo, alguns cientistas perceberam que o mesmo tinha grandes implicações evolutivas e, entre eles, estava o microbiologista Carl Woese.

Nos anos 70, Woese desenvolvia pesquisas com o código genético e síntese de proteínas e percebeu que um tipo específico de RNA presente nos ribossomos (RNAr) seria um bom “marcador evolutivo”. As sequências nucleotídicas de RNAr estão presentes em todos os organismos e são bastante conservadas, mas pequenas mudanças em regiões específicas permitem estabelecer distâncias evolutivas entre os mesmos. Após estabelecer uma técnica pioneira de análise de sequências de RNAr, Carl Woese e seu aluno George Fox utilizaram a mesma para comparar o RNAr de diversos procariotos.

Eles perceberam que o padrão obtido de procariotos produtores de metano diferia muito das demais bactérias e indicava uma relação evolutiva mais próxima com os eucariotos do que com qualquer outro procarioto analisado. Em 1977, Carl Woese e George Fox revelaram pela primeira vez ao mundo que existem dois grupos de organismos procarióticos muito diferentes do ponto de vista evolutivo: bactérias e arqueias. Como consequência desta descoberta, anos mais tarde Woese propôs formalmente a ideia de que a vida na Terra evoluiu e se diversificou em 3 Domínios celulares, aos quais ele denominou Bacteria, Archaea e Eukarya. A descoberta do Domínio Archaea por si só já é uma das maiores revoluções da biologia moderna. Todavia, o trabalho de Woese tem ainda mais relevância quando percebemos que ele possibilitou a construção de uma árvore da vida universal, utilizando um método pioneiro de filogenia molecular. Os experimentos usavam sequências de rRNA, várias enzimas de restrição, além de técnicas eletroforéticas para gerar padrões de rRNA que levavam semanas para serem analisados. Atualmente, sequências de DNA que codificam para o rRNA de procariotos (16S rRNA) e eucariotos (18S rRNA) são rapidamente analisadas utilizando plataformas de bioinformática. Contudo, o princípio geral continua sendo o mesmo proposto por Woese há mais de 40 anos.



Visão geral da aplicação do sequenciamento de genes de rRNA para inferir relações filogenéticas.

Os eventos descritos acima marcaram profundamente a biologia, sendo que os termos bactérias, procariotos e monera passaram a ter uma estreita ligação. Em muitos casos, passaram a ser usados como “equivalentes” na linguagem de alguns biólogos. Mesmo nos dias de hoje essa relação direta ainda é reforçada no ensino de biologia, pois não é raro ouvirmos uma explicação sobre a célula procariótica ser complementada pela expressão “a célula típica das bactérias”, o que, atualmente, pode colocar o professor em uma grande cilada.

O problema com essa associação é que nos últimos 40 anos o campo da microbiologia passou por muitas mudanças. A chegada de novas tecnologias relacionadas à biologia molecular e à computação, bem como o aprimoramento da microscopia eletrônica e da química analítica, possibilitaram aos cientistas um novo olhar sobre os procariotos. Esses organismos fantásticos estão finalmente tendo seus mistérios desvendados. Talvez a mais profunda das mudanças seja a constatação de que os procariotos não podem mais ser resumidos às bactérias. Isso porque essa arquitetura celular é encontrada em dois grupos de organismos que evoluíram de forma independente e hoje constituem dois domínios distintos da vida: Bactéria e Archaea (veja o quadro “Uma revolução na biologia moderna: o estudo dos procariotos e a árvore filogenética universal”).

Questões de pesquisa para reflexão e debate

Reúna os alunos e proponha discussões sobre as seguintes questões:

- 1 - Qual o propósito de representar os organismos em uma árvore universal da vida?
- 2 - Em quais domínios da árvore da vida encontramos vida microscópica?
- 3 - Em quais domínios da árvore da vida encontramos vida procariótica?
- 4 - Contextualize historicamente o momento em que Woese e Fox fizeram a descoberta do Domínio Archaea e como este fato influenciou toda a biologia moderna.

2. Há quanto tempo os procariotos habitam o planeta?

Hoje está claro para os cientistas que a Terra foi o palco para um grande espetáculo da vida microbiana desde muito cedo e que suas características foram e são influenciadas profundamente por essas formas de vida. Mas estabelecer um ponto de partida para a jornada microbiana na Terra não é uma tarefa simples. Nesse sentido, uma pergunta relevante é a seguinte: como podemos saber o que ocorreu em um passado tão distante?

Investigar a existência de seres vivos no passado sempre é um grande desafio para os cientistas. Para conseguir informações eles geralmente procuram por vestígios, tais como fósseis de animais e plantas, associados a rochas que possam ter a idade determinada experimentalmente. No caso da busca por vida ancestral microbiana a tarefa se torna ainda mais difícil, pois o processo de fossilização raramente preserva exemplares de micro-organismos.

Todavia, o avanço das técnicas e equipamentos tem possibilitado a busca por traços de micro-organismos em formações rochosas de bilhões de anos. Esses vestígios podem ser microestruturas que se assemelham à morfologia microbiana, macroestruturas biossedimentares formadas pela ação microbiana ou, até mesmo, caminhos e rastros em rochas que indiquem presença de vida. Outra forma de evidência são alterações químicas diretamente relacionadas à atividade biológica, como mudanças em isótopos de carbono, enxofre e nitrogênio, ou então a presença de moléculas de origem exclusivamente biológica. Além do registro fóssil, o conhecimento sobre o desenvolvimento geológico do planeta e análises utilizando genes e proteínas como relógios moleculares têm sido empregados para elucidar os eventos biológicos na Terra primitiva (veja o quadro “Origens da vida: investigando o maior quebra cabeças da biologia”).

A formação da Terra é estimada há 4,5 bilhões de anos e é comumente aceito que logo após sua formação o planeta passou por ciclos de completa esterilidade. Eventos como o impacto que levou à forma-

ção da Lua, bombardeamento de asteroides e temperaturas muito elevadas, impediram a emergência e sustentação da vida. Somente após o resfriamento do planeta, que possibilitou o acúmulo de água em sua superfície, um cenário mais favorável para a organização e surgimento da vida se estabeleceu. Essas mudanças possivelmente ocorreram nos primeiros 500 milhões de anos da história da Terra.

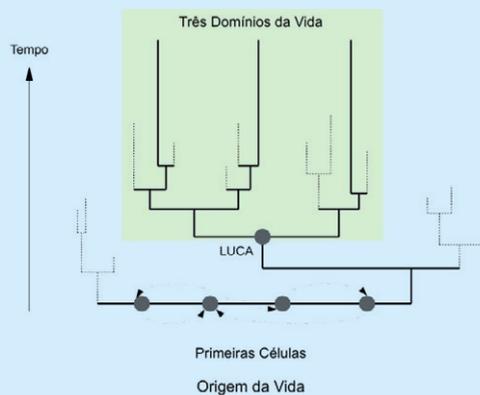
Embora haja evidências de que o planeta já apresentasse condições de sustentar vida há cerca de 4 bilhões de anos, as primeiras evidências inquestionáveis de vida procariótica datam de 3,4 bilhões de anos atrás, em formações microbianas fossilizadas denominadas estromatólitos. A análise de estromatólitos modernos evidenciou que essas estruturas biossedimentares contêm comunidades de micro-organismos dispostas em várias camadas, as quais facilitam a deposição de carbonatos. Os estromatólitos modernos são raros e geralmente ocorrem em ambientes rasos de água salgada. Avaliações das comunidades microbianas desses estromatólitos demonstraram o papel fundamental de bactérias fotossintetizantes, como as cianobactérias, no seu processo de formação.

Origens da vida: o maior quebra-cabeça da biologia

A transição entre a química e a biologia após a formação do planeta Terra é aceita como um longo processo. Diferentes moléculas inorgânicas e orgânicas primitivas possivelmente estavam envolvidas na organização de formas rudimentares de metabolismo, informação genética e encapsulamento. A descoberta de moléculas de RNA com capacidades catalíticas (ribozimas) e a demonstração que lipídeos formam estruturas similares a membranas em laboratório, pavimentaram o caminho para novas hipóteses sobre a vida primitiva. Neste cenário, populações muito distintas de protocélulas (formadas por diferentes tipos de material genético encapsulado em membranas) podem ter tomado lugar e estar sujeitas a pressões seletivas e reprodução diferencial, em um cenário evolutivo darwiniano. Embora o resultado imediato dessas dinâmicas não sejam células modernas (mas sim diferentes ar-

ranjos de formas de vida, muitos das quais podem ter sofrido extinções em massa), é comumente aceito que uma linhagem prosperou e deu origem aos 3 domínios da vida que conhecemos hoje. Essa hipótese leva em consideração o que sabemos sobre as formas de vida celulares do presente. Nos domínios Bacteria, Archaea e Eucarya a maneira como a informação genética é armazenada e processada para produzir proteínas apresenta um “processo padrão”, baseado em DNA, RNA e um código genético universal. Essas, entre outras evidências, sugerem fortemente que toda a vida na Terra descende de uma linhagem de células primitivas e, portanto, possui ancestralidade comum.

Para investigar essa ancestralidade profunda, atualmente os cientistas criaram o conceito conhecido como LUCA (Last Universal Common Ancestor), que seria um ancestral hipotético dos três domínios de seres vivos, o qual teria lugar antes da divergência entre a linhagem que originou bactérias e a linhagem que originou arqueias/eucariotos.



A transição entre química e biologia pode ter ocorrido inúmeras vezes na Terra primitiva. Algumas linhagens de protocélulas foram extintas (linhas tracejadas), mas ao menos uma linhagem prosperou e se diversificou por bilhões de anos dando origem aos domínios celulares atuais. As setas indicam o intenso intercâmbio genético entre protocélulas.

A análise de estromatólitos fossilizados da formação de *Strelley Pool* na Austrália evidenciou a presença de camadas compatíveis com aquelas formadas por cianobactérias. Além disso, os fósseis registram alterações em isótopos químicos compatíveis com diferentes metabolismos microbianos. Estes estromatólitos indicam a existência de organismos fotossintetizantes do domínio Bacteria no planeta há pelo menos 3,4 bilhões de anos (figura 2).

De modo geral, essas evidências indicam que comunidades microbianas já dominavam a Terra há cerca de 3,5 bilhões de anos. Devi-

do à complexidade envolvida no processo, a fotossíntese anoxigênica realizada pelos ancestrais de cianobactérias deve ter evoluído posteriormente a outras formas de metabolismo microbiano, o que coloca a origem do Domínio Bacteria em um passado muito mais remoto que o registro fóssil de estromatólitos da Austrália indica.

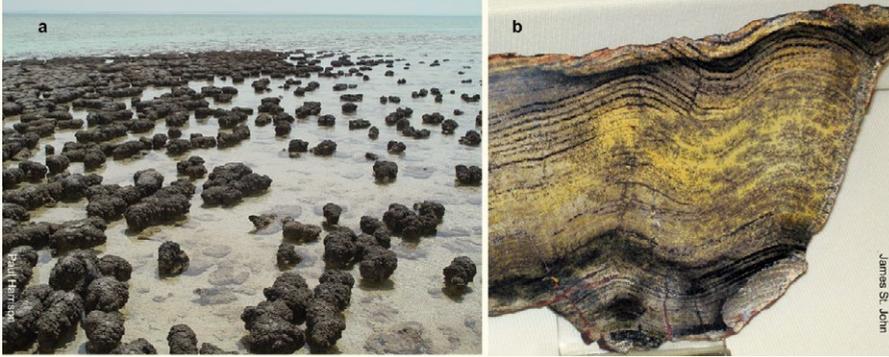


Figura 2. a) Estromatólitos modernos na Austrália (*Shark Bay*); b) Segmento de estromatólito da formação de *Strelley Pool*, Austrália (3.35-3.46 B.a). Fonte: Wikimedia Commons.

A data dos primeiros vestígios de vida microbiana na Terra é bastante disputada e novas propostas são apresentadas com frequência no campo da paleomicrobiologia. As estimativas mais antigas de alterações químicas de origem biogênica são de 4,1 bilhões de anos e envolvem alterações nas proporções de isótopos de carbono em rochas da Austrália. Para a presença de microfósseis (estruturas semelhantes a células), as estimativas vêm de rochas de 3,8 bilhões de anos da Groenlândia apresentadas em 1979. Todavia, enquanto as alterações dos isótopos na Austrália carecem de uma confirmação inquestionável com atividade microbiana, os vestígios da Groenlândia foram reavaliados e considerados como pseudofósseis. Esses exemplos demonstram a dificuldade de achar vestígios que suportem as muitas análises que devem ser feitas para confirmar sua origem biológica e eliminar a possibilidade de artefatos. Desse modo, a evidência inquestionável de vida microbiana mais antiga continua sendo atribuída aos estromatólitos fósseis de *Strelley Pool* na Austrália.

Para o domínio Archaea, a busca por vestígios do passado ganhou um elemento novo. Uma propriedade singular de alguns organismos

deste domínio é a produção de metano e evidências de atividade biológica envolvendo transformações deste elemento são usados como um marcador químico da presença de arqueias. Bioassinaturas no registro fóssil em diferentes formações rochosas do planeta indicam atividade metanogênica associada a arqueias de forma robusta há pelo menos 2,6 bilhões de anos. Todavia, indícios menos conclusivos de metano de origem microbiana apontam os primeiros registros do domínio Archaea há pelo menos 3,4 bilhões, na formação de Dresser localizada na Austrália.

3. Domínio Bacteria: diversidade para além da bioquímica

As bactérias são conhecidas pelos cientistas há pelo menos 300 anos, quando o holandês Antoni Van Leewenhock (1632-1723) descreveu a presença de pequenas criaturas em amostras analisadas ao microscópio no século XVII. Se pensarmos que as investigações sobre plantas e animais datam de milênios, veremos que nossa jornada científica para desvendar o mundo microbiano ainda está na sua infância. Ainda assim, de Van Leewenhock até os dias atuais podemos considerar que as informações obtidas sobre esses micro-organismos revolucionaram a maneira como nós vemos o mundo.

As bactérias ganharam muito destaque na ciência do século XIX, especialmente na medicina. A descoberta que algumas delas eram responsáveis por doenças impulsionou a pesquisa e o desenvolvimento da microbiologia. Mais de um século nos separam da chamada “idade de ouro” da microbiologia e as investigações sobre os micro-organismos levaram os cientistas a perceber que as bactérias são na verdade responsáveis, na sua imensa maioria, pela saúde de indivíduos e de ecossistemas. Embora esse fato seja sustentado pelas novas abordagens da microbiologia e pela geração massiva de dados sobre genômica ambiental, o termo bactéria ainda é sinônimo de “prejuízo” e “doença” no imaginário de boa parte da população.

Nesse contexto, o ensino e a popularização de conhecimentos sobre microbiologia se fazem fundamentais. Todavia, novas abordagens devem ser exploradas para afastar a visão pessimista que apresenta esses micro-organismos como meros causadores de doenças. Uma abordagem mais ampla no ensino de microbiologia, que busque relacionar temas fundamentais como ecologia e evolução, pode aproximar os estudantes da real biodiversidade bacteriana e de sua importância para a manutenção da vida no planeta.

O Domínio Bacteria apresenta uma imensa diversidade biológica. Desde os primeiros estudos envolvendo microbiologia ambiental do início do XX, sabe-se que as bactérias são numerosas no ambiente e se apresentam de diversas formas. No século XXI, os avanços tecnológicos e desenvolvimento das abordagens “ômicas” (como genômica, proteômica e metabolômica) têm reafirmado a ubiquidade e a diversidade bacteriana. Apesar disso, a compreensão de que o processo evolutivo gerou uma miríade de características nas linhagens bacterianas parece restrito a pequenos círculos acadêmicos e, certamente, ainda não é destaque no ensino de microbiologia.

Uma visão mais ampla sobre a biodiversidade bacteriana pela população em geral encontra diversas limitações. Ao longo do ensino básico, muitos estudantes não têm acesso aos equipamentos ou à estrutura necessária para observar diretamente as bactérias. Muitas vezes, a apresentação do grupo fica restrita a um desenho na lousa ou no livro-texto, que traz uma célula bacteriana isolada com uma série de caracteres que as mesmas podem apresentar (como flagelos ou cápsula). As formas celulares que possivelmente estão no imaginário dos estudantes variam entre bactérias “arredondadas” (cocos) e “alongadas” (bacilos). Esse recorte limitado que é visto em muitos livros-texto pode, em partes, ser explicado por um problema mais geral que permeia as ciências da vida: o uso de organismos modelo (veja o quadro “Organismos modelo e sua influência no ensino de (micro)biologia”).

Para uma melhor compreensão do Domínio Bacteria, é necessário recorrer tanto às informações passíveis de generalização, obtidas dos organismos modelo, como as particularidades de linhagens menos conhecidas. Nesse sentido, abordagens que proporcionem uma visão

mais ampla e diversificada sobre os micro-organismo são desejáveis. A adoção de uma perspectiva ecológico-evolutiva no ensino de microbiologia pode ser muito útil neste processo. Um caso que exemplifica bem essa questão é a compreensão sobre a diversidade morfológica das espécies bacterianas.

Uma das maneiras de perceber a biodiversidade do mundo vivo é a constatação da imensa variação de formas entre as espécies biológicas. A variação morfológica é um tema importante na biologia e processos como irradiações adaptativas e evolução por convergência podem ser usados para compreender os padrões observados na natureza. Certamente a morfologia bacteriana não chama tanta atenção quanto a encontrada no mundo macroscópico, com espécies de folhas gigantes, pescoços compridos, números variados de membros e plumagens coloridas. As bactérias geralmente são mais reconhecidas por sua diversidade metabólica do que por sua variação morfológica. Todavia, um olhar mais atento sobre o Domínio Bacteria nos revela que os processos evolutivos geraram muito mais que apenas células alongadas ou redondas, restritas ao tamanho de uma bactéria “padrão”.

Organismos modelo e sua influência no ensino de (micro)biologia

A complexidade dos sistemas biológicos impõe uma série de dificuldades à investigação científica. Alguns organismos se apresentam mais adequados para serem estudados em laboratório, devido a características como ciclo de vida curto ou necessidades nutricionais. Para entender os processos que ocorrem nos seres vivos é necessário desenvolver técnicas específicas que são trabalhosas e demoradas. Desse modo, os cientistas geralmente focam seus estudos em alguns poucos organismos, chamados de organismos modelo, a partir dos quais tentam descobrir processos gerais que possam ser extrapolados para as demais espécies. Em toda a biologia algumas espécies de animais, plantas, protistas e fungos foram escolhidas como organismos modelo e suas características têm sido amplamente investigadas. No estudo

das bactérias não é diferente e muito do que se sabe sobre sua biologia vem de estudos com bactérias modelo.

Algumas poucas espécies tais como *Escherichia coli* e *Agrobacterium tumefaciens* são muito estudadas em laboratórios ao redor do mundo todo. Essas duas espécies, por exemplo, forneceram informações importantes sobre a genética e a fisiologia não só de bactérias, mas também dos demais seres vivos. Além da maior ênfase em bactérias modelo, algumas outras espécies recebem mais atenção por sua importância médica ou industrial, tais como *Staphylococcus aureus*, *Streptococcus pneumoniae*, *Bacillus subtilis*. Por serem mais bem estudados, esses organismos também acabam se tornando os exemplos didáticos que predominam nos livros-texto. Embora a compreensão dos aspectos biológicos dessas espécies seja muito importante, é preciso ressaltar, especialmente em cursos básicos de microbiologia, que esses organismos representam apenas uma pequena fração da imensa biodiversidade bacteriana encontrada na natureza.

A maioria das espécies de bactérias conhecidas possui um tamanho entre 0,5 e 5 micrômetros (μm). Uma célula típica de *E. coli*, a bactéria modelo mais bem estudada, mede cerca de 1 μm de largura por 2 μm de comprimento. Embora apresentar um tamanho pequeno seja, em geral, uma característica das células procarióticas, algumas espécies nos mostram a grande variabilidade de tamanhos no mundo microscópico. A bactéria *Epulopiscium fishelsoni*, que vive em simbiose com o peixe-cirurgião (*Acanthurus nigrofuscus*), pode atingir 600 μm de comprimento. Já as células arredondadas da bactéria marinha *Thiomargarita namibiensis* podem alcançar 750 μm de diâmetro. Essas bactérias possuem volumes celulares milhões de vezes maiores que uma bactéria padrão (como a *E. Coli*) e podem, inclusive, ser visualizadas a olho-nú.

Em contrapartida, algumas espécies bacterianas podem ser muito pequenas. A espécie *Mycoplasma pneumoniae* é uma bactéria desprovida de parede celular, cujas células medem cerca de 0,2 μm e assumem vários formatos. A bactéria marinha “*Candidatus Pelagibacter ubique*” apresenta células em forma de bacilos, com cerca de 0,2 μm de largu-

ra por 0,5 μm de comprimento. Essas bactérias possuem um volume celular milhares de vezes menor que a maioria das bactérias e estão próximas dos menores organismos conhecidos.

Como podemos perceber, as células bacterianas podem apresentar uma grande variação de tamanho. Todavia, células bacterianas muito grandes ou muito pequenas são, aparentemente, menos comuns. Se essa observação representar bem o mundo natural, algumas perguntas interessantes podem ser feitas, tais como: a) Embora muito variável, por que o tamanho bacteriano apresenta limitações ao longo do processo evolutivo? b) Por que formas gigantes de bactérias são aparentemente muito raras?

Uma resposta inequívoca para essas questões certamente não é fácil. Em geral, o tamanho de uma célula pode afetar diretamente sua sobrevivência e reprodução, o que torna possível que diferentes forças seletivas atuem sobre essa característica. Uma das possíveis razões pelas quais as células não crescem indefinidamente está na relação entre o volume celular e a área de superfície. Células pequenas apresentam maior área superficial, em relação ao volume celular. Uma área superficial grande favorece a captação de nutrientes e as trocas com o ambiente. Células com dimensões maiores tendem a apresentar um grande volume e uma área superficial relativamente pequena, o que pode trazer dificuldades para obter todos os nutrientes necessários para suprir as demandas energéticas do metabolismo. Desse modo, os limites de tamanho superiores das células são, em parte, definidos por princípios físicos, que regulam a obtenção e difusão dos nutrientes.

De acordo com esse raciocínio, parece que células pequenas apresentam vantagens adaptativas em relação às células maiores. Todavia, células muito pequenas não seriam capazes de armazenar toda a maquinaria molecular necessária para sua manutenção e sobrevivência, tais como um genoma funcional, moléculas de RNA, ribossomos e proteínas. Sendo assim, o limite inferior para o tamanho das células de vida livre parece estar relacionado ao volume necessário para uma maquinaria mínima de sobrevivência.

Embora a relação superfície/volume e uma maquinaria básica de funcionamento sejam importantes para determinar os tamanhos celu-

lares em bactérias, eles estão longe de ser os únicos responsáveis nesse processo. É importante ressaltar que os organismos evoluem como um todo e que muitas pressões seletivas atuam ao mesmo tempo. Características que por um lado são desvantajosas, podem, por outro, possuir algum valor adaptativo. Não fosse assim, não teríamos essa grande variedade de tamanhos entre as linhagens bacterianas que observamos na natureza.

Além da variação no tamanho, a diversidade bacteriana pode ser percebida pelos diferentes formatos celulares que evoluíram entre as diversas linhagens. Se ampliarmos nosso foco para além das espécies mais conhecidas ou utilizadas como modelo, vamos perceber que as morfologias encontradas podem ser muito diferentes daquilo que estamos acostumados a imaginar como uma célula bacteriana. Além de cocos e bacilos, diversas outras formas celulares evoluíram, tais como vibriões, bactérias espiraladas, quadradas, cilíndricas, dendríticas, com formato de mola, de estrela, sem forma definida, entre outros. Há espécies que apresentam extensões celulares na forma de longos tubos ou pedúnculos, que podem ou não formar ramificações.

Há ainda espécies que mantêm as células unidas após o processo de divisão e formam longos filamentos das mais variadas formas, os quais se assemelham a organismos multicelulares (veja o quadro “Bactérias e os muitos caminhos para a multicelularidade”). Algumas dessas diversas morfologias que remetem à expressiva variação morfológica do Domínio Bacteria são apresentadas na figura 3.

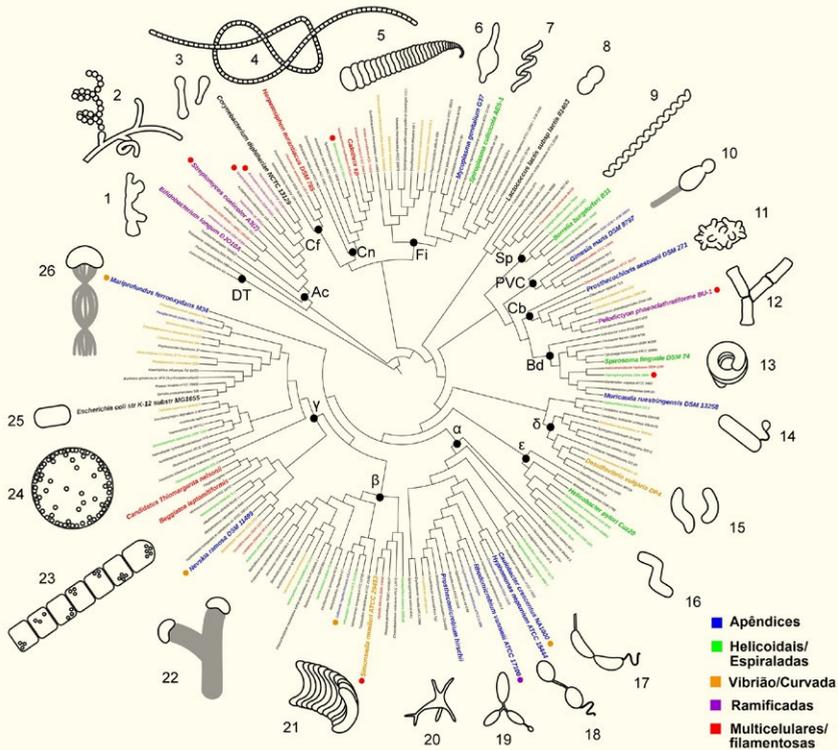


Figura 3. Diversidade de morfologias que evoluíram no Domínio Bacteria. Os nomes das espécies estão coloridos de acordo com a legenda de morfologias no canto direito. Pontos pretos representam os nós dos seguintes taxa selecionados: DT, *Deinococcus-Thermus*; Ac, Actinobacteria; Cf, Chloroflexi; Cn, Cyanobacteria; Fi, Firmicutes (incluindo Mollicutes); Sp, Spirochetes; PVC, Planctomycetes, Verrucomicrobia, Chlamydiae; Cb, Chlorobi; Bd, Bacteroidetes; α , β , γ , δ , ϵ , subdivisões de Proteobacteria. Pontos coloridos indicam espécies com morfologias múltiplas. Apenas alguns grupos selecionados são apresentados. Para maiores informações sobre a construção da filogenia, consulte a publicação original (Kysela et al., 2016).

É possível perceber que a morfologia bacteriana não é um bom critério para inferir parentesco, uma vez que formatos muito similares de células podem evoluir em linhagens pouco relacionadas evolutivamente. De fato, muitas espécies bacterianas classificadas com base em critérios fenotípicos das abordagens taxonômicas clássicas acabaram sendo repositionadas após o desenvolvimento das técnicas de filogenia molecular.

Explicar porquê determinadas morfologias evoluíram nas bactérias é uma questão complexa, mas a ideia de que algumas formas possuam determinado valor adaptativo tem sido bastante discutida. Especula-

ções sobre as vantagens de cada formato têm sido propostas, como o ganho na captação de nutrientes por células com apêndices e ramificações ou maior eficiência de deslocamento de células helicoidais em ambientes viscosos. O formato bacteriano pode ser resultante do processo adaptativo a diferentes pressões seletivas, tais como limitação de nutrientes, capacidade de adesão e dispersão, evasão de predadores, entre outros. É preciso ressaltar também que, assim como o tamanho, a morfologia pode ser resultante da soma de pressões seletivas que atuam em conjunto, ou ainda apenas um subproduto de outro processo adaptativo.

Explicações evolutivas do porquê determinadas formas bacterianas se estabeleceram ainda envolvem muita especulação. Todavia, as explicações de “como” essas variações podem ter surgido estão cada vez mais claras para os cientistas. Para compreender melhor a evolução das diferentes formas celulares bacterianas é necessário investigar quais mecanismos moleculares estão envolvidos neste processo. Atualmente, sabe-se que a formação da parede celular tem implicações diretas sobre a morfologia celular bacteriana e que este processo é orquestrado por uma série de proteínas citoplasmáticas. Investigações desse processo têm demonstrado que o citoplasma bacteriano é muito mais complexo do que se pensava. Ele apresenta uma série de proteínas que auxiliam na estruturação e divisão celular, de forma similar aos eucariotos, as quais formam o citoesqueleto bacteriano. A proteína FtsZ, por exemplo, apresenta homologia com as tubulinas de eucariotos e atua regulando o processo de divisão celular em bactérias. Essas proteínas formam um anel interno nas células durante o processo de divisão celular e indicam onde deve ser sintetizada a nova parede celular para que o material genético seja distribuído igualmente entre as células filhas.

Outra proteína do citoesqueleto, denominada MreB, parece ser fundamental para que as bactérias apresentem formatos alongados, como bacilos. Essa proteína possui homologia com as actinas do citoesqueleto eucariótico, formando filamentos nas bactérias que se dispõem de forma helicoidal. Aparentemente a proteína MreB indica longitudinalmente os locais onde serão adicionadas as novas partes do peptidogli-

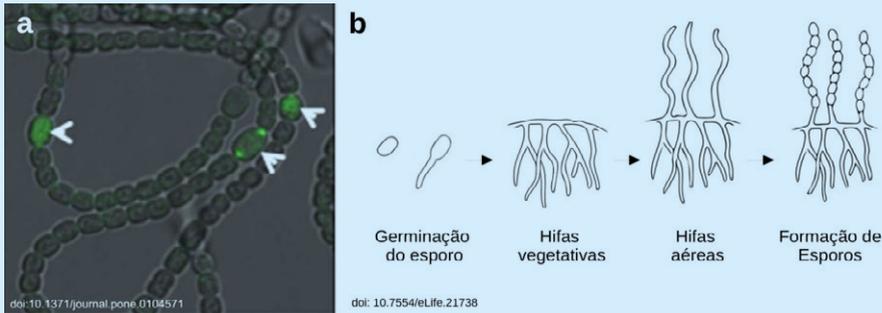
cano que compõe a parede celular e, assim, induz seu alongamento. Além disso, sabe-se que bactérias em formatos arredondados, como cocos, geralmente não apresentam genes para a produção da desta proteína. Os dois exemplos citados acima evidenciam a complexidade do citoplasma bacteriano. Todavia, sabe-se que além dessa complexidade molecular, os citoplasmas de várias linhagens bacterianas são também estruturalmente complexos.

Muitos caminhos para a multicelularidade

O desenvolvimento da multicelularidade é considerado uma das grandes transições do processo evolutivo. As observações mais recentes indicam sua ocorrência diversas vezes, de forma independente, em linhagens distintas. Geralmente a multicelularidade é associada a grupos de organismos eucariotos, tais como plantas, animais e também algumas linhagens de algas e de fungos. Todavia, o estudo da diversidade bacteriana nos mostra que a ideia básica do que é um organismo multicelular já está presente em algumas linhagens de procariotos. Definir com clareza o que torna um organismo verdadeiramente multicelular é uma tarefa difícil, mas pelo menos duas características são consideradas fundamentais: 1) União coesa entre células que possibilite formar uma nova unidade evolutiva; e 2) Comunicação entre essas células, que possibilite atividades coordenadas. Algumas linhagens atuais de bactérias possuem representantes com essas características, evidenciando que a multicelularidade não parece ser uma exclusividade dos eucariotos e que a mesma pode ter surgido na Terra muito antes do que se pensava.

O filo Cyanobacteria é considerado um dos mais diversos morfológicamente entre as bactérias. Além de espécies unicelulares e coloniais, há outras que formam filamentos multicelulares simples ou ramificados, provenientes da não separação das células após o processo de divisão. Em algumas ordens de cianobactérias, além de uma união coesa entre as células, é possível observar a evolução de células com funções especializadas, o que possibilita uma divisão de tarefas carac-

terística de organismos multicelulares. Em espécies das ordens Nostocales e Stigonematales, por exemplo, algumas células têm capacidade fotossintética e produzem oxigênio, enquanto outras (denominadas heterocistos) realizam somente a fixação de nitrogênio. Esses processos ocorrem em células separadas ao longo dos filamentos porque a nitrogenase, enzima usada no processo de fixação do nitrogênio, tem sua atividade inibida na presença de oxigênio. Recentemente, foi demonstrado que há poros de comunicação citoplasmática que possibilitam a troca de compostos ricos em nitrogênio (produzidos no heterocisto) e de compostos ricos em carbono (produzidos pelas demais células), o que mostra uma cooperação metabólica e divisão do trabalho que favorece o organismo como um todo. O filo Actinobacteria também é reconhecido por apresentar espécies de bactérias que crescem formando longos filamentos, sendo o gênero *Streptomyces* um dos mais bem estudados. A investigação do ciclo de vida dessas bactérias revelou o desenvolvimento de células especializadas em diferentes funções.



Bactérias e multicelularidade: a) cianobactérias filamentosas do gênero *Anabaena* com destaque para presença de heterocistos (setas brancas). b) Ciclo de vida de uma Actinobacteria do gênero *Streptomyces* evidenciando a diferenciação de células para funções distintas.

No ensino de biologia, as células eucarióticas são bastante exploradas e muita atenção é dedicada ao estudo das organelas citoplasmáticas. Por outro lado, o interior das células procarióticas é, muitas vezes, apresentado como um “grande espaço vazio” que abriga apenas os nutrientes e o material genético, sem muita organização. Entretanto, essa abordagem não parece refletir bem a realidade e pode limitar a visão

dos estudantes sobre os procariotos. Diversos estudos demonstram que o citoplasma dos procariotos, especialmente linhagens de bactérias, apresenta estruturas complexas com funcionalidades variadas e, muitas vezes, presença de compartimentalização. Aqui, mais uma vez uma abordagem ecológico-evolutiva no ensino pode auxiliar, pois essas estruturas, em última análise, estão relacionadas às histórias evolutivas e relações ecológicas das espécies em questão.

Desde os estudos pioneiros de microbiologia ambiental do início do século XX, sabe-se que as bactérias são capazes de dedicar regiões do seu citoplasma para o armazenamento de substâncias específicas, como enxofre, ferro ou alguns gases. Estas estruturas são facilmente visualizadas ao microscópio convencional e geralmente são denominadas de **inclusões citoplasmáticas** (figura 4).



Figura 4. A) Magnetossomos dispostos longitudinalmente nas células de *Magnetospirillum magnetotacticum*; B) Depósitos de carbono nas células de *Halothiobacillus neapolitanus*; C) Inclusões de enxofre nas células de *Beggiatoa leptomitiformis*.

Elas diferem entre as espécies bacterianas e a sua presença também pode variar conforme as condições ambientais. Em geral, o material acumulado tem relação com o metabolismo de cada espécie de bac-

téria e pode conferir vantagens em situações adversas. Os casos mais clássicos envolvem o acúmulo de substâncias ricas em carbono, como o poli-b-hidroxialcanoato (PHA) ou glicogênio que podem servir de fonte de carbono e energia. Já em bactérias fotossintetizantes marinhas, tais como cianobactérias flutuantes, foram identificados compartimentos específicos para armazenamento de gases. Essas grandes vesículas no citoplasma podem estar relacionadas com uma adaptação ao ambiente planctônico. Isso porque variações de posição na coluna d'água são determinantes na captura da luz necessária para realizar o processo de fotossíntese.

Um caso mais específico é apresentado por um grupo de bactérias que acumula compostos magnéticos no interior das células, as quais são chamadas de **bactérias magnetotáticas**. No citoplasma dessas bactérias são encontrados compostos de ferro, como a magnetita (Fe_3O_4), ou de enxofre, como o greigite (Fe_3S_4). Esses compostos estão armazenados dentro de estruturas envoltas por membranas, que se denominam **magnetossomos**. Aparentemente essas estruturas estão envolvidas com a percepção de localização das células, uma vez que os compostos magnéticos ficam alinhados longitudinalmente nas células e atuam como a agulha de uma bússola ao interagir com o campo magnético da Terra. Experimentalmente foi demonstrado que as bactérias recebem essa informação e ativam seus sistemas de locomoção, como flagelos, para se deslocar ativamente. Uma característica de muitas das espécies magnetotáticas isoladas de ambientes marinhos é que elas crescem melhor em condições onde há pouco oxigênio. Nesse sentido, foi levantada a hipótese de que os magnetossomos sejam uma adaptação que possibilite a essas bactérias se guiarem para baixo (utilizando os polos magnéticos da Terra como referência). Desse modo, elas poderiam se deslocar para as regiões mais profundas dos oceanos e encontrar ambientes com menos oxigênio.

Além das inclusões citoplasmáticas, também é possível discutir a complexidade do interior das células bacterianas a partir de outras estruturas. Vários grupos de bactérias fototróficas apresentam prolongamentos da membrana plasmática que se dobram formando vesículas ou lamelas que ocupam boa parte do citoplasma. Nestas membranas

estão localizadas as proteínas que compõem os **fotossistemas** bacterianos e seu prolongamento é geralmente associado a um aumento de superfície e de eficiência fotossintética. Ao serem visualizadas no microscópio, essas bactérias apresentam características bem distintas e exemplificam a diversidade e a complexidade do Domínio Bacteria.

Tendo em vista a discussão proposta nos parágrafos acima, é possível perceber que as espécies que compõem o Domínio Bacteria são extremamente diversas. Embora a característica comumente mais destacada no ensino sobre as bactérias seja a sua diversidade metabólica, é interessante reforçar também as inúmeras morfologias celulares e estruturas citoplasmáticas que as bactérias podem apresentar. A utilização de exemplos variados sobre morfologia e que fujam apenas da apresentação de uma bactéria “padrão”, podem contribuir para uma melhor compreensão de que, assim como os demais seres vivos, as bactérias evoluíram e se diversificaram ao longo de muitos anos no planeta.

Questões de pesquisa para reflexão e debate

Reúna os alunos e proponha discussões sobre as seguintes questões:

- 1 - Que fatores estão envolvidos na determinação do tamanho celular das bactérias?
- 2 - Que vantagens os organismos podem obter ao apresentar células de tamanho reduzido?
- 3 - Solicite que os alunos façam pesquisas e busquem por fotografias das espécies de bactérias mencionadas na figura 3.
- 4 - Discuta com os alunos porque o citoplasma bacteriano é muito mais que apenas um “espaço vazio”.

4. Domínio Archaea: das profundezas do oceano à microbiota do seu intestino

Embora os micro-organismos pertencentes a este domínio sejam conhecidos há bastante tempo pelos cientistas, durante muitos anos eles foram classificados como bactérias, devido principalmente a sua morfologia e arquitetura celular. Somente em 1977 os cientistas Carl Woese e George Fox demonstraram que o grupo das bactérias era na verdade formado por duas linhagens distintas de organismos procarionóticos. Essas observações levaram ao estabelecimento da classificação da vida nos três grandes domínios que conhecemos hoje: Bacteria, Archaea e Eukarya. Desde então, muitos cientistas têm se dedicado a estudar esse grupo novo de procariotos e muitas novas descobertas sobre sua biologia foram feitas. Todavia, mais de 40 anos após a descoberta que as arqueias são um ramo da vida que evoluiu de forma totalmente independente, no ensino de microbiologia elas ainda são frequentemente apresentadas como um “tipo estranho” de bactéria. Esse fato nos mostra a urgência da popularização das descobertas sobre a biologia das arqueias, juntamente com a necessidade da adoção de uma perspectiva evolutiva no ensino de microbiologia. Inicialmente muitas espécies de arqueias foram isoladas a partir de ambientes inóspitos, como lagos com elevada salinidade e fontes termais com altas temperaturas, o que rendeu a este grupo o título de micro-organismos extremófilos (organismos que vivem em condições extremas). Contudo, o avanço das técnicas de sequenciamento genômico de amostras ambientais revelou que as arqueias estão por toda a parte. Enquanto algumas espécies são extremófilas, outras tantas habitam ambientes mais familiares a nós, como o *Methanobrevibacter smithii*, que ocorre no intestino de seres humanos.

De fato, as arqueias parecem ocupar uma gama imensa de nichos ecológicos e estima-se que constituam cerca de 20% da biomassa procarionótica nos oceanos e sejam encontradas em solos tão comuns quanto o de um jardim. A ampliação de estudos investigando a ocorrência e diversidade de espécies de arqueias nas últimas décadas trouxe novas

informações sobre sua biologia e levou também à descoberta de novos grupos (figura 5).

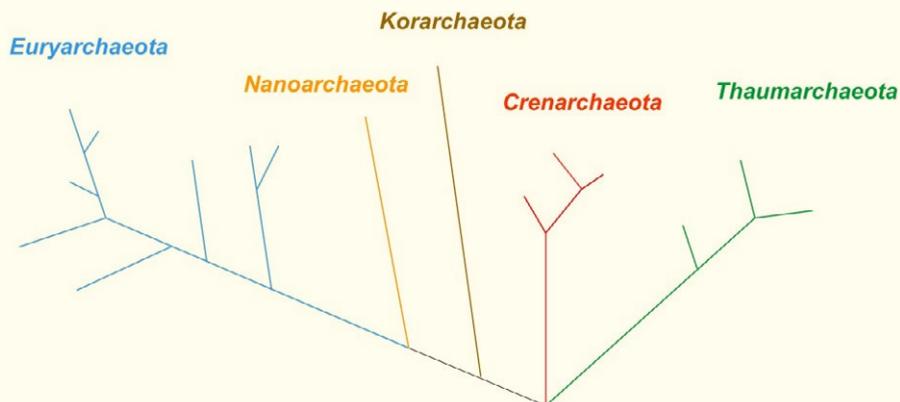


Figura 5. Árvore mostrando as relações filogenéticas dos 5 filos comumente aceitos para o Domínio Archaea. Baseado nos dados apresentados em Madigan et al. (2019).

As primeiras espécies reconhecidas de arqueias foram distribuídas em dois grandes grupos. O filo Euryarchaeota compreende um vasto número de linhagens arqueanas com capacidades metabólicas muito variadas. Entre seus representantes encontramos organismos com uma capacidade única: a produção de gás metano (CH_4). Esse processo, denominado metanogênese, somente é observado em alguns poucos gêneros, tais como *Methanococcales* e *Methanosarcinales*, e exemplifica muito bem a singularidade deste domínio frente a todas outras formas de vida. O filo Euryarchaeota também abriga organismos que se desenvolvem em ambientes altamente concentrados em sais (halófilos extremos). Esses organismos são comumente chamados de “haloarchaea” e algumas espécies podem crescer em ambientes com concentrações superiores a 30% de sal (cerca de 10 vezes maior que a concentração nos oceanos). Além dos metanogênicos e das “haloarchaea”, nesse filo ainda encontramos vários organismos com adaptações a temperaturas extremas (hipertermófilos), tais como nos gêneros *Thermococcus* e *Pyrococcus*, cuja temperatura ótima de crescimento chega a 100°C .

O segundo grande filo de arqueias denomina-se Crenarchaeota, o qual abriga organismos com adaptações para suportar temperaturas elevadas (termófilos e hipertermófilos). Grande parte dos represen-

tes desse filo vive associada a solos próximos a fontes termais (gêiseres) e várias espécies habitam fendas hidrotermais submarinas (fumarolas). Esses ambientes são ricos em enxofre, que parece ser o principal elemento do metabolismo das espécies deste filo. Indivíduos do gênero *Sulfolobus* crescem bem em ambientes de pH ácido (1-3) e temperaturas de cerca de 80°C, encontradas em regiões vulcânicas terrestres. Já os indivíduos do gênero *Desulfurococcales* habitam fendas hidrotermais oceânicas onde as temperaturas facilmente superam os 100°C. A espécie *Pyrolobus fumarii* consegue crescer a temperatura de 113°C, sendo encontrada em fumarolas negras no fundo dos oceanos.

Conforme visto acima, a grande diversidade de adaptações fisiológicas das arqueias faz com que elas sejam encontradas em locais distintos, muitos dos quais de condições extremas. Em muitos casos, as características ambientais são tão específicas que é pouco provável que se consiga isolar e cultivar esses organismos em laboratório. Porém, técnicas de metagenômica tem permitido aos cientistas identificar novas espécies de arqueias em diferentes ambientes, sem a necessidade de cultivar os microrganismos. Sendo assim, algumas espécies de arqueias somente são conhecidas por suas sequências genéticas. Foi a partir de análises com essa abordagem e percebendo a presença de sequências do gene 16S de rRNA com pouca similaridade aos filios Euryarchaeota e Crenarchaeota, que três novos filios de arqueias foram descobertos.

O filo Thaumarchaeota abriga arqueias isoladas de ambientes com temperaturas intermediárias ou mais baixas (15°C). Esses organismos têm sido amplamente identificados em estudos metagenômicos de oceanos e de solos e contribuem significativamente para a ciclagem do nitrogênio. Estudos genômicos indicam que algumas espécies desse grupo são capazes de realizar a oxidação da amônia, uma etapa importante no processo de nitrificação. O filo Thaumarchaeota tem demonstrado que as arqueias estão amplamente espalhadas pelo planeta e ocupam diversos habitats marinhos e terrestres de condições amenas.

Os dois últimos filios reconhecidos de arqueias contam com apenas uma espécie cada. O filo Nanoarchaeota é representado pela espécie *Nanoarchaeum equitans*, a qual mede apenas de 0,4µm de diâmetro e é a menor arqueia conhecida. Já o filo Korarchaeota é representado

pela espécie *Candidatus Korarchaeum cryptofilum*, um hipertermófilo para o qual ainda não se conseguiu uma cultura pura em laboratório. Apesar disso, sequências do gene 16S do RNAr relacionadas à Korarchaeota foram identificadas em análises metagenômicas de distintos ambientes em temperatura elevadas.

Desse modo, a diversidade do Domínio Archaea está distribuída hoje em 5 filos amplamente aceitos, mas novos filos propostos ainda estão em avaliação. A tabela 1 sumariza as principais características dos cinco filos do Domínio Archaea discutidos neste capítulo.

Tabela 1. Características e exemplos de organismos dos principais filos aceitos para o domínio Archaea.

Filo	Características	Exemplo
Euryarchaeota	Esse filo compreende um vasto número de linhagens, onde são encontradas arqueias com diferentes metabolismos, tais como metanogênicas, halófilas extremas, hipertermófilas ou acidófilas.	<i>Methanobrevibacter smithii</i> <i>Halobacterium salinarum</i> <i>Pyrococcus furiosus</i>
Crenarchaeota	A maioria das arqueias neste filo cresce a temperaturas muito elevadas (hipertermófilos) e são isoladas de ambientes como fontes geotérmicas e formações vulcânicas. As espécies utilizam o enxofre como principal elemento do seu metabolismo.	<i>Sulfolobus solfataricus</i> <i>Pyrolobus fumarii</i> <i>Ignicoccus hospitalis</i>
Thaumarchaeota	As arqueias deste filo são conhecidas por viverem em ambientes de condições amenas. Em temperaturas médias (mesófilas) ou baixas (psicrófilas) são o grupo dominante de arqueias em amostras de solos e em oceanos. Possuem importante participação no ciclo do nitrogênio.	<i>Nitrosopumilus maritimus</i> <i>Nitrososphaera viennensis</i> <i>Nitrosotalea devanatterra</i>

Filo	Características	Exemplo
Korarchaeota	Este filo conta com apenas uma espécie chamada <i>Candidatus Korarchaeum cryptofilum</i> , a qual apresenta metabolismo anaeróbico e temperaturas ótimas de crescimento de 85°C. Esta arqueia ainda não foi cultivada isoladamente em laboratório	<i>Candidatus Korarchaeum cryptofilum</i>
Nanoarchaeota	A única espécie representante deste filo é <i>Nanoarchaeum equitans</i> , que apresenta cerca de 0,4 µm de diâmetro e um genoma de apenas 500.000 pares de bases. Somente consegue ser cultivada na presença de seu hospedeiro, a arqueia <i>Ignicoccus hospitalis</i> .	<i>Nanoarchaeum equitans</i>

Toda essa diversidade do Domínio Archaea tem sido alvo de muitos estudos que têm revelado características únicas da biologia desse grupo. À primeira vista, a morfologia das arqueias se assemelha a das bactérias, pois ambos os grupos são geralmente unicelulares e de arquitetura procariótica. A variação na morfologia celular de arqueias também é enorme podendo exibir diferentes tamanhos e formatos celulares. Como exemplo, a espécie *Nanoarchaeum equitans* apresenta células de apenas 0,4 µm de diâmetro, enquanto a espécie *Thermofilum pendens* pode atingir 100 µm de comprimento. Muitas arqueias são esféricas ou bacilares, mas morfologias distintas podem ocorrer, como na espécie *Haloquadratum walsbyi*, onde as células possuem formato de quadrados.

Apesar dessa aparente similaridade com as bactérias, muitas características únicas de arqueias já foram descritas. Sua membrana plasmática difere daquela encontrada nos demais domínios celulares, pois possui lipídios com estruturas singulares. Em geral, as membranas plasmáticas dos organismos celulares são formadas por lipídios compostos por um álcool (glicerol) ligado a uma longa cadeia de hidrocar-

bonetos. A molécula de glicerol fosfatada encontrada na membrana de arqueias é um estereoisômero (forma uma imagem espelhada) daquela encontrada em bactérias e eucariotos. Além disso, o glicerol está ligado à cauda hidrocarbonada por uma ligação tipo éter em arqueias enquanto em outros organismos ocorre uma ligação tipo éster (figura 6).

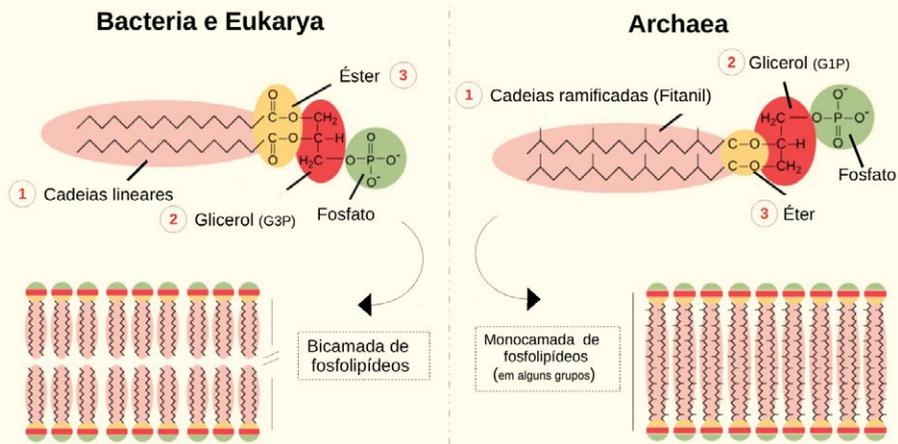


Figura 6. Principais diferenças entre as membranas plasmáticas das células de Archaea e dos demais organismos celulares. Fonte: modificado de OpenStax Biology (2018).

Outra característica importante é a ocorrência de moléculas de fitanil e biftanil na composição das cadeias hidrocarbonadas de arqueias. Além de apresentarem ramificações, esses compostos podem levar à formação de membranas celulares em monocamadas lipídicas em alguns grupos de arqueias. Membranas em monocamada apresentam uma maior estabilidade e resistência a altas temperaturas e podem estar associadas a uma adaptação de organismos termofílicos.

A parede celular, que envolve externamente a membrana plasmática e provê estrutura e proteção contra a pressão osmótica em diversos organismos também é diferente no Domínio Archaea. Em eucariotos como plantas e fungos essas paredes são compostas, respectivamente, por celulose e quitina, sendo nas bactérias formada por um complexo de carboidratos e aminoácidos chamado peptidoglicano (mureína). Embora em algumas espécies de arqueias encontre-se um composto chamado de pseudomureína (porque é similar àquele das bactérias),

na maioria dos casos tem sido descritas composições singulares de parede celular, baseadas em diferentes tipos de moléculas.

Diferenças significativas também são encontradas entre estruturas externas das células de bactérias e arqueias, como no flagelo, estrutura usada para locomoção. Embora sejam morfologicamente similares e apresentem a mesma função, o flagelo de bactérias é constituído por uma proteína denominada flagelina, com várias cópias de um mesmo tipo de flagelina unidas para formar o flagelo. Já nas arqueias, são encontrados diferentes tipos de flagelinas e outras proteínas na composição do flagelo, o que o torna estruturalmente diferente. Estudos sobre a formação do flagelo também tem demonstrado que a montagem dessas estruturas é diferente em bactérias e arqueias, bem como o fornecimento de energia para propulsão. Baseado nessas informações a estrutura de locomoção das arqueias tem recebido o nome de “*Archaellum*” como forma de diferenciá-lo dos flagelos bacterianos.

Se morfologicamente a semelhança entre bactérias e arqueias é grande, por outro lado, cientistas têm evidenciado características moleculares que assemelham as arqueias aos eucariotos. Muitas similaridades genéticas têm sido descobertas entre esses dois grupos, o que reforça a visão de que os domínios **Archaea e Eukarya são mais aparentados entre si**, do que qualquer um deles com Bacteria. A organização da informação genética de arqueias geralmente se dá em cromossomos únicos e circulares, além de plasmídeos, como ocorrem bactérias. Todavia, o modo de compactação do DNA cromossomal envolve histonas, que são proteínas comumente encontradas em eucariotos. Além disso, proteínas do citoesqueleto e enzimas envolvidas na expressão gênica também apresentam mais similaridades com as eucarióticas do que com aquelas encontradas em bactérias.

Atualmente, todas essas informações mostram que em algumas características as arqueias se assemelham a bactérias, enquanto em outros aspectos elas lembram os eucariotos. Entretanto, muitas propriedades são únicas destes organismos e refletem suas mais diversas adaptações, que lhes permitem sobreviver em quase todos os lugares do planeta. Desse modo, está claro para os cientistas que as arqueias

constituem um ramo evolutivo único da vida no planeta. Somente a divulgação dos aspectos particulares de sua biologia poderá fazer com que as arqueias recebam o reconhecimento que merecem.

Questões de pesquisa para reflexão e debate

Reúna os alunos e proponha discussões sobre as seguintes questões:

- 1 - Que fatores levaram os cientistas a descobrir a existência do Domínio Archaea?
- 2 - Solicite que os alunos façam uma pesquisa sobre espécies de arqueias extremófilas e oriente-os para que façam relações entre o habitat do organismo escolhido e possíveis adaptações apresentadas pelo mesmo.
- 3- Oriente os alunos a montar um quadro comparativo destacando as principais diferenças entre bactérias e arqueias.

Considerações finais

Bactérias e arqueias são as formas de vida predominantes no planeta Terra e a diversidade procariótica observada hoje é o resultado de bilhões de anos de evolução. Ao longo deste processo, muitas linhagens desenvolveram adaptações incríveis, que as permitem sobreviver em ambientes únicos, desde a borda de vulcões às regiões mais profundas dos oceanos. Embora os recentes avanços tecnológicos tenham nos permitido conhecer melhor os procariotos, ainda sabemos pouco sobre eles. A grande maioria das espécies de bactérias e arqueias existentes (cerca de 99%) ainda é desconhecida da ciência, pois muitas delas não são cultiváveis em laboratório. Todavia, a partir daquelas espécies que conhecemos, já é possível perceber a importância dos procariotos para o planeta. Seja participando dos ciclos biogeoquímicos, seja vivendo em simbiose com as demais espécies, bactérias e arqueias são fundamentais para a manutenção da vida na Terra. Esses são apenas al-

guns dos motivos pelos quais uma “concepção pessimista” dos procaríotos, que destaca somente prejuízos e doenças, não reflete a realidade sobre esses organismos. Nesse sentido, a adoção de uma **perspectiva ecológico-evolutiva**, conforme discutido neste texto, pode trazer novos elementos e contribuir para uma melhor compreensão do mundo microbiano.

Referências bibliográficas

- BETTS, Holly C. et al. Integrated genomic and fossil evidence illuminates life's early evolution and eukaryote origin. **Nature ecology & evolution**, v. 2, n. 10, p. 1556-1562, 2018.
- CACCAMO, Paul D.; BRUN, Yves V. The molecular basis of noncanonical bacterial morphology. **Trends in microbiology**, v. 26, n. 3, p. 191-208, 2018.
- CORRALES-GUERRERO, Laura; FLORES, Enrique; HERRERO, Antonia. Relationships between the ABC-exporter HetC and peptides that regulate the spatiotemporal pattern of heterocyst distribution in *Anabaena*. **PLoS one**, v. 9, n. 8, p. e104571, 2014.
- FALKOWSKI, Paul G.; GODFREY, Linda V. Electrons, life and the evolution of Earth's oxygen cycle. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 363, n. 1504, p. 2705-2716, 2008.
- FRAGA, Fernando Bueno Ferreira Fonseca. A biologia evolutiva e a compreensão do mundo microbiano. In: ARÁUJO, Leonardo Augusto Luvison (Org.). **Evolução Biológica da pesquisa ao ensino**. Porto Alegre: Editora Fi, 2017, p. 481-512.
- FRAGA, Fernando Bueno Ferreira Fonseca. Towards an evolutionary perspective in teaching and popularizing microbiology. **Journal of Microbiology & Biology Education**, v. 19, n. 1, 2018.
- GOVINDARAJAN, Sutharsan; AMSTER-CHODER, Orna. Where are things inside a bacterial cell? **Current opinion in microbiology**, v. 33, p. 83-90, 2016.
- GREENING, Chris; LITHGOW, Trevor. Formation and function of bacterial organelles. **Nature Reviews Microbiology**, p. 1-13, 2020.
- GROSBERG, Richard K.; STRATHMANN, Richard R. The evolution of multicellularity: a minor major transition?. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, v. 38, p. 621-654, 2007.

- HAGEN, Joel B. Five kingdoms, more or less: Robert Whittaker and the broad classification of organisms. **BioScience**, v. 62, n. 1, p. 67-74, 2012.
- IMACHI, Hiroyuki. et al. Isolation of an archaeon at the prokaryote–eukaryote interface. **Nature**, v. 577, n. 7791, p. 519-525, 2020.
- JAVAUX, Emmanuelle J. Challenges in evidencing the earliest traces of life. **Nature**, v. 572, n. 7770, p. 451-460, 2019.
- JONES, Stephanie E. et al. Streptomyces exploration is triggered by fungal interactions and volatile signals. **Elife**, v. 6, p. e21738, 2017.
- KOCH, Arthur L. What size should a bacterium be? A question of scale. **Annual review of microbiology**, v. 50, n. 1, p. 317-348, 1996.
- KYSELA, David T. et al. Diversity takes shape: understanding the mechanistic and adaptive basis of bacterial morphology. **PLoS Biology**, v. 14, n. 10, p. e1002565, 2016.
- LYONS, Nicholas A.; KOLTER, Roberto. On the evolution of bacterial multicellularity. **Current opinion in microbiology**, v. 24, p. 21-28, 2015.
- MACLEOD, Fraser. et al. Asgard archaea: diversity, function, and evolutionary implications in a range of microbiomes. **AIMS microbiology**, v. 5, n. 1, p. 48, 2019.
- MADIGAN, Michael T. et al. **Brock Biology of Microorganisms**. 15. ed. Londres: Pearson Education, 2019. 987 p.
- O'MALLEY, Maureen A. Microbiology, philosophy and education. **FEMS microbiology letters**, v. 363, n. 17, 2016.
- PACE, Norman R.; SAPP, Jan; GOLDENFELD, Nigel. Phylogeny and beyond: Scientific, historical, and conceptual significance of the first tree of life. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 4, p. 1011-1018, 2012.
- PREINER, Martina et al. The future of origin of life research: bridging decades-old divisions. **Life**, v. 10, n. 3, 2020.
- RIVERA-PEREZ, Jessica I.; SANTIAGO-RODRIGUEZ, Tasha M.; TORANZOS, Gary A. Paleomicrobiology: a snapshot of ancient microbes and approaches to forensic microbiology. **Environmental Microbial Forensics**, p. 63-90, 2018.
- ROSENBERG, Eugene; ZILBER-ROSENBERG, Ilana. Microbes drive evolution of animals and plants: the hologenome concept. **MBio**, v. 7, n. 2, 2016.

- RUDENKO, Tatyana S. et al. Comparative Genomics of *Beggiatoa leptomitiformis* Strains D-401 and D-402T with Contrasting Physiology but Extremely High Level of Genomic Identity. **Microorganisms**, v. 8, n. 6, 2020.
- SAPP, Jan. The prokaryote-eukaryote dichotomy: meanings and mythology. **Microbiology and molecular biology reviews**, v. 69, n. 2, p. 292-305, 2005.
- SAPP, Jan; FOX, George E. The singular quest for a universal tree of life. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, v. 77, n. 4, p. 541-550, 2013.
- SCHIRRMEISTER, Bettina E.; ANTONELLI, Alexandre; BAGHERI, Homa-youn C. The origin of multicellularity in cyanobacteria. **BMC evolutionary biology**, v. 11, n. 1, p. 45, 2011.
- SHIMOSHIGE, Hirokazu et al. Effect of polyethylene glycol on the formation of magnetic nanoparticles synthesized by *Magnetospirillum magnetotacticum* MS-1. **PloS one**, v. 10, n. 5, p. e0127481, 2015.
- STANIER, Roger Y.; VAN NIEL, C. B. The concept of a bacterium. **Archiv für Mikrobiologie**, v. 42, n. 1, p. 17-35, 1962.
- SWANSON, Michele et al. **Microbe**. 2. ed. Washington: Asm Press, 2016. 558 p.
- WHITMAN, William B. The modern concept of the prokaryote. **Journal of bacteriology**, v. 191, n. 7, p. 2000-2005, 2009.
- WHITMAN, William B.; COLEMAN, David C.; WIEBE, William J. Prokaryotes: the unseen majority. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 95, n. 12, p. 6578-6583, 1998.
- WILLEY, Joanne M. et al. **Prescott's Microbiology**. 10. ed. Nova York: McGraw-Hill Education, 2017. 1104 p
- WOESE, Carl R.; FOX, George E. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 74, n. 11, p. 5088-5090, 1977.
- WOESE, Carl R.; KANDLER, Otto; WHEELIS, Mark L. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 87, n. 12, p. 4576-4579, 1990.
- ZAREMBA-NIEDZWIEDZKA, Katarzyna et al. Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity. **Nature**, v. 541, n. 7637, p. 353-358, 2017.

3

O ENIGMÁTICO UNIVERSO “PROTISTA”

ASPECTOS EVOLUTIVOS E CONSIDERAÇÕES PEDAGÓGICAS

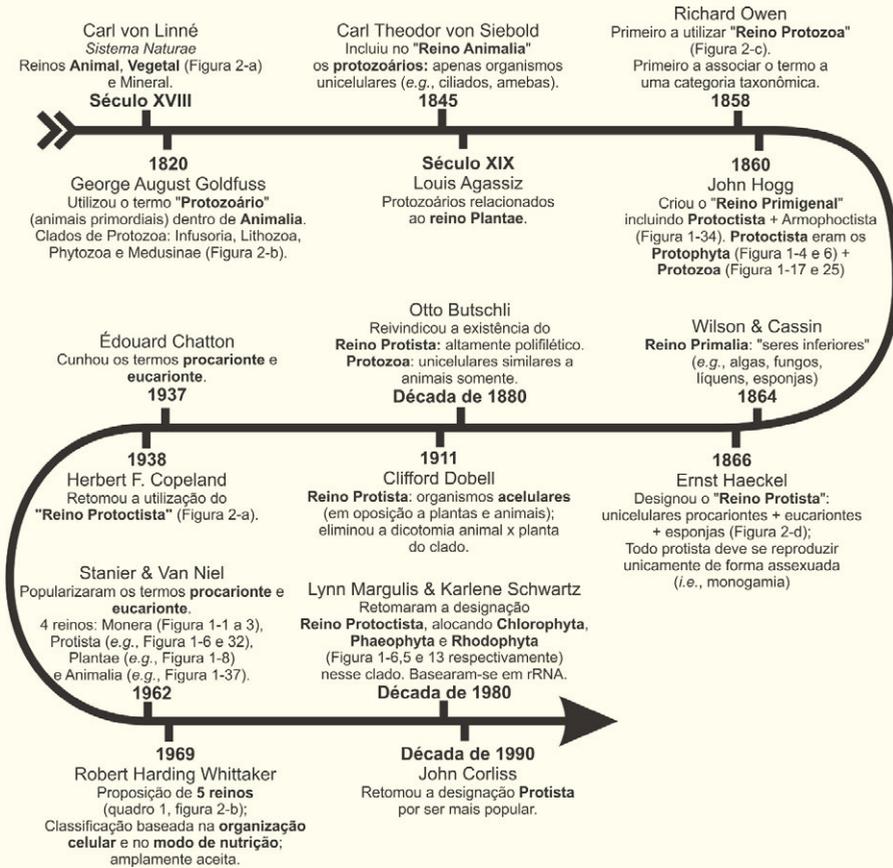
*Marcos W. de Oliveira Pereira
Piter Kehoma Boll*

Introdução: histórico da classificação e biodiversidade em Eukarya

Desde a origem de reflexões acerca da vida em nosso planeta, a necessidade de compreender, estimar e classificar a diversidade biológica existente passou a ser uma atividade humana eminente. O modo como abordamos a biodiversidade se remodela de acordo com o progresso intelectual e tecnológico resultante das revoluções da sociedade. Rotineiramente, classificações hierárquicas, com base em características peculiares compartilhadas (p. ex, celularidade, formas de nutrição e de locomoção), foram utilizadas para agrupar os diferentes organismos vivos de nosso planeta em entidades taxonômicas específicas. A compreensão de como os mecanismos evolutivos agem na biota terrestre e as suas consequências nas diversas populações, bem como as implicações da Biotecnologia nas pesquisas biológicas, nas últimas décadas, são pautas essenciais para o entendimento da classificação dos seres vivos até a atualidade.

Para o público leigo, do passado até a atualidade, existe a convicção de a diversidade biológica limitar-se a animais e plantas. Esta classi-

figuração tradicional dos seres vivos, em apenas dois reinos, concebida desde a antiguidade, é consequente do fato de que as formas de vida mais perceptíveis constituem um grupo de organismos móveis (e que ingerem alimento) e outro de organismos sésseis (e que, geralmente, sintetizam alimento a partir de compostos inorgânicos e luz). Posterior à invenção do microscópio, culminando na descoberta de uma ampla diversidade de organismos unicelulares e multicelulares, até então não identificados a olho nu, a dicotomia animal *versus* planta passou a ser desafiada constantemente (figura 1). Por conseguinte, alguns agrupamentos de seres vivos, como Euglenida (com representantes móveis e fotossintetizantes), por exemplo, eram classificados, simultaneamente, como plantas e animais. A seguir, segue uma linha temporal sintética, evidenciando os principais acontecimentos que estabeleceram a classificação dos organismos eucariontes ao longo da história taxonômica do grupo.



Ao longo do tempo, a diversidade biológica de Eukarya existente foi cada vez melhor documentada e representada, sendo evidenciada nas classificações de forma mais complexa e minuciosa, desmistificando o paradoxo dicotômico planta *versus* animal (figura 2a). A utilização dos termos "**Protozoário**", "**Protista**" e "**Protocista**" apresentaram diferentes significações ao longo do histórico das classificações dos seres vivos, representando um mosaico biológico do que se compreende por planta e animal.

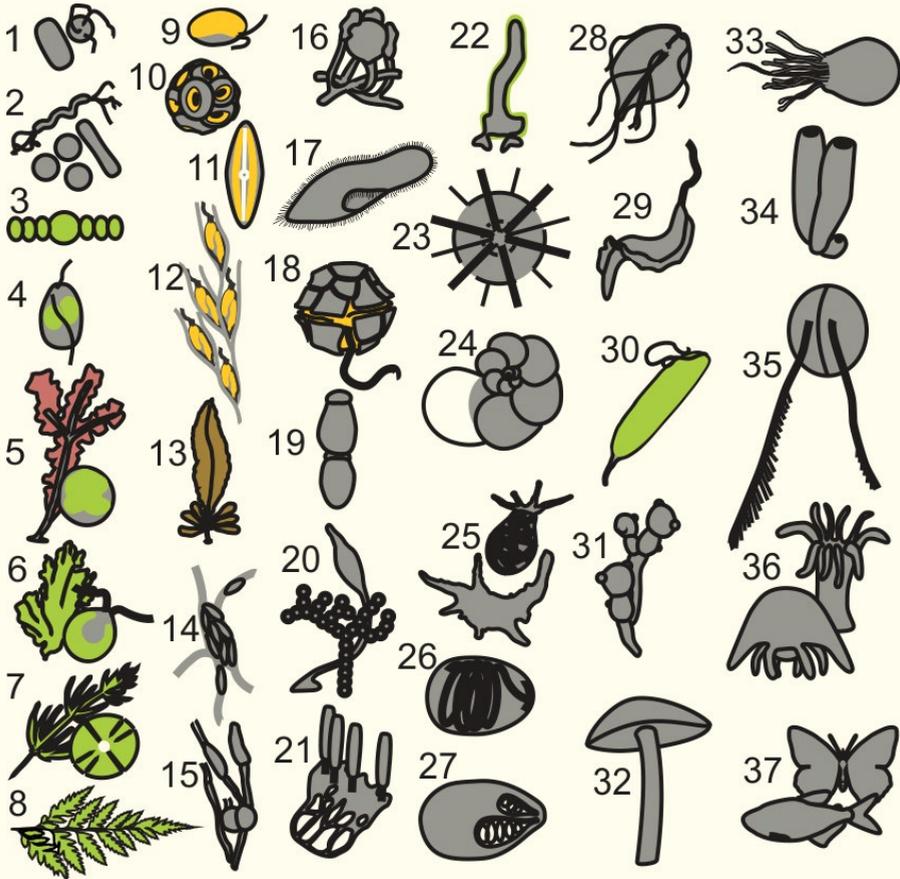


Figura 1. Exemplos da diversidade de seres vivos conhecidos e utilizados nas classificações biológicas historicamente (ênfase nos organismos eucariontes). *Observação:* os organismos aqui designados serão utilizados em outras figuras, ao longo do capítulo, com a mesma denominação. 1- Arqueias (Procarionte); 2-Bactérias (Procarionte); 3- Cianobactérias (Procarionte); 4- Glaucófitas; 5-Rodófitas; 6- Clorófitas; 7- Carófitas; 8- Embriófitas; 9- Crip-tófitas; 10- Haptófitas; 11- Diatomáceas; 12- Crisófitas; 13- Feofíceas; 14- Labirintulomicetos; 15- Hifóquitridiomicetos; 16- Oomicetos; 17- Ciliados; 18- Dinoflagelados; 19- Apicomplexos; 20- Acrasidas; 21- Mixomicetos; 22- Plasmodióforomicetos; 23- Radiolários; 24- Foraminífe-ros; 25- Amebas; 26- Microsporídios; 27- Mixosporídios; 28- Diplomonadidos; 29- Cinetoplastídeos; 30- Euglenídeos; 31- Quitrídios; 32-Fungos; 33- Coanoflagelados; 34- Poríferos; 35- Ctenóforos; 36- Cnidários; 37- Bilateria.

Tabela 1. Nomenclatura popular e exemplos dos principais grupos de eucariontes.

Grupo de Eukarya*	Termo científico	Nome popular	Exemplos
Achaeplastida	Glaucophyta	Glaucófitas ou glaucocistófitas	<i>Glaucocystis</i> , <i>Cyanophora</i> , <i>Gloeochaete</i> e <i>Cyanoptyche</i>
	Rhodophyta ou Rhodophyceae	Rodófitas, rodofíceas ou “algas” vermelhas	<i>Porphyra</i> , <i>Bangiopsis</i> e <i>Ceramium</i>
	Chlorophyta	Clorófitas, “algas” verdes	<i>Volvox</i> , <i>Chlamydomonas</i> e <i>Ulva</i>
	Charophyta	Algas carófitas	<i>Spirogyra</i> , <i>Desmidium</i> , <i>Chara</i> e <i>Nitella</i> .
	Embryophyta	Embriófitas	“Briófitas”, “Pteridófitas”, “Gimnospermas” e Angiospermas
Cryptista	Cryptophyta	Criptófitas	<i>Cryptomonas</i> e <i>Chlomonas</i>
Haptista	Haptophyta ou “Prymnesiophyta”	Haptófitas,	Cocolitóforos e <i>Prymnesium</i> .

Continua...

Grupo de Eukarya*	Termo científico	Nome popular	Exemplos
Stramenopila	Bacillariophyta ou Bacillariophyceae	Diatomáceas	<i>Diatoma</i> , <i>Synedra</i> , <i>Pinularia</i> e <i>Navicula</i> .
	Chrysophyta ou Chrysophyceae	Crisófitas, crisofíceas ou “algas” douradas	<i>Synura</i> e <i>Ochromonas</i>
	Phaeophyta ou Phaeophyceae	“Algas” pardas, feófitas ou feofíceas	<i>Dictyota</i> , <i>Adenocystis</i> , <i>Fucus</i> e <i>Laminaria</i>
	Oomycota ou Oomycetes	Oomicetos	<i>Aphanomyces</i> e <i>Lep-tomitus</i>
	Hifomitridiomictes ou Hyphochytriales	Hifomitridiomictes	<i>Anisopidium</i> , <i>Hyphochytrium</i> e <i>Rhizidomyces</i>
	Labyrinthulomycetes	Labirintulomicetos ou bolores limosos de rede celular	<i>Aplanochytrium</i> e <i>Labyrinthula</i>
Alveolata	Apicomplexa ou “Sporozoa”	Apicomplexos ou “esporozoários”	<i>Plasmodium</i> , <i>Toxoplasma</i> , <i>Cryptosporidium</i> e <i>Babesia</i>
	Dinoflagellata ou Dinophyta	Dinoflagelados	<i>Ceratium</i> , <i>Peridinium</i> , <i>Gonyaulax</i> e <i>Keppendinium</i>
	Ciliophora ou Ciliata	Ciliados	<i>Paramecium</i> , <i>Euplotes</i> , <i>Stentor</i> e <i>Vorticella</i>

Continua...

Grupo de Eukarya*	Termo científico	Nome popular	Exemplos
Rhizaria	Foraminifera ou Granuloreticulosa	Foraminíferos	<i>Allogromia, Miliammina e Patellina</i>
	Plasmodiophorida ou Plasmodiophoromycota	Plasmodióforomicetos	<i>Plasmodiophora, Polymyxa e Spongospora</i>
	Radiolaria	Radiolários	<i>Stauracon, Acanthocolla, Acanthometra e Actinomma</i>
Amoebozoa		Amebas	<i>Arcella e Entamoeba</i>
	Myxomycota ou Myxogastria	Mixomicetos ou bolores limosos plasmodiais	<i>Physarella, Symphytocarpus e Licea</i>
Opisthokonta	Choanoflagellata	Coanoflagelados	<i>Choanoeca e Acanthoeca</i>
	Porifera	Poríferos ou esponjas	<i>Acarnus, Euplectella, Sycon e Oscarella</i>
	Cnidaria	Cnidários, águas-vivas ou corais	<i>Physalia, Lychnorhiza e Acyonium</i>
	Myxosporidea ou Myxozoa	Mixosporídios	<i>Myxidium, Myxobolos e Tetracapsuloides</i>
	Ctenophora	Ctenóforos	<i>Mnemiopsis e Leucothea</i>
	Bilateria	Bilatérios	Planárias, minhocas, répteis e mamíferos
	Chytridiomycota ou Chytridiomycetes	Quitridídeos	<i>Chytridium, Blyttiomycetes e Chytriomycetes</i>
	Microsporidia	Microsporídios	<i>Chytridiopsis e Mito-sporidium</i>

Continua...

Grupo de Eukarya*	Termo científico	Nome popular	Exemplos
"Excavata"	Acrasiomycota, Acrasida ou Acrasidae	Acrasidas ou bolores limosos celulares	<i>Acrasis</i> , <i>Allovaahlkampfia</i> e <i>Pocheina</i>
	Diplomonadida	Diplomonadidos	<i>Giardia</i> , e <i>Trepomonas</i>
	Parabasalia	Parabasalídeos	<i>Trichomonas</i> e <i>Hypotrichomonas</i>
	Euglenida ou Euglenophyta	Eugenídeos ou euglenas	<i>Euglena</i> e <i>Phacus</i>
	Kinetoplastea ou Kinetoplastida	Cinetoplastídeos	<i>Trypanosoma</i> e <i>Leishmania</i>
	"Heliozoa"	Heliozoários	Fragmentado em diversos outros menores: Actinophryidae (Stramenopila *); Centroplasthelida ou Centrohelida (Haptista *. Maioria dos representantes de "Heliozoa"); Clathruliniidae e Gymnosphaerida (Rhizaria *). Exemplos: <i>Acanthocystis</i> e <i>Raphid-iophrys</i>

* Esses grupos serão descritos posteriormente (figuras 5 e 6);

** As aspas presentes em alguns termos referem-se ao significado não biológico dos mesmos.

Com o advento de técnicas anatômicas e morfológicas mais robustas e, também, de análises moleculares complexas, o incremento da diversidade de organismos existentes dentro dessas denominações (bem como das afinidades filogenéticas entre os clados existentes) foram ampliados (figura 2b, c, d; figura 3a, b).

Goldfuss, em 1820, alocou “**Protozoa**” (figura 2b) no Reino Animal, com os seguintes subgrupos: Infusoria¹ (p. ex., ciliados), Lithozoa (corais), Phytozoa (esponjas e algumas formas de corais) e Medusinae (medusas). Owen, em 1858, incluiu organismos como poríferos e outras formas unicelulares eucariontes no “**Reino Protozoa**” (Figura 2c). Para Haeckel, em 1866, **protistas** contemplavam uma ampla diversidade biológica: bactérias, diatomáceas, feofíceas, amebozoários, foraminíferos, mixomicetos, dinoflagelados e esponjas (figura 1: 2, 3, 11, 13, 18, 21, 24, 25, 34; figura 2d; tabela 1). O naturalista Copeland, em 1938, incluiu, no então designado “**Reino Protoctista**”, formas uni e pluricelulares, tanto auto- quanto heterotróficas (figura 3a).

Com relação à classificação de cinco reinos estabelecida por Whittaker (figura 3b), o reino Protista, apresentava 10 filos: Euglenophyta (figura 1: 30; tabela 1), Chrysophyta (figura 1: 12; tabela 1), Pyrrophyta (dinoflagelados, figura 1: 18 e criptófitas, figura 1: 9; tabela 1), Hyphochytridiomycota (figura 1: 15; tabela 1), Plasmodiophoromycota (figura 1: 22; tabela 1), Sporozoa (figura 1: 19; tabela 1), Cnidosporida (figura 1: 26 e 27; tabela 1), Zoomastigina (p. ex., cinetoplastídeos, figura 1: 29; tabela 1), Sarcodina ou Rhizopoda (amebas, figura 1: 25) e Ciliophora (ciliados, figura 1: 17). Alguns filos classificados por Whittaker, como plantas ou fungos, eram incluídos em Protista por outros autores: Rhodophyta (figura 1: 5; tabela 1), Phaeophyta (figura 1: 13; tabela 1), Chlorophyta (figura 1: 6; tabela 1), Charophyta (figura 1: 7; tabela 1), Myxomycota (figura 1: 21; tabela 1), Acrasiomycota (figura 1: 20; tabela 1), Labyrinthulomycota (figura 1: 14; tabela 1) e Oomycota (figura 1: 16; tabela 1).

1 Com a evolução das classificações em “Protista”, Infusoria passou a compreender somente organismos ciliados.

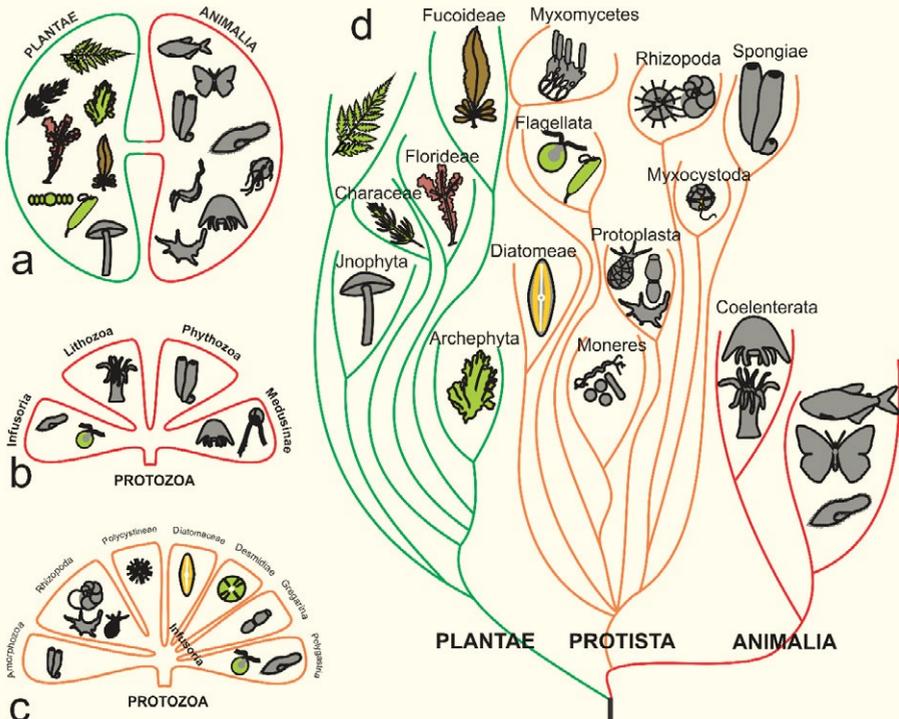


Figura 2. Classificações dos seres vivos ao longo da história: **a-** Reinos Plantae e Animalia; **b-** Classificação de “Protozoa”, clado de Animalia, Goldfuss 1820; **c-** Reino Protozoa de Owen 1858; **d-** Árvore de Haeckel (1855) simplificada.

Apesar de prática, a classificação de Whittaker apresenta instabilidades. Ao incluir Rhodophyta (figura 1: 5; tabela 1) e Phaeophyta (figura 1: 13; tabela 1) no reino Plantae, Myxomycota (figura 1: 21; tabela 1) e filios relacionados no reino Fungi, esses agrupamentos hierarquicamente superiores adquiriram caráter **polifilético** (i.e., clados com origem em diferentes ancestrais comuns). Além disso, a presença de organismos unicelulares (i.e., Chlorophyta, tabela 1) no Reino Plantae e de seres heterótrofos por ingestão (i.e., bolores limosos; tabela 1) no Reino Fungi, torna contestável a classificação proposta, resultado da definição estrita dos referidos *taxa*.

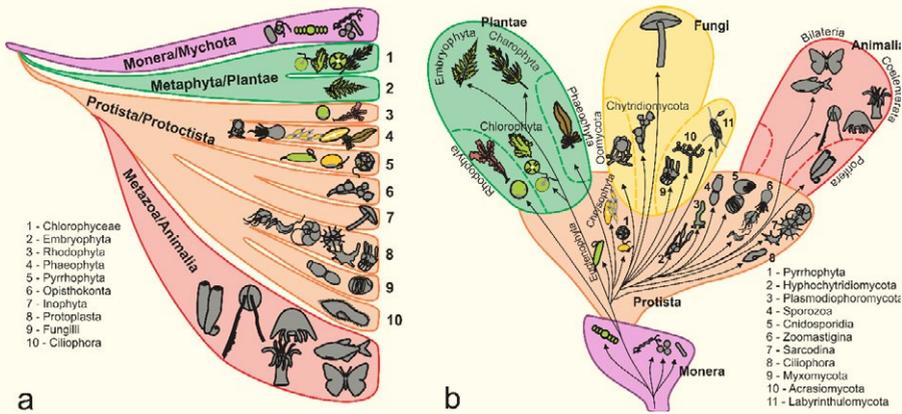


Figura 3. Classificação dos seres vivos ao longo da história: **a**- Árvore de Copeland 1938; **b**- Árvore de Whittaker, 1969.

Em 1981, Thomas Cavalier-Smith cunhou uma nova classificação para os organismos eucariontes (reinos Protozoa, Euglenozoa, Cryptophyta, Chromophyta, Billiphyta, Ciliogungi, Eufungi, Viridiplantae e Animalia). Essa proposição alternativa objetivava sanar as incongruências existentes nas classificações derivadas do trabalho de Whittaker em 1969. Em 1998, Cavalier-Smith atualizou sua classificação, designando 6 reinos dentro de Eukarya. Baseado em evidências moleculares, propôs mudanças classificatórias significativas: alocou, no Reino Protozoa, todos os *taxa* amitocodriados (i.e., organismos eucariontes com mitocôndrias ausentes; incluindo Archezoa: degeneração mitocondrial secundária); o clado “Microsporidia” (figura 1: 26; tabela 1) foi realocado de Archezoa para o sub-reino Eomycota (Reino Fungi); os mesozoários (p. ex., Dicyemida e Orthonectida) foram remanejados do Reino Protozoa para o Reino Animalia, por estarem fortemente relacionados com os animais bilatérios; “Opalinata”, pertencente ao Reino Protozoa na classificação antecessora, compunha um clado do novo Reino Chromista.

Após essa breve introdução, desenvolveremos tópicos sobre aspectos relevantes na evolução dos organismos eucariontes, com ênfase nos “**protistas**” (nome sem significado biológico atualmente, como discor-

reremos mais à frente)². Dessa forma, um panorama científico-evolutivo dos respectivos grupos, bem como discussões acerca da abordagem dos temas nos livros didáticos e na sala-de-aula serão a pauta central dos próximos tópicos desenvolvidos.

I. Sopa de letrinhas: aspectos evolutivos acerca das classificações filogenéticas dos “protistas”

Com o advento de estudos genômicos associados à taxonomia e às análises filogenéticas, a classificação biológica dos eucariontes sofreu modificações significativas em um curto espaço de tempo. Assim, as **filogenias recentes** propostas representam hipóteses complexas, não somente baseadas em caracteres morfológicos, norteados-se fortemente em dados de natureza molecular (i.e., sequências de DNA e rRNA, principalmente). A utilização de ferramentas genômicas possibilitaram evidenciar traços existentes em eucariontes que, anteriormente, eram crípticos morfológicamente. Esses fatos são consequência direta de dinâmicas evolutivas convergentes (características similares em grupos sem proximidade filogenética) e divergentes (características de origem comum, submetidas a modificações, ao longo de diversos grupos, no processo evolutivo).

O termo “**protista**” (ou “protocista”) refere-se a organismos, em sua maioria, unicelulares que não apresentam formação tecidual complexa, através de camadas germinativas. Esse grupo é composto pelos “**protozoários**” (heterotróficos, com diferenciação nas células vegetativas somente no período de reprodução sexuada) e por algumas “**algas**” (autótrofas, sem presença de tecidos estéreis ao redor das estruturas reprodutivas).

2 Apesar de o termo “protista” (assim como “alga” e “protozoário”) não apresentar significado biológico, esse continuará sendo amplamente utilizado na linguagem cotidiana, em função de seu status clássico.

O termo “**Eucarionte basal**” foi proposto como substituto para as terminologias “protista” e “protocista”. Entretanto, o referido termo apresenta incongruências, uma vez que a palavra “basal” refere-se a grupos que estão próximos à raiz/base da filogenia, não contemplando todos os clados pretendidos nessa categoria. Assim, sugerimos a utilização do termo “protista” para referenciar esses grupos de eucariontes.

À luz desses fatos, os grupos que compunham anteriormente “**protista**” mostraram-se distribuídos em diversos subgrupos que não possuem necessariamente uma origem comum (figuras 5 e 6). Por esse motivo, o termo “Protista” não constitui um grupo natural, tendo *status* parafilético (i.e., táxon com ancestralidade comum que não inclui todos os seus descendentes).

Uma vasta biodiversidade, provavelmente a maior dentre todos os grupos de organismos eucariontes, está representada pelos “**protistas**”. Dessa forma, a ideia primária de que a amplitude de seres vivos eucariontes era constituída de animais e plantas é desmistificada. À vista disso, embora os grupos multicelulares de eucariotos sejam mais bem conhecidos - denotando uma maior documentação da biodiversidade (figura 4) -, a maioria dos representantes de Eukarya seria, então, unicelular, estando distribuídos no espectro delimitado pelas “algas” e pelos “protozoários”.

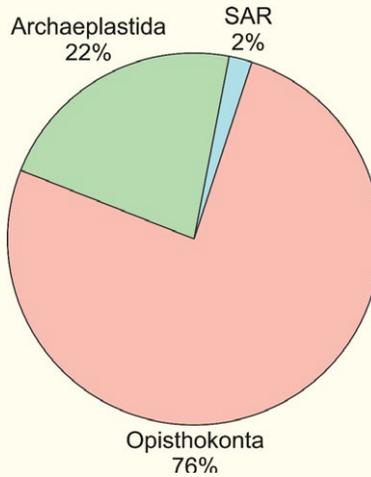


Figura 4. Diversidade específica dos principais grupos de Eukarya atualmente. Os grupos Amoebozoa, “Excavata”, Haptista e Cryptista não foram indicados por apresentarem percentual < 1%. FONTES: www.gbif.org (2020); Boisard & Florent 2020; Bowles, Bechtold & Paps 2019; Grattepanche *et. al* 2018.

Os principais grupos de Eukarya, estabelecidos molecularmente, na atualidade, são: **Amoebozoa**, “**Excavata**”, **Haptista**, **Cryptista**, **Opisthokonta**, **Archaeplastida** e **SAR**, e (figura 5). Os **Amoebozoa** incluem as formas ameboides de vida livre, os flagelados e os pseudofungos, com aproximadamente 385 espécies descritas (ou 2. 400 identificadas molecularmente). Os membros de “**Excavata**” (figura 5) apresentam um suco alimentar na região flagelar com citoesqueleto associado, possuindo cerca de 2.300 espécies descritas. Os grupos **Haptista** (algas haptófitas e centroeléideos, com 985 espécies descritas) e **Cryptista** (criptomônadas, catabeflarídeos e palpitomonas, com 167 espécies descritas), representados na figura 5, apresentam forte suporte³ monofilético e, somando a diversidade dos Amoebozoa e dos “Excavata”, representam menos de 1% da diversidade conhecida de eucariontes atuais.

3 Suporte filogenético/monofilético é uma métrica para averiguar a robustez (i.e., veracidade) de um grupo como clado monofilético dentro de uma determinada hipótese filogenética. Assim, quanto mais frequente o referido grupo for na diversidade de árvores simuladas nos testes filogenéticos, maior será o seu suporte. O teste de confiança mais utilizado para testar o suporte filogenético molecular é o bootstrap, que baseia-se no alinhamento de sequências gênicas.

Opisthokonta (figura 5) é o subgrupo que inclui os fungos (\approx 217.700 espécies), os coanoflagelados (\approx 150 espécies) e os animais (\approx 1.788.000 espécies), sendo o clado de Eukarya com maior representatividade específica conhecida atualmente (figura 4). As plantas verdes (i.e., “briófitas”, “pteridófitas”, “gimnospermas” e angiospermas), somadas às algas glaucófitas, rodófitas, clorófitas e carófitas, compõe o grupo **Archaeplastida** (figura 5), o segundo maior em diversidade específica de Eukarya atualmente, com aproximadamente 590.000 espécies válidas (figura 4). O grupo **SAR** (figura 5), sigla que engloba os cladros Stramenopila, Alveolata e Rhizaria, apresenta cerca de 60.600 espécies válidas, contemplando o terceiro grupo em diversidade de eucariontes conhecidos atualmente (figura 4) (Stramenopila: \approx 30.000 espécies, Alveolata \approx 18.581 espécies e Rhizaria \approx 12.000 espécies). Na figura 5, encontra-se um breve panorama de caracterização dos principais grupos de Eukarya.

Como demonstrado na figura 4, os grupos mais conhecidos quanto a sua diversidade⁴ são os animais, fungos e plantas. Todavia, os trabalhos científicos sugerem que a maior parte da biodiversidade de organismos eucariontes encontra-se dispersa de modo críptico nos grupos correspondentes aos “**protistas**” (*taxa* que estão distribuídos aleatoriamente nos 8 grupos de Eukarya mencionados anteriormente). As **análises filogenômicas** de Eukarya, atualmente, possuem uma base de dados mais detalhada do que as posteriores, reunindo informações de sequências de DNA, de 18S rRNA e de transcriptomas (i.e., base de dados de mRNAs) de diversos ambientes do planeta.

As hipóteses filogenéticas mais recentes designam dois domínios em Eukarya: **Amorphea** e **Diaphoretickes**, este último com monofilia incerta. O clado Amorphea inclui os cladros **Amoebozoa** (Tubulinea + Discosea + Evosea) e **Obazoa**, este último compreendendo o grupo **Opisthokonta** (mencionado anteriormente) bem como grupos menores, como o **Breviataes** (gêneros *Breviata*, *Lenisia*, *Pygsuia* e *Subulatomonas*) e os **Apusomonada** (p. ex., *Amastigomonas*, *Apusomonas* e

4 Alguns ambientes da Terra são de difícil amostragem (p. ex., mar profundo), dificultando a coleta de material biológico, ocasionando um conhecimento limitado da diversidade biológica global.

Chelonomonas). O táxon “CRuMs”, sigla que abrange colocationídeos (*p. ex.*, *Collodictyon*), os Rigifilida (*p. ex.*, *Rigifila*) e o gênero *Mantamonas*, apresenta forte suporte filogenético como grupo relacionado à Amorphea (figuras 6 e 7a).



Figura 5. Quadro esquemático dos principais grupos de Eukarya. *Mastigonemas são projeções fibrilares que ocorrem nos flagelos.

O grupo Diaphoretickes inclui os **Archaeplastida** (i.e., Plantae, abordado anteriormente), os **Cryptista**, os **Haptista** e os **TSAR** (figuras 6 e 7a). Análises recentes demonstram um robusto suporte filogenético ao clado **TSAR**, que reúne os *taxa* **Telonemia** (gênero *Telonema*) como grupo-irmão de **SAR** (figuras 6 e 7b). **Cryptista** é alocado próximo ou dentro de Archaeplastida em diversos trabalhos científicos.

Alguns subgrupos não pertencem a nenhum dos domínios de Eukarya acima relacionados (figuras 6 e 7a), como o clado **Hemimastigophora** (*Paramastix*) e os *taxa* que compõem o grupo parafilético “**Excavata**” (Discoba - euglenas e tripanossomos-, Malawimonadida e Metamonada). Esse fato é resultante da ausência de acuidade filogenética para afirmar o grau de afinidade dos referidos clados com os demais (i.e., um caso de **politomia**). Condições dessa natureza podem oscilar de acordo com a amostragem de dados que são utilizados para calibrar a filogenia, demonstrando potencial para novas pesquisas. Diversos casos de politomia não apresentam uma denominação singular, sendo designados como *Incertae sedis* ou “*taxa órfãos*” (p. ex., Anycromonadida, Picozoa e o gênero *Ancoracysta* na figura 7a). A seguir, mencionaremos detalhes relevantes de classificações anteriores relacionadas ao panorama atual discorrido neste parágrafo.

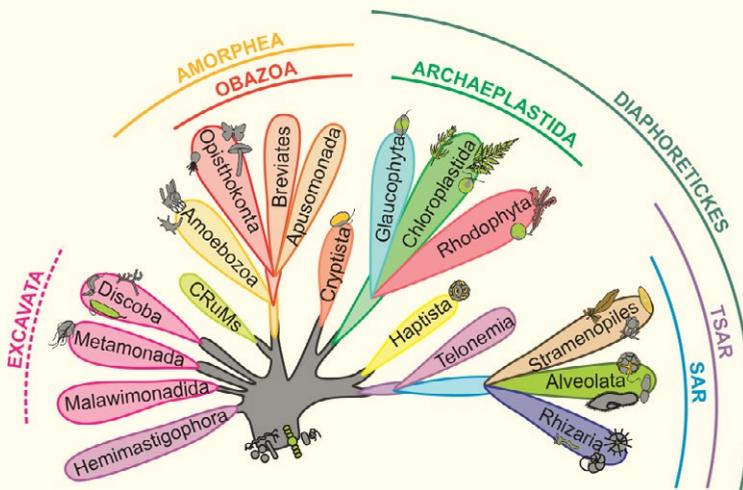


Figura 6. Panorama atual da classificação de Eukarya. Modificado de Adl e colaboradores 2018 e Burki e colaboradores 2020. A linha pontilhada em “Excavata” denota o suporte monofilético inconspícuo do grupo atualmente.

Em classificações anteriores, o domínio **Amorphea** é designado como “**Unikonta**”, cujo ancestral hipotético era unicentriolar e uniciliado (figura 8a e b). Em contrapartida ao uso de Diaphoretickes, Cavalier-Smith, em 2003, utiliza a denominação “**Bikonta**” (**Chromoalveolata**⁵ + **Plantae** + **Excavata** + **Rhizaria**) para o domínio que possui ancestralidade comum com organismos eucariontes biciliados (figura 8a). “**Bikonta**”, por sua vez, poderia ser subdividido em dois *taxa*: Cabozoa (Rhizaria + Excavata), com ancestral comum fotofagotrófico derivado de endossimbiose única com uma alga verde; “**Corticados**” (**Plantae** + **Chromoalveolata**), baseando-se nos alvéolos corticais de glaucófitos e de alveolados como caracteres homólogos derivados (figura 8a). Os agrupamentos **Cryptista** e **Haptista** formavam clados subdivididos em seus componentes, sendo que os *taxa* **Haptophyta** e **Cryptophyta** teriam suporte à formação de um clado monofilético, denominado de “**Hacrobia**” (figura 8b), ou alocados em *Incertae sedis* (figura 7b). O grupo “**Excavata**” apresenta suporte filogenético fraco em grande parte das classificações moleculares (figuras 6; 7b; 8a, b), mostrando afinidade incerta com outros clados de Eukarya (p.ex., um caso de politomia). Alguns pesquisadores denotam “Excavata” como um grupo subdividido em, pelo menos, dois clados distintos: Excavados Mitocondriados (Euglenozoa⁶, Heterolobosea e “*Jakobids*”) e Excavados Amitocondriados ou “Excavados Núcleo” (p. ex., Diplomonadida e Parabasalia). *Taxa* como Telonemia e Apusomonadida mostravam forte politomia dentro das classificações nos últimos anos, tendo caráter *Incertae sedis* (figura 7b). Os grupos Amoebozoa, Opisthokonta, Archaeplastida e SAR vêm mostrando suporte monofilético robusto, devido à calibração das filogenias com dados moleculares (p. ex., sequências de DNA dos organismos e de rRNA, principalmente) cada vez mais diversificados (figuras 7a, b; 8b).

Atualmente, os clados “**Bikonta**” e “**Chromoalveolata**” não representam grupos naturais, pois falham em denotar corretamente a histó-

5 Chromalveolata, grupo do reino Chromista, compreende os clados: Stramenopila, Haptophyta, Cryptophyta e Alveolata.

6 Euglenozoa é um grupo de Discoba que compreende os clados Eugelenida, Diplonemea, Symbiontida e Kinetoplastea.

ria evolutiva dos grupos de Eukarya (os representantes de “Unikonta” constituem o domínio “Amorphea” nas classificações vigentes). As diversas **sinapomorfias** indicadas por Cavalier-Smith (2003) para os referidos clados estão dispostas, de forma simplificada, na figura 8a.

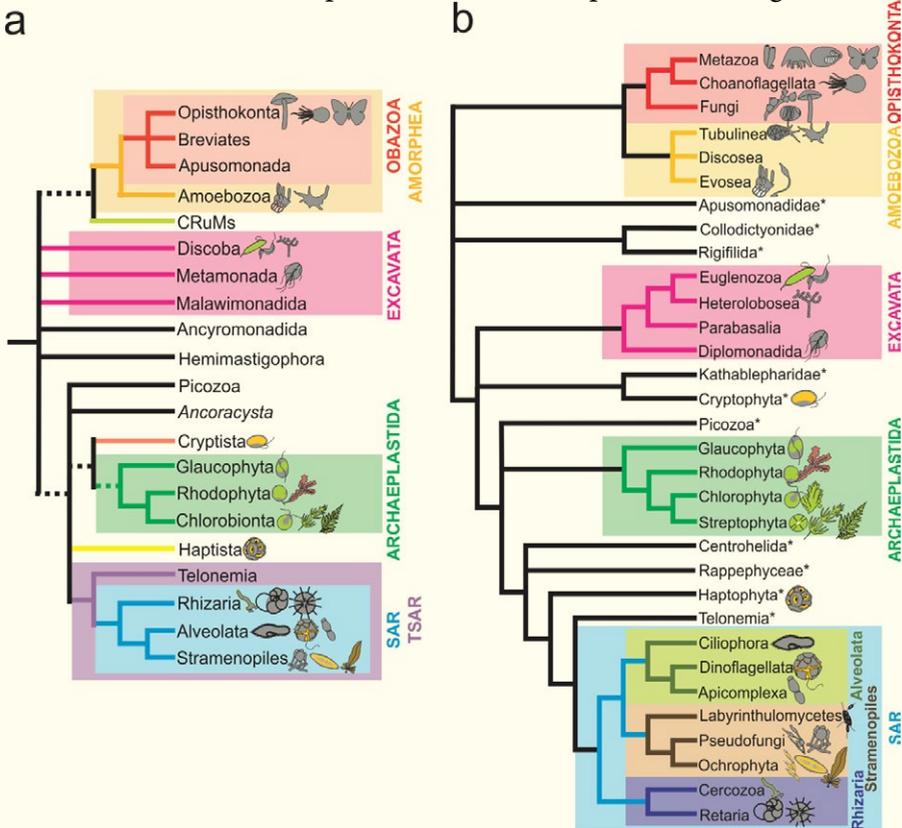


Figura 7. Filogenias simplificadas com as hipóteses correntes para classificação de Eukarya. **A** - Modificada de Burki e colaboradores, 2020; **B** - Modificada de Pawloski, 2014.

Com relação ao ancestral eucarionte hipotético nas classificações anteriores, o consenso sugeria que esse apresentaria mitocôndria com crista tubular e seria uniciliado (figura 8a). Esse ancestral dividiria Eukarya em “Unikonta” e “Bikonta”. Com a descoberta da ausência de determinados genes em Amoebozoa (figura 8a, sinapomorfia “h”) e, também, em função da frequente transferência lateral de genes entre eucariontes e desses com procariontes, a referida hipótese foi rejeitada. No período atual, com base em pesquisas moleculares robustas, o ancestral eucarionte comum de todos os grupos atuais apresentaria um

genoma no qual estariam presentes sequências de arqueias, bactérias e de eucariontes (figura 7), resultantes da **transferência lateral de genes** entre esses grupos ancestrais.

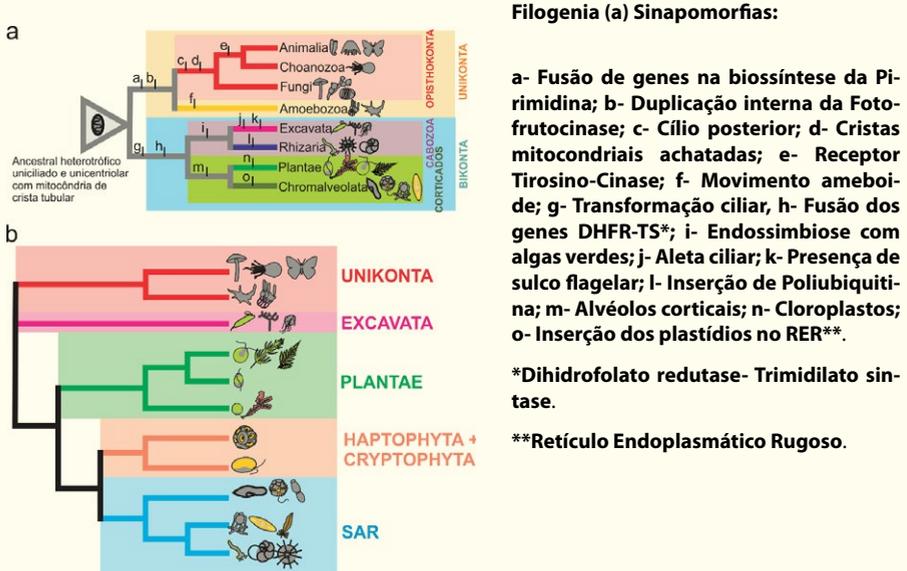


Figura 8. Filogenia dos grupos de Eukarya. **A** - Modificada de Cavalier-Smith, 2003; **B** - Modificada de Burki e colaboradores, 2007.

2. Montando o quebra-cabeça primordial: organismos eucariontes são mosaicos genômicos

Apesar da existência estimada dos organismos eucariontes ser de mais de 2 bilhões de anos atrás, a origem da célula eucariótica é pauta de inúmeros estudos ao longo das décadas, sendo, atualmente, alvo de intensa discussão. Por ser uma questão controversa, existem inúmeras hipóteses que buscam elucidar esse marco da evolução biológica. Até o final do século XX, o endósporo de bactérias do filo Firmicutes, que apresenta uma constrição que individualiza o material genético, era uma das poucas estruturas que davam luz à origem da **carioteca** presente nas células eucarióticas. No início do século XXI, estudos envolvendo bactérias do filo Planctomycetes demonstraram a presença de

membranas internas que compartimentalizavam a célula, dividindo essa estrutura numa região periférica (perifoplasma) e numa interna (riboplasma), que continha o material genético e ribossomos. Com a robustez dos estudos moleculares, uma hipótese complexa foi elaborada e discutida: a célula eucariótica teria surgido do englobamento de **células de arqueias** (originando o núcleo) por **células bacterianas** (originando seu citoplasma, figura 9).

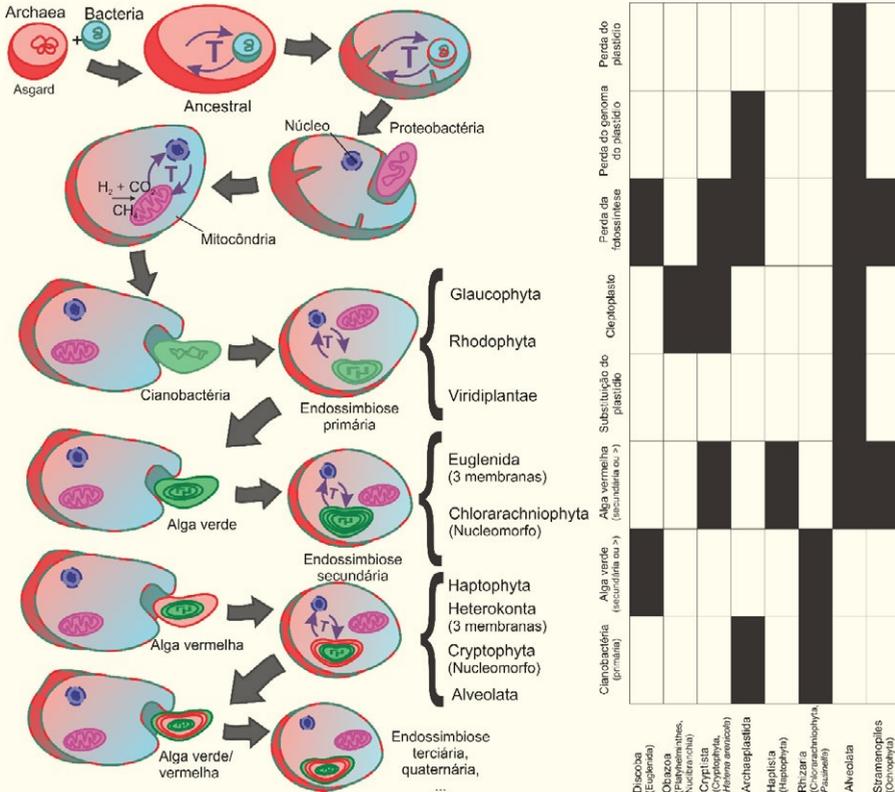


Figura 9. Origem da célula eucariótica, das mitocôndrias e do cloroplasto através do processo de endossimbiose. Quadro comparativo dos grupos de Eukarya quanto ao processo de endossimbiose e aspectos relativos à aquisição de plastídios. **T:** transporte horizontal de genomas entre simbiote/organela e hospedeiro e vice-versa.

Apesar da similaridade genética entre células de Eukarya e de Archaea, as primeiras possuem um número significativo de proteínas não-homólogas com proteínas de Archaea e/ou Bacteria. Entretanto, essas proteínas possuem homólogos em todas as linhagens de Eukarya, sendo denominadas de **ESPs** (sigla inglesa que significa **proteínas de**

assinatura eucariótica). Tais proteínas estão relacionadas ao citoesqueleto e às organelas membranosas (p. ex., retículos endoplasmáticos e vacúolos). Por conseguinte, outra hipótese foi formulada: as células eucarióticas não descendem de nenhum dos domínios procarióticos, sendo o ancestral eucariótico hipotético denominado de **cronócito**. Outra hipótese, alternativa à mencionada anteriormente, advoga que o ancestral mais recente dos Eukarya possuía uma célula demasiadamente complexa, similar às atuais, tendo os procariontes surgido pela simplificação desse modelo. Todavia, análises moleculares de genes comuns aos três domínios continuavam sugerindo a relação próxima entre **Eukarya** e **Archaea** (clado Crenarchaeota de Archaea, i.e., eócitos; veja quadro 1).

Quadro 1. A origem dos eucariotos está em asgard

No ano de 2015, o panorama da relação entre Eukarya e Archea foi reforçado devido à recuperação de sequências de Archaea em sedimentos marinhos presentes em fontes hidrotermais entre a Noruega e a Groenlândia. As referidas sequências designaram um novo filo, denominado de Lokiarchaeota, Lokiarchaeota apresentava um número significativamente maior de genes codificadores de ESPs quando comparado com os outros grupos de Archaea, sendo denotado nas análises filogenéticas como grupo-irmão de Eukarya. Com a recuperação de uma amplitude de sequências sedimentares de Archaea codificadoras de ESPs, provenientes de novos filos relacionados à Lokiarchaeota, um novo grupo abrangente foi proposto. Esse clado foi denominado de Asgard. No ano de 2020, o primeiro trabalho apontando células vivas pertencentes ao clado Asgard foi publicado. O referido organismo procarionte foi denominado de *Candidatus Prometheoarchaeum syntrophicum*. As células vivas eram bastante simplificadas, não possuindo sistema interno de membranas ou compartimentalização interna. O ciclo de vida dessas arqueias é lento (divisão celular a cada 60 dias), sendo que os organismos possuem formato esférico com vesículas e

projeções alongadas na superfície. As populações desse procarionte vivem em colônias associadas com outras bactérias (*Halodesulfobrio*) e arqueias (*Methanogenium*), aparentemente numa relação mutualística. Dessa maneira, as descobertas atuais reforçam a hipótese de um ancestral em Archaea para os organismos eucariontes. Entretanto, estudos focados na origem de organelas como mitocôndrias e plastídios evocam hipóteses ainda mais complexas para a origem e estabelecimento da célula eucariótica.

No que tange a origem das **mitocôndrias** e dos **plastídios**, a hipótese da origem dessas organelas pela **endossimbiose** (i.e., englobamento de outro organismo unicelular) de α -proteobactérias e **cianobactérias** (figura 9), respectivamente, por células eucariontes ancestrais é amplamente aceita na comunidade acadêmica. Devido à acuidade das técnicas moleculares atuais, o panorama de origem das referidas organelas, bem como da célula eucariótica, torna-se melhor caracterizado e estabelecido. Os eventos que culminaram no cenário atual do nível de organização eucariótico são complexos e demandam bastante cautela quanto à sua especulação e interpretação por parte dos pesquisadores.

As primeiras teorias acerca da origem mitocondrial indicavam que a célula eucariótica, já pré-estabelecida (tendo como ancestral comum um representante de “**Archaeozoa**”, protistas amitocondriados), havia **fagocitado** procariontes e estabelecido uma relação de benefício energético, fato que culminou na origem mitocondrial. Apesar dessa hipótese apresentar base em dados de rRNA, atualmente, não é a teoria mais aceita para explicar esse panorama evolutivo. Os principais fatos que nortearam esse novo posicionamento são: dados filogenômicos mais acurados acerca das linhagens de procariontes e a descoberta de organelas aparentadas às mitocôndrias (i.e., **hidrogenossomos** e **mitossomos**; quadro 2).

A teoria filogenética corrente para a origem mitocondrial está firmada na “**hipótese do hidrogênio**” (i.e., **sintrofia anaeróbica**), que postula que α -proteobactérias heterotróficas, possivelmente com capacidade de fosforilação oxidativa, seriam as células adquiridas por **en-**

dossimbiose pelo ancestral eucarionte (figura 9, ver quadro 3). O pesquisador Cavalier-Smith propôs a origem mitocondrial através de um ancestral bacteriano **fotossintético**. A maioria dos trabalhos filogenômicos recentes excluem a hipótese da origem mitocondrial através da endossimbiose com α -proteobactérias fotossintetizantes (p. ex., *Rhodobacter* e *Rhodospirillum*), alocando esses organismos como grupo-externo dessas análises. O evento de origem mitocondrial parece ser único (**monofilético**) e estar ligado estritamente à **eucariogênese** (i.e., origem do núcleo, de membranas internas e do citoesqueleto das células eucarióticas atuais). A célula eucarionte ancestral era complexa e possuía sistema endomembranal e proteínas de transporte, as quais **transferiram genes mitocondriais horizontalmente para o núcleo** da célula eucariótica.

Quadro 2. Mros, mitocôndrias emblemáticas

A descoberta das **MROs** (sigla inglesa para “organelas relacionadas às mitocôndrias”) trouxe um novo panorama de entendimento à origem mitocondrial, reforçando a hipótese de origem precoce dessas organelas por endossimbiose de α -proteobactérias metanogênicas pela célula eucarionte ancestral (figura 9). Essas organelas são os **hidrogenossomos** e os **mitossomos**. Similarmente às mitocôndrias, ambas as MROs apresentam membrana dupla, geram ATP (hidrogenossomos utilizam as enzimas succinil-COA sintetase e NADH desidrogenase), armazenam cálcio, possuem mecanismos de replicação, montam agrupamentos FeS e metabolizam o enxofre (no caso dos mitossomos), maturam e transportam proteínas. Entretanto, diferentemente das mitocôndrias, as MROs não apresentam genoma (exceto hidrogenossomos de alguns ciliados), nem fosforilação oxidativa /cadeia transportadora de elétrons, ciclo de Krebs, β -oxidação de ácidos graxos e sintetizam hidrogênio em condições anaeróbicas (hidrogenossomos possuem as enzimas hidrogenase e uma variante da piruvato/ferrodoxina oxidoredutase não análoga à mitocondrial). Os **Hidrogenossomos** são

encontrados em ciliados simbiotes de rúmen e de vida-livre, (p. ex.,, *Trichomonas*) quitrídios e ameboflagelados (amebas com flagelo em alguma fase do ciclo de vida, p. ex., *Naegleria*). Essas organelas fermentam o piruvato, produzindo acetato, CO₂ e hidrogênio molecular. Os **mitossomos** são resquícios mitocondriais. Não sintetizam ATP nem hidrogênio molecular, estando presentes em amebozoários (descritos pela primeira vez em *Entamoeba histolytica*), diplomonadidos (*Giardia*), microsporídeos (*Encephalitozoon cuniculi*) e apicomplexos (*Cryptosporidium parva*). Devido à presença em diversos grupos sem relacionamento filogenético, as MROs sugerem uma origem polifilética a partir do ancestral eucarionte.

A ausência de formas intermediárias no processo de origem da célula eucariótica e das organelas de síntese energética gera conflitos de entendimento, tanto na teoria de origem precoce (hipótese sintrófica de α -proteobactérias) como na de origem tardia (i.e., com base em arqueozoários fagotróficos) das mitocôndrias. Atualmente, fomentando a premissa da origem mitocondrial a partir de α -proteobactérias, com base em dados filogenéticos e metagenômicos, averiguou-se que o clado Rickettsiales (grupo de α -proteobactérias) e as mitocôndrias atuais compartilhando um ancestral comum com outras α -proteobactérias planctônicas marinhas viventes. No quadro 3, são apresentadas, de forma sintética, as principais hipóteses para origem mitocondrial existentes na literatura.

Quadro 3. Hipóteses para a origem mitocondrial

ORIGEM PARASITOLÓGICA: a origem mitocondrial por **infecção** assume que o citoplasma da célula ancestral foi atacado por bactérias patogênicas, semelhantes a *Rickettsia*, que não ocasionaram a morte do hospedeiro. Ao longo do cenário evolutivo, essas bactérias

foram mantidas numa espécie de relação mutualística, culminando na origem das mitocôndrias.

ORIGEM ENDOSSIMBIÓTICA: de acordo com essa hipótese, as mitocondriais teriam sido originadas pela **relação mutualística** entre o ancestral eucarionte e bactérias que, provavelmente, auxiliaria o hospedeiro fermentador a lidar com sua intolerância ao oxigênio tóxico. Essa teoria é conhecida como **sintrofia anaeróbica** e apresenta as seguintes possibilidades, de acordo com o panorama ambiental ancestral:

- a) **Sintrofia ácido-orgânica:** com o objetivo de descartar resíduos ácidos (p. ex piruvato e lactato) do hospedeiro fermentador, essas substâncias eram transferidas para α -proteobactérias (i.e., protomitocôndrias) onde eram oxidadas a CO_2 .
- b) **Sintrofia sulfúrica:** de acordo com esse modelo, as α -proteobactérias simbiotes oxidavam H_2S a enxofre, com o objetivo de o hospedeiro ancestral conseguir lidar com as altas concentrações desse gás provenientes do ambiente. No hospedeiro, o enxofre era oxidado à H_2S novamente. Assim, o enxofre funcionava como um transportador de elétrons entre os dois organismos. Essas α -proteobactérias oxidantes são entendidas como ancestrais às mitocôndrias modernas.
- c) **Sintrofia metanogênica (“Hipótese do hidrogênio”):** Hospedeiros ancestrais convertiam H_2 e CO_2 , provenientes da metabolização das α -proteobactérias endossimbiontes (ancestrais às mitocôndrias modernas), em metano (CH_4).

É importante salientar que não existe um consenso estrito acerca da melhor teoria para origem mitocondrial, principalmente no que se refere à natureza do grupo de bactérias ancestrais a essa organela. Dessa forma, em função do panorama de dados atuais, infere-se que o grupo de α -proteobactérias que originou a mitocôndria era parasito, sendo submetido à seleção natural, que culminou numa co-evolução entre hospedeiro e simbiote (i.e., uma relação mutualista); ou já estava em um estágio adaptativo maior com seu hospedeiro ancestral eucariótico, denotando uma relação mutualística entre ambos.

Cloroplastos são **plastídios** que contêm o pigmento esverdeado, denominado de clorofila e estão presentes em todas as plantas. A teoria corrente para a origem dessa organela sugere que o ancestral eucariote, que já apresentava mitocôndrias, possuía uma **relação endossimbiótica** com algumas **cianobactérias**, o que acarretou na origem dessa organela (figura 9). Essa hipótese foi cunhada por Mereschkowsky em 1905, sendo bastante questionada até meados do século XX. Todavia, as presenças das clorofilas, de membranas internas (i.e., tilacóides), de peptidoglicano em cianelas (variante de cloroplastos em glaucófitas), de material genético no interior das organelas, bem como resultados de análises filogenéticas com base em rRNA, proteínas ribossômicas e de origem do plastídio, genes relacionados à síntese de ATPases e RNA-polimerases, fomentam fortemente a relação filogenética entre **plastídios** e **cianobactérias**. Trabalhos filogenéticos atuais sugerem que os cloroplastos compartilham um ancestral comum com β -cianobactérias aparentadas à *Gloeomargarita lithophora*.

Como discutido anteriormente para a origem mitocondrial, dados moleculares demonstram que houve **transferência horizontal de genes** entre os **protoplastídios** (i.e., plastídios intermediários de células eucarióticas ancestrais) e o núcleo da célula eucariótica hospedeira via transporte proteico. A origem primária do cloroplasto, com apoio em dados moleculares e da arquitetura da organela, também é considerada um **evento monofilético**.

Assim, o cloroplasto resultante do evento **endossimbiótico primário** é encontrado nos três grupos de plantas atuais, alocados no clado **Archaeplastida** (possuem o “cloroplasto ancestral”), tendo ocorrido entre 1 e 2 bilhões de anos atrás. O cloroplasto presente em Ar-

A ameba tecada *Paulinella chromatophora* trouxe à tona o questionamento acerca da origem monofilética dos cloroplastos primários. *P. chromatophora* apresenta cromatóforos verdes citoplasmáticos (i.e., tipo de plastídio) que parecem estar relacionados filogeneticamente às α -cianobactérias. A evolução desse cromatóforo deu-se a apenas 90-140 milhões de anos atrás. Assim, estudos focados no genoma, na filogenia e com utilização de relógio-molecular devem ser conduzidos, objetivando compreender os possíveis mecanismos filogenéticos que regem a origem primária dos plastídios.

chaeplastida apresenta **duas membranas**: a membrana interna é de origem cianobacteriana e a membrana externa apresenta componentes tanto procarióticos, quanto eucarióticos (a membrana vacuolar externa, resultante da endossimbiose, provavelmente, foi a estrutura perdida evolutivamente).

Presume-se que a maioria dos cloroplastos existentes no mundo vivo sejam, no entanto, resultantes de **endossimbiose secundária** (organismo eucarionte sem cloroplastos de origem primária engolfam algas verdes e/ou vermelhas, figura 9), sendo denominados de **cloroplastos complexos**. Através de dados morfológicos e moleculares, sugere-se que **haptófitas**, **estramenópilos** (p. ex., **heterocontes**), **criptófitas** e **alveolados** possuem seus cloroplastos originados da interação secundária com **rodófitas** endossimbiontes; **cloraracniófitas** e **euglenídeos** possuem cloroplastos originados de endossimbiose secundária com **algas verdes** (figura 9). Os cloroplastos originados do processo secundário possuem, em geral, **quatro membranas**. As duas membranas externas, possivelmente, são resquícios do vacúolo fagocitário e da membrana plasmática do endossimbionte respectivamente; e as duas membranas internas seriam as circundantes do plastídio primário. Um detalhe interessante consiste na ultraestrutura das membranas mais externas desses cloroplastos: essas formam um envelope contínuo com a carioteca do hospedeiro, contendo, inclusive, ribossomos, assemelhando-se a um retículo endoplasmático rugoso (i.e., **retículo endoplasmático de cloroplasto** – CER, sigla derivada da língua inglesa). Essa situação não é verificada em plastídios de organismos alveolados.

Em **criptófitas** e **cloraracniófitas** averiguou-se a retenção do citoplasma e do núcleo reduzido do endossimbionte (região do **periplasto** e do **nucleomorfo**, respectivamente) nos plastídios originados. O nucleomorfo se localiza no espaço periplastidial, entre o par de membranas externas e internas, desses dois grupos de algas. Análises de proteínas do complexo de captação de luz (p. ex., LHC) nos fotossistemas dos cloroplastos demonstraram a existência de transferência gênica do nucleomorfo dos plastídios para o núcleo celular dos organismos hospedeiros. Dessa forma, especula-se que, após a transferência total dos

genes do cloroplasto para o núcleo da célula eucariótica, o nucleomorfo poderá ser eliminado do periplasto do plastídio.

Diferente dos outros grupos, os **euglenídeos** e os **dinoflagelados que contêm peridina** (substância carotenoide para captação de luz) apresentam cloroplastos com **três membranas** (figura 9). Estudos indicam que a membrana perdida foi, provavelmente, a correspondente ao envelope externo desses organismos. Análises do genoma do cloroplasto (principalmente com base nos complexos de transferência gênica horizontal) e de características estruturais da organela revelam a possibilidade de existência de cloroplastos com origem endossimbiótica de ordem maior à terciária (figura 9). Alguns pesquisadores sugerem que plastídios de criptófitas foram endossimbioticamente adquiridos por estramenópilos (p. ex., diatomáceas) através de **endossimbiose terciária** e, foram posteriormente, engolfados em haptófitas devido a um evento de **endossimbiose quaternária**. Outros autores propuseram que alveolados, que apresentam plastídeos, adquiriram a organela através de um evento de **endossimbiose terciária** ou **quaternária** com algas unicelulares pardas. Características como presença de genes de algas verdes no núcleo celular de diatomáceas e a presença de membrana tripla no estigma (região fotossensível) dos dinoflagelados *Peridinium balticum* e *Glenodinium foliaceum* também direcionam a interpretação da existência de endossimbioses **terciárias** e **quaternárias** na origem de cloroplastos nesses organismos. Entretanto, nem sempre a existência de mosaicos genômicos de algas verdes e vermelhas no núcleo de organismos eucariontes denota a existência de endossimbiose de ordem maior à secundária. Há trabalhos científicos que reportam a existência de genes de algas vermelhas no núcleo de euglenídeos e clorarcniófitas denotaria uma facilitação à aquisição de endossimbiose secundária desses eucariontes com algas verdes.

Dentro da dinâmica ecossistêmica, a perda do processo fotossintético por determinados organismos não é incomum. Entretanto, a perda completa de cloroplastos parece ser um evento raro (figura 9). A perda total de plastídios requereria vias alternativas à biossíntese de compostos orgânicos e de funções específicas realizadas por essas organelas. Atualmente, conhece-se alguns casos de perda total de plastídios em

organismos parasitos: nos apicomplexos (*Cryptosporidium* e algumas gregarinas) e no dinoflagelado *Hematodinium* (figura 9). Alguns apicomplexos apresentam um plastídio vestigial, denominado de **apicoplasto**. O **apicoplasto** não é uma organela fotossintética; essa estrutura, no entanto, contém inúmeros genes com funções metabólicas essenciais: síntese do grupo heme, de enxofre, de isoprenóides e de ácidos graxos. Pesquisas correntes relacionadas à *Rhodolphis* não encontraram cloroplastos funcionais morfológicamente no gênero, mas averiguaram a existência de inúmeros genes característicos de plastídios de algas vermelhas (inclusive envolvidos no transporte horizontal de genes entre plastídio e núcleo). Em função da caracterização molecular e de análises filogenômicas, os autores propuseram o clado “Rhodelphidia”, atualmente entendido como grupo-irmão de Rhodophyta, para alocar os representantes do referido gênero.

Um evento peculiar envolvido na aquisição de cloroplastos por organismos não fotossintetizantes é conhecido como **cleptoplastia**. A cleptoplastia consiste no “sequestro/retenção” de cloroplastos, de fontes variadas biologicamente, por determinados organismos eucariotes. Esses plastídios adquiridos simbioticamente (denominados de **cleptoplastos**) possuem um tempo variável de retenção e são fotossinteticamente funcionais. Dinoflagelados, foraminíferos, ciliados e alguns gastrópodes (nudibrânquios) são os organismos que captam e assimilam os cloroplastos de suas presas (figura 9). Em alguns dinoflagelados existe a substituição completa do cloroplasto original pelos cleptoplastos adquiridos (figura 9).

A origem da célula eucariótica é pautada nas interações simbióticas com células procariontes e, posteriormente, com protocélulas eucarióticas. A origem endossimbiótica mitocondrial (que levou aos eventos de eucariogênese) e, posteriormente, dos plastídios, envolveu inúmeros processos de **trocas horizontais de genes** entre as protocélulas envolvidas, e dessas com essas organelas (e, também, protoorganelas) de metabolismo energético. Esses eventos de câmbio gênico levaram a uma diminuição drástica dos genomas de mitocôndrias e plastídios. Em detrimento dessa complexa rede de fluxo de material genético, todos os organismos eucariotes atuais se caracterizam como **quimeras**

ou **mosaicos** gênicos resultantes desses eventos complexos. Há vários indicadores que denotam essa visão corrente: a) origem única dos organismos eucariontes e das mitocôndrias; b) natureza quimérica das células eucariontes; c) ausência de complexo bioenergético/ fotossintético na membrana da célula hospedeira; d) origem e distribuição de MROs; e) metabolismo de arqueias do clado Asgard/Lokiarchaea ser dependente de hidrogênio; f) transferência de genes endossimbióticos; g) mecanismo de divisão das organelas coordenado com o ciclo celular da célula eucarionte.

3. Os eucariontes no contexto didático: um desafio pedagógico

Ao longo deste capítulo, apresentamos inúmeros dados acerca da evolução, filogenia e classificação dos organismos eucariontes, temas usualmente ausentes em livros didáticos. Optamos, até a presente seção, em expor informações científicas consistentes, com o aprofundamento necessário à compreensão dimensional e relevância desse tema. Em função da complexidade temática exposta e das limitações que essa impõe ao ensino desse tópico, discutiremos, a seguir, estratégias e ações que servirão como apoio pedagógico, facilitando a disseminação das informações necessárias acerca de Eukarya. Baseado nessas premissas, propusemos uma espécie de tutorial, que objetiva direcionar os docentes⁷ no planejamento e desenvolvimento de uma aula de qualidade, interativa e com enfoque vivencial, ao público-alvo.

A **linguagem** utilizada é um limitador de entendimento entre as partes envolvidas no processo de aprendizagem, principalmente quando tratamos da complexidade dos organismos eucariontes. Assim, é função do ministrante adequar os termos a serem utilizados na explanação do assunto. Os aspectos a serem abordados acerca da temática também devem ser previamente ponderados. Como observado ao longo do presente capítulo, o assunto em voga emana um vocabulário

7 Nessa seção, trataremos pelo termo “docente” qualquer indivíduo que estiver na posição de ministrante acerca do assunto “organismos eucariontes”.

bastante complexo e inúmeras relações para compreensão dos processos biológicos discutidos. Em função disso, sugerimos, no parágrafo a seguir, aspectos relevantes a serem abordados, no que diz respeito aos organismos eucariontes.

Com relação ao trabalho da nomenclatura, da taxonomia e dos aspectos filogenéticos de organismos eucariontes, o indivíduo em função docente deve dedicar muita atenção ao planejamento e confecção das atividades de ensino. A palavra-chave a ser considerada para o desenvolvimento desses assuntos é a “**simplificação**” (tanto de conceitos como de nomes científicos; veja a figura 10). Assim, no momento da apresentação dos seres vivos eucariontes, o mais relevante é salientar a existências dos principais grupos, focando no precário conhecimento da diversidade de “protistas” dentro do panorama de conhecimento cotidiano. A discussão do conceito de “protozoário” e de “alga” deve ser realizado com cautela, em função desses termos não representam grupos naturais (discutido anteriormente); entretanto, serão utilizados em larga escala no contexto de divulgação, pois constituem termos clássicos e populares cotidianamente. Sugerimos a apresentação dos grupos de organismos eucariontes de forma simplificada e sem exigir a memorização dos mesmos: amebozoários, coanoflagelados, ciliados, apicomplexos, dinoflagelados, diatomáceas, euglenozoários, glaucófitas, feófitas, rodófitas, clorófitas, carófitas, fungos (e organismos similares), plantas e animais. Através da utilização de diferentes técnicas e metodologias (de acordo com cada ambiente pedagógico⁸), o docente irá desmistificar tabus envolvendo a diversidade dos organismos eucariontes, evidenciando a amplitude de organismos unicelulares em Eukarya.

No que diz respeito à nomenclatura complexa, cada nome sugerido pode ser decodificado e relacionado aos organismos, quando possível. Por exemplo: ciliados possuem esse nome por apresentarem cílios utilizados para locomoção e alimentação. Ressaltamos que o mais importante nessa atividade é o conhecimento da biodiversidade de eucarion-

8 “Ambiente pedagógico” é entendido como qualquer local onde a atividade didática ocorrerá. Entretanto, nessa seção, focaremos nos ambientes fora do âmbito acadêmico (i.e., universitário).

tes por parte do público-alvo, e não a assimilação das entidades taxonômicas. Torna-se interessante, nesse contexto, relacionar alguns grupos de organismos eucariontes com relação a sua proximidade filogenética, de forma sintética (figura 10). É importante salientar o papel da Biologia Molecular na classificação atual e no entendimento das relações de parentesco entre os organismos eucariontes. Demonstrar que as amebas são fortemente relacionadas com os animais e não com outros grupos de organismos unicelulares, denota uma discussão muito interessante acerca de processos evolutivos diversos (p. ex., mecanismos de divergência e de convergência; figura 10). Além disso, o esquema presente na figura 10a pode ser utilizado como modelo simplificador para trabalhar a origem monofilética dos diversos grupos de Eukarya dentro das copas das árvores.

Quadro 4. Atividade didática com organismos eucariontes

TÓPICOS SUGERIDOS:

- a) Diversidade classificação básica e relações de parentesco de organismos eucariontes;
- b) Surgimento da célula eucarionte e das organelas envolvidas no metabolismo energético, focando, de modo simplificado, nos processos de endossimbiose;
- c) Aspectos ecológicos envolvendo organismos eucariontes: produção de oxigênio pelas “algas”; efeitos ecossistêmicos da reprodução demasiada de “algas” (i.e, bloom ou floração); papel dos “protistas” nas dinâmicas alimentares dos ecossistemas aquáticos, bem como na transferência de energia entre os níveis tróficos (i.e., alça microbiana); papel dos “protistas” como bioindicadores ambientais; relações ecológicas entre “protistas” e outros organismos vivos;
- d) Interação entre “protistas” e sociedade: efeitos negativos da eutrofização causada pela floração de “algas” sobre o tratamento

da água; interferência de organismos eucariontes na consultoria ambiental; “protistas” como modelo alternativo à utilização de animais na pesquisa, “protistas” utilizados na alimentação, “protistas” envolvidos em patologias humanas.

A **contextualização** do tema é uma abordagem fundamental a ser conduzida pelo docente e é dependente do ambiente pedagógico. Conceituar “organismos eucariontes” e explicitar, de forma objetiva, aspectos relativos ao conhecimento incipiente dos organismos eucariontes unicelulares (i.e., “protozoários” e “algas”), em detrimento dos pluricelulares (principalmente, plantas, animais e fungos) representam fatores instigantes à adesão dos alunos. Enfatizar que muitos organismos eucariontes não apresentam uma caracterização rígida de seus processos ecológicos e fisiológicos (p. ex., muito grupos considerados como “algas” também possuem representantes heterotróficos) também é um tópico importante a ser trabalhado. Correlatado a essa explanação inicial acerca do tema, questionamentos podem ser lançados. Debates relacionados ao conhecimento prévio dos organismos eucariontes, da existência dos mesmos nos diversos ecossistemas do planeta, das funções ecológicas e das interações desses organismos com o homem são formas de conectar esse assunto à vivência dos participantes da atividade de ensino. No quadro IV, estão sugeridos alguns tópicos para assuntos envolvendo organismos eucariontes (com enfoque nos “protistas”).

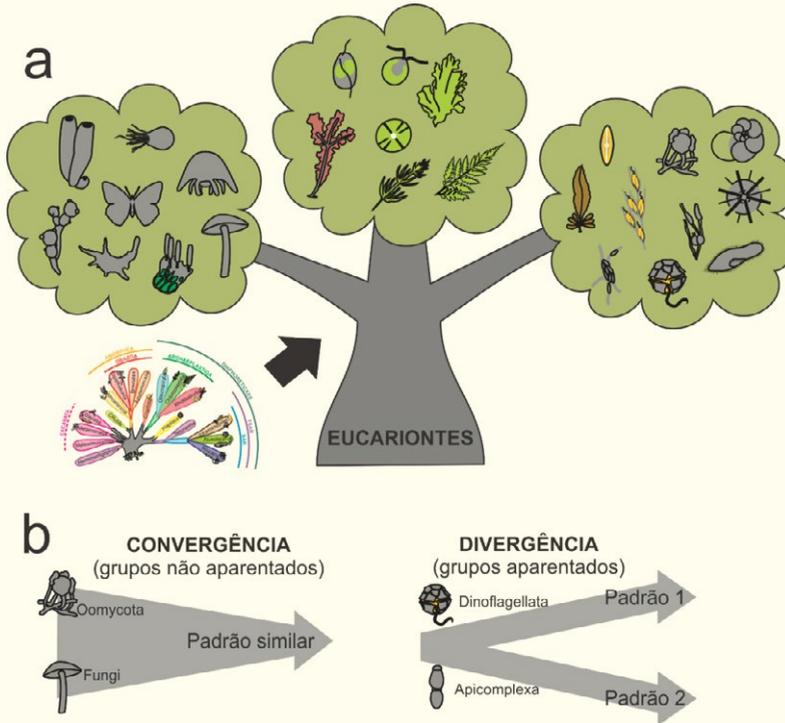


Figura 10. Sugestões de esquemas didáticos para ensino acerca de organismos eucariontes. a) esquema de diversidade e relações de parentesco em Eukarya, para ensino nos níveis superior (esquema menor, ver figura 6 ampliada) e no básico (árvore simplificada maior na figura 10); b) Esquema simplificado para trabalhos de conceitos evolutivos fundamentais ao entendimento das relações de parentesco em Eukarya.

Agradecimentos

Gostaríamos de deixar registrado o nosso agradecimento à professora Dra. Carla Penna Ozorio pela leitura prévia e sugestões para a construção do capítulo.

Sugestão de leitura

DOMINGOS, P. et al. Um projeto sobre Florações de algas nocivas (FANs) na Baía de Sepetiba discute o território pesqueiro. **Interagir: pensando a extensão**, n. 17-19, p. 71, 2014.

LEWINSOHN, T.M.; PRADO, P. I. Quantas espécies há no Brasil? **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 36-42, 2005.

MELIM, L. M.C. et al. Análise de uma estratégia lúdica para o estudo da origem da mitocôndria no ensino médio. **Anais do VI Encontro Nacional de Pesquisa em Educação em Ciências**, 2007.

SANTOS, R.R. et al. Origem Endossimbiótica das Células Eucarióticas - Fundamentos & Perspectivas. **Bulletin of Mathematical Biology**, v. 52, n. 3, p. 335-348, 2019.

TORRES, V.S. Origem das mitocôndrias em células eucarióticas: uma revisão. **Unisanta BioScience**, v. 9, n. 3, p. 155-165, 2020.

VIDOTTI, E.C.; ROLLEMBERG, M.C. E. Algas: da economia nos ambientes aquáticos à bioremediação e à química analítica. **Química nova**, v. 27, n. 1, p. 139-145, 2004.

Referências bibliográficas

ADL, S.M. et al. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 52, n. 5, p. 399-451, 2005.

ADL, S.M. et al. Diversity, nomenclature, and taxonomy of protists. **Systematic biology**, v. 56, n. 4, p. 684-689, 2007.

ADL, S.M. et al. The revised classification of eukaryotes. **Journal of eukaryotic microbiology**, v. 59, n. 5, p. 429-514, 2012.

ADL, S.M. et al. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 66, n. 1, p. 4-119, 2019.

ANDERSSON, G.E. et al. On the origin of mitochondria: a genomics perspective. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 358, n. 1429, p. 165-179, 2003.

BALDAUF, S.L. An overview of the phylogeny and diversity of eukaryotes. **Journal of Systematics and Evolution**, v. 46, n. 3, p. 263-273, 2008.

BOISARD, J.; FLORENT, I. Why the-omic future of Apicomplexa should include Gregarines. **Biology of the Cell**, 2020.

BOWLES, A.M .C. et al.. The origin of land plants is rooted in two bursts of genomic novelty. **Current Biology**, v. 30, n. 3, p. 530-536, 2020.

- BUI, E.T.; et al. A common evolutionary origin for mitochondria and hydrogenosomes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 93, n. 18, p. 9651-9656, 1996.
- BRUSCA, R.C. et al. **Invertebrates**. Basingstoke, 2003.
- BRUSCA, R.C. et al. **Invertebrates**. Publishers, 2016.
- BURKI, F. et al. The new tree of eukaryotes. **Trends in ecology & evolution**, v. 35, n. 1, p. 43-55, 2020.
- CAVALIER-SMITH, T. Eukaryote kingdoms: seven or nine? **Biosystems**, v. 14, n. 3-4, p. 461-481, 1981.
- CAVALIER-SMITH, T. A revised six-kingdom system of life. **Biological Reviews**, v. 73, n. 3, p. 203-266, 1998.
- CAVALIER-SMITH, T. Chloroplast evolution: secondary symbiogenesis and multiple losses. **Current Biology**, v. 12, n. 2, p. R62-R64, 2002.
- CAVALIER-SMITH, T. Protist phylogeny and the high-level classification of Protozoa. **European Journal of Protistology**, v. 39, n. 4, p. 338-348, 2003.
- CAVALIER-SMITH, T.; CHAO, E.E.-Y. Phylogeny of choanozoa, apusozoa, and other protozoa and early eukaryote megaevolution. **Journal of Molecular Evolution**, v. 56, n. 5, p. 540-563, 2003.
- DEGLI ESPOSTI, M. et al. Evolution of mitochondria reconstructed from the energy metabolism of living bacteria. **PloS one**, v. 9, n. 5, p. e96566, 2014.
- CHEIDA, L.E. **Biologia Integrada**. FTD 2002.
- CRUZ, D. **Os seres vivos**. Ática, 1997.
- DYALL, S.D.; JOHNSON, P.J. Origins of hydrogenosomes and mitochondria: evolution and organelle biogenesis. **Current opinion in microbiology**, v. 3, n. 4, p. 404-411, 2000.
- FAN, L. et al. Phylogenetic analyses with systematic taxon sampling show that mitochondria branch within Alphaproteobacteria. **Nature ecology & evolution**, p. 1-7, 2020.
- GRATTEPANCHE, J.D. et al. Microbial diversity in the eukaryotic SAR clade: Illuminating the darkness between morphology and molecular data. **BioEssays**, v. 40, n. 4, p. 1700198, 2018.
- HARISH, A. et al. Rooted phylogeny of the three superkingdoms. **Biochimie**, v. 95, n. 8, p. 1593-1604, 2013.

- HARTMAN, H.; FEDOROV, A. The origin of the eukaryotic cell: a genomic investigation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 99, n. 3, p. 1420-1425, 2002.
- HÖRANDL, E.; STUESSY, T.F. Paraphyletic groups as natural units of biological classification. **Taxon**, v. 59, n. 6, p. 1641-1653, 2010.
- HOWE, C.J. et al. The origin of plastids. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 363, n. 1504, p. 2675-2685, 2008.
- IMACHI, H. et al. Isolation of an archaeon at the prokaryote–eukaryote interface. **Nature**, v. 577, n. 7791, p. 519-525, 2020.
- JARVIS, P.I.; LÓPEZ-JUEZ, E. Biogenesis and homeostasis of chloroplasts and other plastids. **Nature Reviews Molecular Cell Biology**, v. 14, n. 12, p. 787-802, 2013.
- LINDSAY, M.R. et al. Cell compartmentalisation in planctomycetes: novel types of structural organisation for the bacterial cell. **Archives of Microbiology**, v. 175, n. 6, p. 413-429, 2001.
- LITHGOW, T.; SCHNEIDER, A. Evolution of macromolecular import pathways in mitochondria, hydrogenosomes and mitosomes. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 365, n. 1541, p. 799-817, 2010.
- LOPES, S. **Biologia Essencial**. Saraiva, 2003.
- LOPES, S; ROSSO, S. **Bio**. Saraiva , 2017.
- LÖFFELHARD, W. **Endosymbiosis**. Springer, 2014.
- MARGULIS, L. Archaeal-eubacterial mergers in the origin of Eukarya: phylogenetic classification of life. **Proceedings of the national academy of sciences**, v. 93, n. 3, p. 1071-1076, 1996.
- MARTIN, W. Archaeobacteria (Archaea) and the origin of the eukaryotic nucleus. **Current opinion in microbiology**, v. 8, n. 6, p. 630-637, 2005.
- MARTIN, W.F. **Origin of Mitochondria and Hydrogenosomes**. Springer, 2007.
- MARTIN, W.F. et al. Energy for two: New archaeal lineages and the origin of mitochondria. **BioEssays**, v. 38, n. 9, p. 850-856, 2016.
- MARTIN, W.F. et al. Endosymbiotic theories for eukaryote origin. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 370, n. 1678, 2015.

- MELTON, J.T. et al. Three New Freshwater Cochliopodium Species (Himantozoa, Amoebozoa) from the Southeastern United States. **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 67, n. 2, p. 154-166, 2020.
- PAWLOWSKI, J. et al. CBOL protist working group: barcoding eukaryotic richness beyond the animal, plant, and fungal kingdoms. **PLoS Biol**, v. 10, n. 11, p. e1001419, 2012.
- PAWLOWSKI, J. Protist evolution and phylogeny. **eLS**, 2014.
- PARFREY, L.W. et al. Evaluating support for the current classification of eukaryotic diversity. **PLoS Genet**, v. 2, n. 12, p. e220, 2006.
- PEREIRA, J.; LUPAS, A.N. The origin of Mitochondria-Specific outer membrane β -Barrels from an ancestral bacterial fragment. **Genome biology and evolution**, v. 10, n. 10, p. 2759-2765, 2018.
- RICHARDS, T.A.; ARCHIBALD, J.M. Cell evolution: gene transfer agents and the origin of mitochondria. **Current biology**, v. 21, n. 3, p. R112-R114, 2011.
- ROGER, A. J. et al. The origin and diversification of mitochondria. **Current Biology**, v. 27, n. 21, p. R1177-R1192, 2017.
- RUPPERT, E.E. et al. **Invertebrate Zoology; a Functional Evolutionary Approach**. Cengage Learning, 2009.
- SAPP, J. The Prokaryote-Eukaryote Dichotomy: Meanings and Mythology. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, v. 69, n. 2, p. 292-305, 2005.
- SATO, N. Complex origins of chloroplast membranes with photosynthetic machineries: multiple transfers of genes from divergent organisms at different times or a single endosymbiotic event?. **Journal of plant research**, v. 133, n. 1, p. 15-33, 2020.
- SCAMARDELLA, J.M. Not plants or animals: a brief history of the origin of Kingdoms Protozoa, Protista and Protoctista. **International Microbiology**, v. 2, n. 4, p. 207-216, 1999.
- SCHLEGEL, M.; HÜLSMANN, N. Protists—A textbook example for a paraphyletic taxon. **Organisms Diversity & Evolution**, v. 7, n. 2, p. 166-172, 2007.
- SEARCY, D.G. Metabolic integration during the evolutionary origin of mitochondria. **Cell research**, v. 13, n. 4, p. 229-238, 2003.
- SIBBALD, S.J.; ARCHIBALD, J.M. Genomic insights into plastid evolution. **Genome Biology and Evolution**, 2020.

SPANG, A. et al. Complex archaea that bridge the gap between prokaryotes and eukaryotes. **Nature**, v. 521, n. 7551, p. 173-179, 2015.

STANIER, R.Y.; VAN NIEL, C.B. The concept of a bacterium. **Archiv für Mikrobiologie**, v. 42, p. 17-35, 1962.

STOEBE, B; MAIER, U.G. One, two, three: nature's tool box for building plastids. **Protoplasma**, v. 219, n. 3-4, p. 123-130, 2002.

WHITTAKER, R.H. On the broad classification of organisms. **The Quarterly review of biology**, v. 34, n. 3, p. 210-226, 1959.

WHITTAKER, R.H. New Concepts of Kingdoms of Organisms. **Science**, v. 163, n. 3863, p. 150-160, 1969.

ZACHAR, I.; SZATHMÁRY, E. Breath-giving cooperation: critical review of origin of mitochondria hypotheses. **Biology direct**, v. 12, n. 1, p. 19, 2017.

4

PANORAMA DA EVOLUÇÃO DOS METAZOÁRIOS

Marcos W. de Oliveira Pereira

Piter Kehoma Boll

Karina B. do Amaral

Voltaire Dutra Paes Neto

Maria João Ramos Pereira

Ilustração: Voltaire Dutra Paes Neto

Introdução

O grupo dos animais é um dos mais emblemáticos dentre os seres vivos, apresentando uma diversidade incrível de formas, que inclui desde organismos microscópicos filtradores e sésseis até seres gigantes como as baleias, os dinossauros e, também, seres humanos. Ainda que os mais antigos fósseis ocorram por volta dos 650 milhões de anos atrás, as estimativas sugerem que o grupo se originou entre 1 bilhão e 800 milhões de anos, divergindo do grupo dos coanoflagelados – eucariotos unicelulares uniflagelados. O ensino de seu contexto evolutivo é, muitas vezes, relacionado com o surgimento dos vertebrados e, com raras exceções, evidencia um entendimento mais amplo de sua diversidade e evolução. Neste capítulo, vamos discutir o contexto da evolução dos Metazoa (i.e, Animalia), seus principais grupos atuais e abordagens mais recentes para seu ensino.

I. Os metazoários atuais

Dentre os inúmeros clados existentes de animais estão **Placozoa**, **Porifera**, **Cnidaria**, **Ctenophora** e **Bilateria**. A maior parte da diversidade

atual dos metazoários pertence ao grupo dos bilatérios, caracterizados por uma simetria bilateral, cefalização e embrião constituído por três camadas embrionárias. Esse grande grupo pode ser diferenciado em duas linhagens principais: os deuterostômios (capítulo 5), que inclui os cordados, os hemicordados e os equinodermos; e os protostômios (capítulo 6), que inclui platelmintos, anelídeos, moluscos, nematódeos, artrópodes e muitos outros filos menores. Entretanto, os metazoários não-bilatérios apresentam uma importante parte da diversidade aquática. Eles são normalmente relegados a uma posição ‘basal’ ou ‘primitiva’, nomenclatura intimamente relacionada à posição filogenética basal instável desses grupos de metazoários e ao estigma determinado por ela. Equivocadamente, o termo “basal” é associado a caracteres primitivos (i.e., plesiomorfias), presentes em representantes ancestrais e em certos grupos atuais.

Metazoários não-bilatérios

PLACOOZA



Corpo achatado com somente 4 tipos de células conhecidas; camadas celulares ciliadas dorsoventralmente; células fibrosas entre as camadas celulares (mesênquima); presença de desmossomos entre as células; face dorsal da lâmina celular com esferas brilhantes; sem sistemas nervoso, muscular e digestório; adultos assimétricos;

PORIFERA

Organização tecidual simples; células com alto grau de pluripotência; larva com simetria ântero-posterior; adultos assimétricos ou com simetria radial; junções aderentes, mas nunca junções GAP; sistema aquífero de coanócitos; membrana basal com colágeno tipo IV em alguns grupos; alguns com esqueleto formado de espículas de sílica ou carbonato de cálcio; mesoilo entre as camadas externa (pinacoderme) e interna (coanoderme); neurônios ausentes.



CNIDARIA

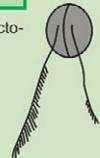


Diploblásticos, com mesogleia acelular ou mesênquima parcialmente celular entre ecto- e endoderme; simetria radial primária (modificada em bi- ou quadirrídial); presença de um eixo oral-aboral; presença de cnidócitos (células adesivas ou urticantes); células epiteliomusculares derivadas da ecto- e endoderme; celêntero (derivado da endoderme) como única cavidade corpórea. Alternam gerações assexuadas (pólipos) e sexuadas (medusas) no ciclo de vida; ausência de sistemas nervoso central, excretor e circulatório; larva plânula (ciliada).



CTENOPHORA

Diploblásticos (possivelmente triploblásticos); mesênquima separando ecto- e endoderme; simetria birradial; eixo oral-aboral; cavidade gastrovascular é a única cavidade corpórea; ausência de sistemas respiratório, circulatório e excretor; sistema nervoso em rede ou plexo; sem alternância de gerações, não possuindo fase sésseil; 8 fileiras de placas ciliadas (ctenos ou pentes) em alguma fase da vida; podem apresentar um par de longos tentáculos; maioria hermafrodita.



Entretanto, essa palavra não apresenta conotação acerca de um estado de caráter do grupo como um todo, mas dimensiona a posição filogenética de um grupo em relação ao nó ancestral do cladograma e com a posição filogenética de outros grupos. Além disso, caracteres presentes em metazoários basais, tais como simetria radial e diploblastia, eram compreendidos como ancestrais, quando, em realidade, são apomorfias (i.e., estado derivado de um caractere) diversificadas da simetria bilateral e da triploblastia, respectivamente. No esquema acima, uma síntese das principais características de metazoários não-bilatérios é apresentada.

2. Os grupos de metazoários não-bilatérios e suas relações filogenéticas

Placozoa é um pequeno filo de animais de vida livre (representado por poucos gêneros, incluindo *Trichoplax*) com características somáticas simples: não apresentam, por exemplo, morfologia regular ou tecidos verdadeiros. As hipóteses filogenéticas, baseadas em caracteres morfológicos e moleculares, para relacionamento desse grupo com os outros clados de Metazoa, são bastante instáveis. Atualmente, dados relativos à região ribossômica 18S e ao genoma mitocondrial sugerem que placozoários são uma simplificação de Cnidaria (neste caso, a ausência de tecidos verdadeiros seria uma perda secundária – figura 1a) ou representam o grupo-irmão de todos os Metazoários (figura 1b). Pesquisas apoiadas em genes de desenvolvimento animal (p. ex., genes HOX) incitam a formação do clado “Paraxozoa”, o qual inclui Placozoa, cnidários e metazoários bilatérios (figura 1e).

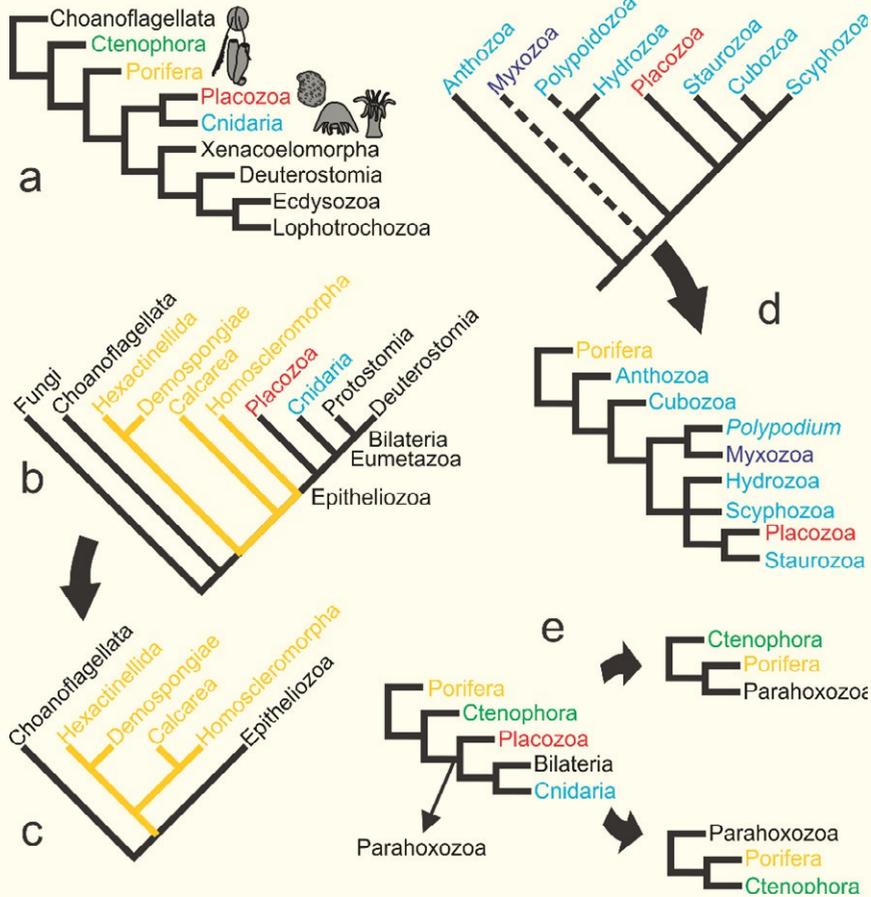


Figura 1. Filogenias recentes de metazoários. **a** - Hipótese filogenética atual para classificação de Metazoa (modificado de Fernández e Gabaldón, 2020); **b** - Filogenia representando a parafilía de Porifera (modificado de Sperling, Pterson e Pisani, 2009; Wörheide et al., 2012); **c** - Filogenia representando a monofilía de Porifera (Wörheide et al., 2012); **d** - Filogenias simplificadas de Cnidaria com destaque para a posição dos clados Myxozoa e Placozoa (Modificado de Brusca, Moore e Shuster, 2016; Foox e Sidall, 2015); **e** - Três hipóteses filogenéticas para o posicionamento de Ctenophora (modificado de Pandey e Braun, 2020).

Linhas pontilhadas representam afinidade incerta do respectivo grupo terminal.

Ao contrário dos placozoários, os **poríferos** possuem um alto nível de diferenciação celular, culminando na formação de tecidos rudimentares em alguns grupos. Entretanto, as esponjas são consideradas, em muitos trabalhos,

Embora a maioria dos poríferos seja marinha, no Brasil existem 50 espécies de esponjas dulcícolas, que habitam uma série de ambientes continentais, incluindo troncos de árvores na Amazônia ou rochas na Mata de Araucária.

como os representantes mais basais de Metazoa. No momento, Porifera encontra-se dividido em 4 grupos (Hexactinellida, Demospongiae, Calcarea e Homoscleromorpha), podendo ser considerado um filo monofilético (figura 1b) ou mesmo parafilético (figura 1c), onde Calcarea e Homoscleromorpha são alocadas no ramo troncal de Metazoa. Esse último cenário tem ganhado maior suporte, devido aos amplos estudos moleculares envolvendo representantes do grupo.

Cnidaria é um clado monofilético, apresentando atualmente três grupos bem suportados filogeneticamente: Anthozoa, o grupo mais diverso, contendo os corais e as anêmonas; Medusozoa (Hydrozoa + Scyphozoa + Cubozoa + Staurozoa), que inclui as mães-d'água, outras medusas e alguns representantes polipóides em Hydrozoa; e Myxozoa, que inclui endoparasitas de anelídeos e outros organismos (figura 1d). Em classificações obsoletas, alguns pesquisadores propuseram a criação do clado “Coelenterata” (i.e., ‘celenterados’), que agrupava Cnidaria e Ctenophora como grupos-irmãos. Todavia, essa hipótese foi completamente abandonada atualmente e, em função das análises moleculares, os cnidários têm sido reportados como grupo-irmão dos metazoários bilaterais (figura 1a e 1e). A presença dos mixozoários entre os representantes de Cnidaria é fortemente suportada por características estruturais e, principalmente, moleculares (figura 1d). Anteriormente, Myxozoa já havia sido alocado em grupos de eucariotos não-metazoários: Amoebozoa e Apicomplexa. Anthozoa, em inúmeros trabalhos realizados, parece ser o clado mais basal dentro de Cnidaria.

Ctenóforos são organismos muito similares aos cnidários (p. ex., simetria radial, cavidade gastrovascular e presença de mesênquima); entretanto, atualmente, dados moleculares sugerem a ausência de relação filogenética entre os dois grupos. Dentre os grupos de metazoários não bilaterais, Ctenophora é o filo com maior inconstância filogenética. Algumas filogenias genômicas sugerem que os ctenóforos são o grupo mais basal de animais, sendo grupo-irmão de Eumetazoa ou de Porifera (figura 1e). Apesar das inúmeras semelhanças, em âmbito molecular, de ctenóforos com metazoários, genes típicos de desenvolvimento (como os genes Hox) não foram encontrados em representantes

do grupo. Por isso, algumas hipóteses filogenéticas alocam Ctenophora como grupo-irmão de Parahoxozoa.

3. As origens de Metazoa

As múltiplas filogenias conflitantes de Metazoa possuem algo em comum: ramos terminais grandes e nós internos curtos. Tal topologia é um sinal de radiações muito antigas e relativamente rápidas, que aconteceram em um curto período no passado. O maior desafio de tais reconstruções filogenéticas associadas às antigas e às rápidas radiações é acessar o sinal filogenético. Além disso, decisões metodológicas e o desenho amostral também interferem na análise, podendo ser uma fonte adicional de erro, contribuindo para a instabilidade nas relações filogenéticas na base dos Metazoa. Dados moleculares sugerem a origem e a diversificação inicial dos animais durante o período Criogeaniano (800 – 640 Ma), no final do Éon Proterozóico. Algumas estimativas moleculares sugerem que o último ancestral comum a todos os animais vivos surgiu há cerca de 800 Ma, e que as linhagens que originaram os filos atuais (linhagens estemáticas) se desenvolveram durante o final do período de Ediacara (541 Ma). Entretanto, somente durante o período Cambriano (~520 Ma), os fósseis destes grupos são registrados, sendo observadas as sinapomorfias de indivíduos adultos. Nesse sentido, existe um debate intenso sobre as estimativas obtidas pelos relógios moleculares e aquelas obtidas através do registro fóssil.

Alguns autores defendem que a diferença entre a provável origem dos animais e sua diversificação (e eventual fossilização) ocorre devido a um tendenciamento do registro fóssil e, também, da própria evolução dos animais. Há aproximadamente 545 Ma, ocorreram mudanças graduais na concentração de íons na coluna da água, particularmente o aumento da concentração de cálcio, sendo possível somente a partir deste momento o processo de biocalcificação, com formação de exo- e endoesqueletos. Consequentemente, estes eventos favoreceram a fossilização, tornando-a um processo constante. Outros autores também apontam a importância do aumento global de oxigenação dos oceanos

antes do Cambriano e a necessidade de utilização metabólica dessa molécula por parte dos animais para explicar a diferença entre a origem dos animais e a sua posterior diversificação.

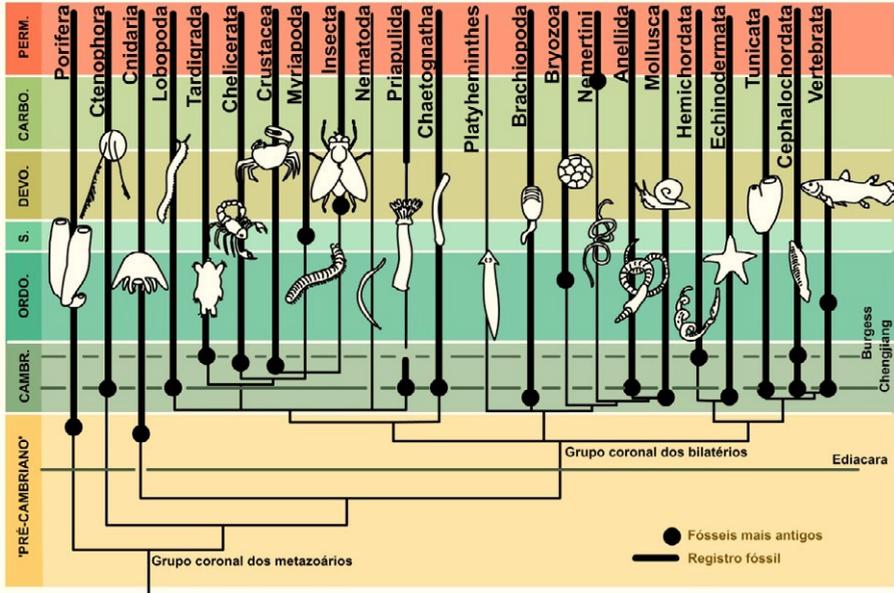


Figura 2. Os metazoários ao longo do tempo geológico. Modificado de Briggs e Fortey (2005).

Uma vez que os animais têm sua origem nos oceanos, os baixos níveis de oxigênio e seu transporte por difusão restringiram os primeiros animais a tamanhos menores. Apenas com o aumento dos níveis de oxigenação oceânica os organismos puderam aumentar suas dimensões, culminando em corpos verdadeiramente tridimensionais, o que também facilitou na detecção de informações biológicas pelos paleontólogos. O afundamento de partículas orgânicas suspensas na água é considerado um dos principais fatores para a oxigenação dos oceanos. Apesar de organismos filtradores, como as esponjas, terem contribuído para este processo, já foi sugerido que o surgimento dos bilaterais foi o evento que levou ao súbito aumento nos níveis de oxigênio. Durante a alimentação, animais bilaterais eliminam os restos não consumidos na forma fezes, que costumam ser mais compactas que as partículas ingeridas, afundando, portanto, mais rapidamente. Assim, o surgimento e a diversificação de representantes bilaterais planctônicos que com-

pactam a matéria orgânica na forma de partículas fecais teriam levado a uma limpeza mais rápida da coluna d'água, reduzindo as taxas de decomposição e permitindo maior retenção de oxigênio.

O entendimento da história inicial dos animais requer o entendimento dos processos geradores de biodiversidade e a expansão das redes ecológicas através do tempo geológico. A explosão de diversidade animal no Cambriano envolveu a construção de uma história única e complexa, sem par até então, com uma interação positiva entre potencial biológico e o contexto ecológico e ambiental, incluindo, como visto anteriormente, mudanças na composição química dos oceanos. A transição do período de Ediacara para o Cambriano envolveu mudanças drásticas nos ecossistemas bentônicos e neríticos e a construção de uma rede ecológica complexa entre os animais.

Nova Rede Ecológica

As esponjas foram consideradas os engenheiros biológicos do período inicial da evolução dos animais, pois foram capazes de transformar a geoquímica da coluna da água, removendo matéria orgânica e bactérias da água, transferindo grandes volumes de carbono para o sedimento, quando este elemento estava em abundância. Já durante o início do período Cambriano, os primeiros animais bilatérios eram capazes de fazer escavações verticais, levando a um aumento da oxigenação do sedimento e da produtividade primária microbiana, proporcionando alimento para os metazoários bentônicos. A predação foi um importante componente para o crescimento dessa nova rede ecológica, e os primeiros fósseis indicativos de animais predadores aparecem na transição entre o Ediacarano – Cambriano. Dessa forma, os animais evoluíram em resposta às pressões de predação, desenvolvendo, por exemplo, conchas biomineralizadas ou estruturas e capacidades que favoreciam o movimento em novos habitats.

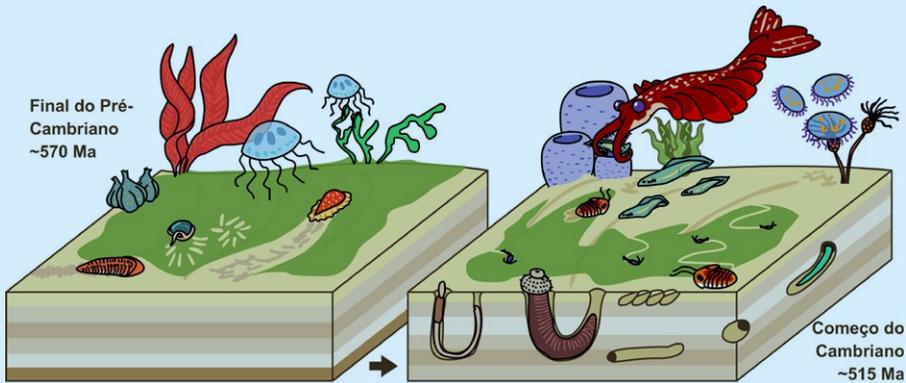


Figura 3. Mudanças ecológicas no começo do período Cambriano. Ao final do Ediacarano, os animais eram, em sua maioria, organismos filtradores e pastadores, ao passo que durante o Cambriano os animais desenvolveram novos papéis ecológicos, tornando-se comuns predadores e escavadores. Estas novas dinâmicas modificaram o curso da evolução.

Considerando o tipo celular presente nas esponjas (*i.e.*, coanócitos) e o grupo irmão dos Metazoa, os coanoflagelados, é provável que o último ancestral comum a todos Metazoa fosse semelhante a um filtrador de microrganismos em suspensão. Os cnidários foram, provavelmente, os primeiros predadores de Metazoa, ao final do período Criogeniano, já que a idade estimada para a evolução do cnidócito, tipo de célula que habilita os cnidários à predação de outros animais, é aproximadamente de 687 Ma.

Embora a predação seja essencial para explicar a evolução dos animais, provavelmente este não era o modo de alimentação de muitas linhagens. Por exemplo, dentre os deuterostômios, o último ancestral comum desse grupo, provavelmente, era filtrador com fendas branquiais, já que todos os grandes grupos de deuterostômios (Chordata, Echinodermata, Hemichordata) possuem representantes filtradores em seus ramos basais. Dentro de Ecdysoza, o modo de alimentação deve ter sido detritívoro. Entre os Lophotrochozoa, é mais difícil determinar o modo de alimentação, com muitos estudos sugerindo que seus representantes não eram carnívoros.

Diversos processos facilitaram a construção desta “nova” biodiversidade, sendo as esponjas os primeiros engenheiros ambientais durante esta transição, seguidos pelos bilatérios escavadores que, por sua

vez, formaram novas interações ecológicas, incluindo a evolução do zooplâncton, assim conectando os sistemas pelágico e bentônico e o advento da predação animal. Uma vez que a ecologia e o ambiente físico estão intimamente relacionados, a carnivoría, uma estratégia alimentar metabolicamente custosa, provavelmente resultou do aumento da oxigenação no ambiente.

A interação entre genes e o ambiente também teve um papel importante na diversificação dos animais e na construção dos ecossistemas. Dois fatores evidenciados pela genômica comparativa e estudos de padrões de desenvolvimento mudaram completamente a compreensão da evolução dos primeiros animais. O sequenciamento completo de vários metazoários demonstrou que qualquer animal requer cerca de 20 mil genes codificadores de proteínas para a produção da sua arquitetura morfológica essencial. Tal repertório de genes codificadores de proteínas inclui um “kit de ferramentas de desenvolvimento”, que é conservado entre todos os metazoários. A simplicidade morfológica de animais considerados basais e as grandes diferenças morfológicas entre esponjas, artrópodes e vertebrados, por exemplo, possivelmente estão relacionadas com diferenças nos padrões de expressão temporal e espacial desses genes e com a sua regulação. O aumento das famílias de genes regulatórios está associado a uma maior complexidade morfológica dos animais, como nos deuterostômios (particularmente, nos animais vertebrados).

Por outro lado, estudos sugerem que animais considerados morfológicamente muito simples, na realidade, podem ter perdido secundariamente alguns genes regulatórios. Esse fato é verificado no gênero *Xenoturbella*, grupo de bilaterios com posicionamento incerto; e em placozoários, que possuem representantes de todos os principais genes envolvidos na neurogênese em outros animais, não manifestando, entretanto, indícios morfológicos de células nervosas ou sensoriais. A hipótese dos Cnidaria como grupo-irmão de Bilateria, ou seja, de que esse grupo evoluiu em paralelo a partir de um ancestral comum muito simples, é bastante interessante, dentro deste contexto. As similaridades entre características complexas, como, por exemplo, os olhos e outros órgãos fotossensíveis, resultam do uso do mesmo “kit

de ferramentas de desenvolvimento” que já estava presente no ancestral comum das duas linhagens. O genoma dos animais indica que não apenas esse “kit de ferramentas” genéticas complexas surgiu antes da complexidade morfológica, mas também que tal “kit” pode culminar em estruturas morfológicas semelhantes em paralelo. Sendo assim, a baixa diferenciação entre os genes do kit de ferramentas de desenvolvimento entre uma anêmona-do-mar e um ser humano, por exemplo, é confrontada a uma dramática divergência nos genes de caráter regulatório de diversas vias.

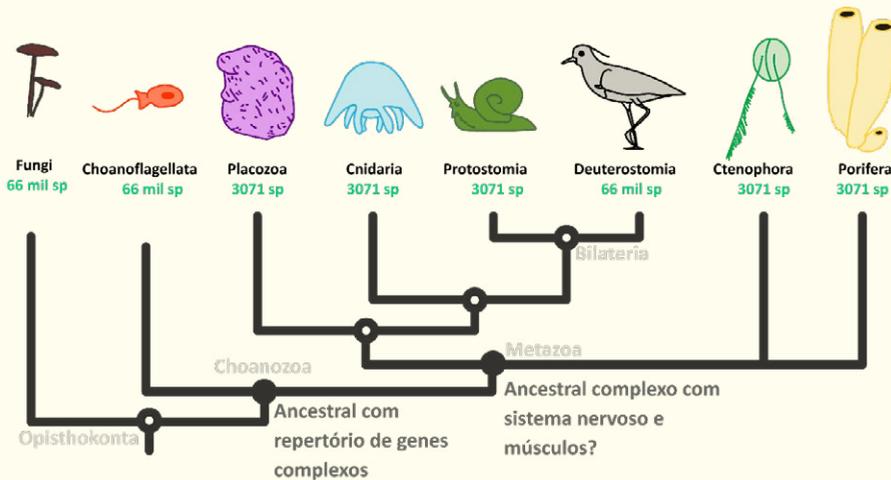


Figura 4. Uma das filogenias dos Metazoa demonstrando eventos de simplificação de complexidade.

4. Ensino dos grupos de animais

Para o ensino dos grupos de animais não-bilatérios, em especial, cabe ressaltar alguns pontos importantes que podem auxiliar na montagem de aulas e de materiais pedagógicos. A elaboração simplificada de filogenias é um recurso visual interessante para a construção do conhecimento acerca de caracteres morfológicos e relações de parentesco (figura 5). Em função da complexidade, eminente de características e processos diversos, tanto no âmbito morfológico/anatômico como no molecular, a simplificação dos dados utilizados na discriminação dos grupos de metazoários não-bilatérios é essencial. Assim, como de-

monstrado na figura 5a e, também, discutido ao longo do capítulo, os principais eventos para a discussão de relações filogenéticas entre todos os grupos de animais emana de características complexas do material genético (vários genes envolvidos no desenvolvimento que foram adquiridos e perdidos) e de características anatômicas, principalmente no que tange a complexidade do sistema nervoso. Em função disso, sugerimos apenas denotar esses eventos como norteadores da compreensão das relações entre os diferentes grupos de animais atualmente. No que se refere à caracterização dos diferentes grupos de animais não-bilatérios, a construção de filogenias com caracteres, que são trabalhados pelo docente em sala de aula, e que vão denotando singularidade aos diferentes subgrupos de cada filo (ou mesmo entre os diferentes filis), é uma ferramenta poderosa na interpretação das relações filogenéticas. Na figura 5b segue uma proposição de cladograma simplificado com caracteres básicos para o filo dos cnidários, discriminando os principais grupos.

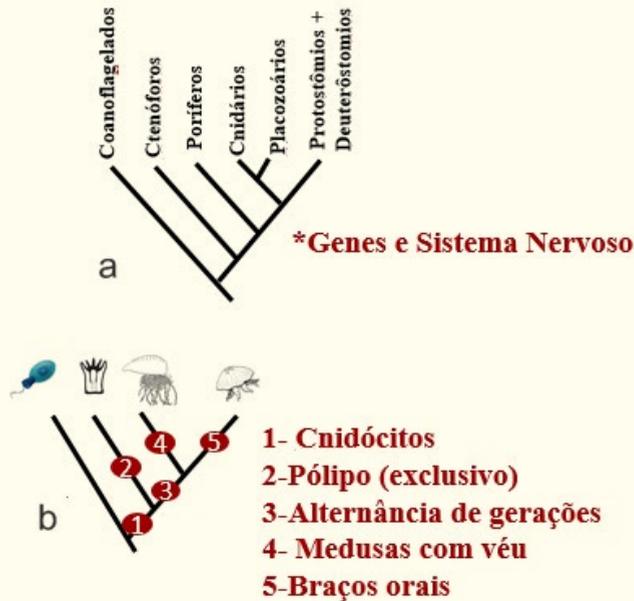


Figura 5. Proposições de cladogramas simplificados para trabalho em sala de aula. **a:** Relação de metazoários não-bilatérios entre si e com os grupos de animais bilatérios; **b:** Exemplo de filogenia com caracteres-chave para trabalho de grupos de metazoários (no referido exemplo, utilizamos o Filo Cnidaria, onde os terminais filogenéticos representam, da esquerda para direita: Coanoflagelados – grupo externo-, antozoários, hidrozoários e cifozoários).

Essa abordagem filogenética deve estar desvinculada do ensino destes grupos como “etapas evolutivas” (por vezes presente em livros didáticos), se relacionando com as discussões presentes nesse capítulo: enfatizar, por exemplo, como e quando ocorreu o surgimento dos diversos grupos animais no tempo geológico, o fato de o kit de ferramentas estar presente em grupos considerados “simples” e a própria perda de complexidade em certos grupos. Os referidos temas, ainda que aportem uma alta complexidade, são indispensáveis ao entendimento do panorama evolutivo animal, uma vez que demonstram o quão fascinante é a evolução de Metazoa, removendo o componente teleológico usualmente atrelado ao ensino – onde o simples leva ao mais complexo. A interferência dos diferentes grupos animais no contexto social também é um tópico importante de ser desenvolvido: relações dos grupos animais com o turismo e a alimentação humana, sensibilidade à poluição, conservação de ecossistemas, entre outros. Desta forma, a aula de animais deve ser pautada no contexto histórico e ecológico e na diversidade e disparidade atual dos principais grupos: poríferos, cnidários, ctenóforos e metazoários bilatérios– como entidades igualmente importantes. Outras abordagens de ensino também são discutidas nos capítulos 5 e 6.

Sugestão de leitura

BRUSCA, R.C; BRUSCA, G.J. **Invertebrados**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2007.

Referências bibliográficas

BABONIS, L. S.; MARTINDALE, M. Q. Phylogenetic evidence for the modular evolution of metazoan signalling pathways. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 372, n. 1713, p. 20150477, 2017.
BLAIR, J. E.; HEDGES, S. B.. Molecular phylogeny and divergence times of deuterostome animals. **Molecular biology and evolution**, v. 22, n. 11, p. 2275-2284, 2005.

- BOROWIEC, M. L. et al. Extracting phylogenetic signal and accounting for bias in whole-genome data sets supports the Ctenophora as sister to remaining Metazoa. **BMC genomics**, v. 16, n. 1, p. 1-15, 2015.
- BRIGGS, D.E.G; FORTEY, R.A. Wonderful strife: systematics, stem groups, and the phylogenetic signal of the Cambrian radiation. **Paleobiology**, v. 31, n. 5, p. 94-112, 2005.
- BRUSCA, R.C; BRUSCA, G.J. **Invertebrados**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2007.
- BOERO, F.; SCHIERWATER, B.; PIRAINO, S. Cnidarian milestones in metazoan evolution. **Integrative and comparative biology**, v. 47, n. 5, p. 693-700, 2007.
- CAVALIER-SMITH, T. M. et al. Sponge phylogeny, animal monophyly, and the origin of the nervous system: 18S rRNA evidence. **Canadian Journal of Zoology**, v. 74, n. 11, p. 2031-2045, 1996.
- COLLINS, A.G. et al. Phylogenetic context and basal metazoan model systems. **Integrative and Comparative Biology**, v. 45, n. 4, p. 585-594, 2005.
- EITEL, M. et al. Comparative genomics and the nature of placozoan species. **PLoS biology**, v. 16, n. 7, p. e2005359, 2018.
- FERNÁNDEZ, R.; GABALDÓN, T. Gene gain and loss across the metazoan tree of life. **Nature Ecology & Evolution**, v. 4, n. 4, p. 524-533, 2020.
- FOOX, J.; SIDDALL, M. E. The road to Cnidaria: history of phylogeny of the Myxozoa. **Journal of Parasitology**, v. 101, n. 3, p. 269-274, 2015.
- HAYWARD, A. et al. Comparative genomic and phylogenetic analysis of vitellogenin and other large lipid transfer proteins in metazoans. **FEBS letters**, v. 584, n. 6, p. 1273-1278, 2010.
- HOLLAND, H.D. The oxygenation of the atmosphere and oceans. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 361, n. 1470, p. 903-915, 2006.
- JÉKELY, G.; PAPS, J.; NIELSEN, C. The phylogenetic position of ctenophores and the origin (s) of nervous systems. **Evodevo**, v. 6, n. 1, p. 1, 2015.
- LAFAY, B. et al. An analysis of partial 28S ribosomal RNA sequences suggests early radiations of sponges. **Biosystems**, v. 28, n. 1-3, p. 139-151, 1992.
- NEUMANN, J. S. et al. Morphological characters can strongly influence early animal relationships inferred from phylogenomic datasets. **Systematic Biology**, 2020.

- PANDEY, A.; BRAUN, E.L. Phylogenetic Analyses of Sites in Different Protein Structural Environments Result in Distinct Placements of the Metazoan Root. **Biology**, v. 9, n. 4, p. 64, 2020.
- PICK, K.S. et al. Improved phylogenomic taxon sampling noticeably affects nonbilaterian relationships. **Molecular biology and evolution**, v. 27, n. 9, p. 1983-1987, 2010.
- PODAR, M. et al. A molecular phylogenetic framework for the phylum Ctenophora using 18S rRNA genes. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 21, n. 2, p. 218-230, 2001.
- SCHIERWATER, B. et al. Concatenated analysis sheds light on early metazoan evolution and fuels a modern “urmetazoon” hypothesis. **PLoS Biol**, v. 7, n. 1, p. e1000020, 2009.
- SCHIERWATER, B.; DE JONG, D.; DESALLE, R. Placozoa and the evolution of Metazoa and intrasomatic cell differentiation. **The international journal of biochemistry & cell biology**, v. 41, n. 2, p. 370-379, 2009.
- SIDDALL, M.E. et al. The demise of a phylum of protists: phylogeny of Myxozoa and other parasitic Cnidaria. **The Journal of parasitology**, p. 961-967, 1995.
- SINNIGER, F.; CHEVALDONNÉ, P.; PAWLOWSKI, J. Mitochondrial genome of *Savalia savaglia* (Cnidaria, Hexacorallia) and early metazoan phylogeny. **Journal of Molecular Evolution**, v. 64, n. 2, p. 196-203, 2007.
- SPERLING, E.A.; PETERSON, K.J.; PISANI, D. Phylogenetic-signal dissection of nuclear housekeeping genes supports the paraphyly of sponges and the monophyly of Eumetazoa. **Molecular biology and evolution**, v. 26, n. 10, p. 2261-2274, 2009.
- SPERLING, E.A.; VINTHER, J. A placozoan affinity for Dickinsonia and the evolution of late Proterozoic metazoan feeding modes. **Evolution & development**, v. 12, n. 2, p. 201-209, 2010.
- SRIVASTAVA, M. et al. The Trichoplax genome and the nature of placozoans. **Nature**, v. 454, n. 7207, p. 955-960, 2008.
- TECHNAU, U. et al. Maintenance of ancestral complexity and non-metazoan genes in two basal cnidarians. **Trends in Genetics**, v. 21, n. 12, p. 633-639, 2005.
- TURNER, J.T. Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. **Aquatic microbial ecology**, v. 27, n. 1, p. 57-102, 2002.

WALLBERG, A. et al. The phylogenetic position of the comb jellies (Ctenophora) and the importance of taxonomic sampling. **Cladistics**, v. 20, n. 6, p. 558-578, 2004.

WÖRHEIDE, G. et al. Deep phylogeny and evolution of sponges (Phylum Porifera). In: **Advances in marine biology**. Academic Press, p. 1-78, 2012.

ZRZAVÝ, J. et al. Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence. **Cladistics**, v. 14, n. 3, p. 249-285, 1998.

5

DEUTEROSTOMIA EVOLUÇÃO, DIVERSIDADE E ENSINO

Karina B. do Amaral

Voltaire Dutra Paes Neto

Tomaz P. Melo

Maria João Ramos Pereira

Ilustração: Voltaire Dutra Paes Neto

Introdução

Conhecer as características dos diferentes grupos de seres vivos é uma tarefa complicada. Decorar características nem sempre contribui para uma melhor compreensão dos processos e padrões evolutivos uma vez que, frequentemente, distancia-nos do componente evolutivo da sistemática biológica, cujo objetivo é reconstruir a história evolutiva dos seres vivos. Com efeito, muitos caracteres apresentados em sala de aula parecem distantes do nosso cotidiano como, por exemplo, a notocorda ou a bexiga natatória, ficando desacoplados da ideia de evolução quando estudados somente a partir de um ponto de vista individual.

O Brasil é detentor da maior biodiversidade do planeta Terra e milhões de brasileiros estão em contato diariamente com diversas espécies em que estas características são relevantes. Parte do que torna o ensino destes grupos distante das pessoas parece estar ligado à falta de contextualização dos diferentes seres vivos. A própria compreensão da evolução destas linhagens e a remoção da dimensão temporal ou filogenética impede o entendimento do poder preditivo da **sistemática filogenética**, que não está presente na classificação tradicional. Além

disso, o chamado **pensamento gradista** surgiu dentro do próprio pensamento evolutivo da Síntese Evolutiva e está presente mesmo quando se adota o ensino da sistemática dos animais. Ele se revela quando alguns grupos atuais são vistos como etapas para um propósito específico (por exemplo, o surgimento da coluna vertebral, a conquista do ambiente terrestre, o surgimento da homeotermia, o surgimento da placenta ou a aquisição do intelecto humano). Neste capítulo, destacaremos sob um contexto evolutivo a diversidade de deuterostômios, possivelmente o grupo de animais que todos estão mais familiarizados, inclusive por fazermos parte dele.

Os deuterostômios incluem uma gama de animais muito diversificada (figura 1), com diferentes papéis ecológicos, formas, tamanhos e histórias de vida. Neste grupo incluem-se vários animais comumente conhecidos como invertebrados, que podem ter apenas alguns milímetros de comprimento, com um estilo de vida sésil e alimentando-se por filtração nos mares e oceanos, mas também inclui todos os animais que conhecemos como vertebrados, que apresentam uma grande capacidade de locomoção, predadores de topo de cadeia, ocupando ambientes aquáticos e terrestres e atingindo impressionantes 30 metros de comprimento, como no caso da baleia-azul, provavelmente o maior animal que já habitou a Terra. Os clados incluídos nesse grupo apresentam simetria bilateral, ou seja, diferenciação ao longo de um eixo ventral-dorsal ou ântero-posterior, embora na fase adulta os equinodermos apresentem simetria pentarradial. Entender a origem e as relações de parentesco de Deuterostomia, tanto relativamente aos demais grupos de Metazoa, quanto dentro do próprio grupo, é fundamental, pois assim podemos entender a origem da nossa própria espécie, entre outros aspectos.

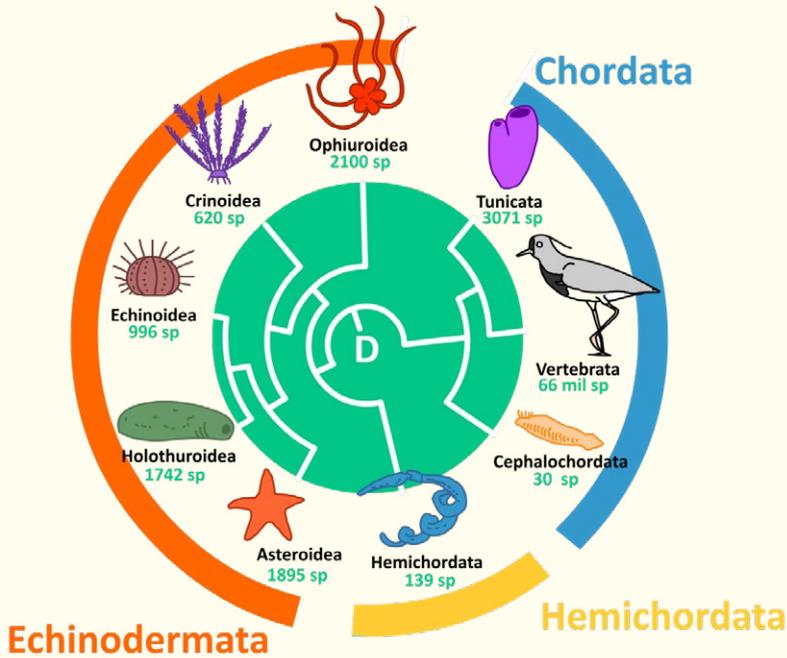


Figura 1. Diversidade atual de deuterostômios. Os números de espécies são estimativas baseadas em diversas fontes.

I. Afinal, quem são os deuterostômios?

Atualmente são reconhecidas mais de 77 mil espécies de deuterostômios (figura 1). Pertencentes ao ramo Bilateria, do sub-reino Eumetazoa, os deuterostômios são caracterizados em oposição aos protostômios, com base no padrão de desenvolvimento embrionário. Assim, apesar da diversidade de morfologias, incluindo animais sésseis solitários ou coloniais, ou ainda animais de vida livre, os deuterostômios são caracterizados em oposição aos protostômios com base no destino do blastóporo, o caminho de formação do celoma, a posição dos cordões nervosos (ainda que debatido atualmente) e o tipo de clivagem embrionária (figura 2).

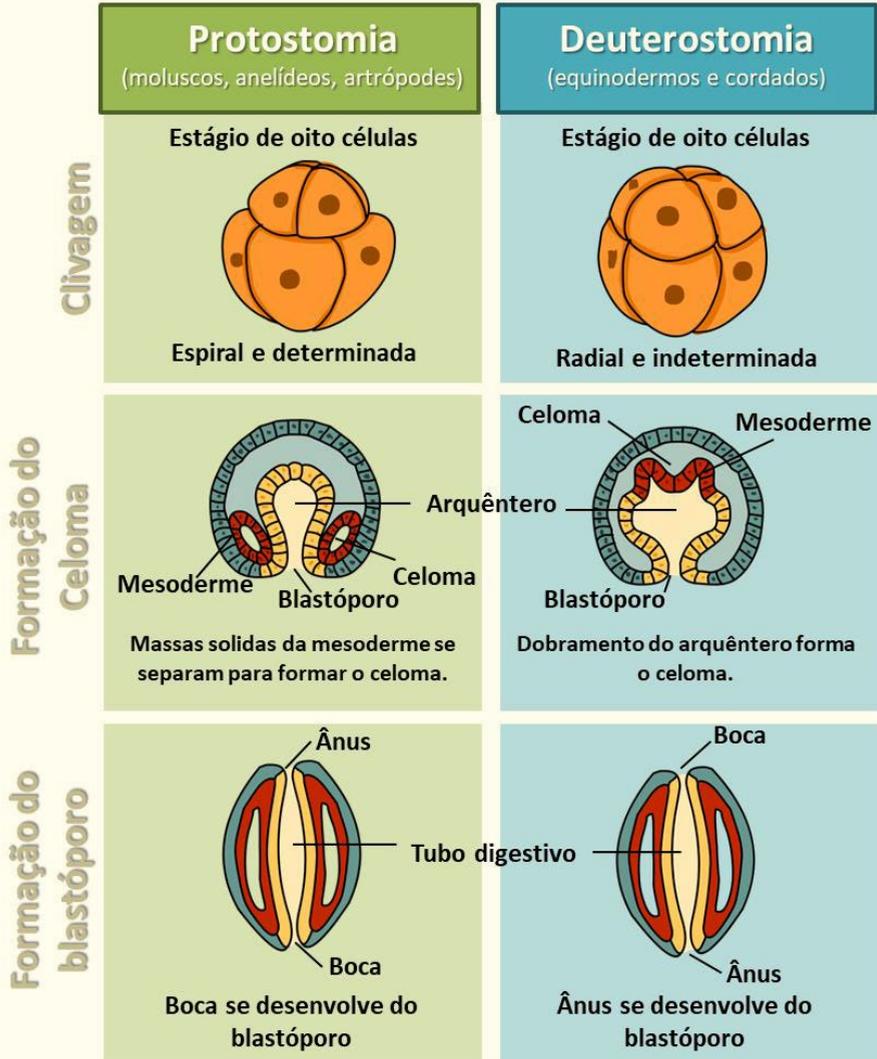


Figura 2. Comparação de aspectos do desenvolvimento embrionário entre deuterostômios e protostômios.

Nos deuterostômios, a primeira abertura virá a formar o ânus, enquanto nos protostômios formará a boca. O próximo capítulo, sobre Protostomia, também aborda essas características diferenciais. Os deuterostômios são conhecidos como **enterocelomados** porque o seu celoma se origina a partir dos espaços que surgem nas evaginações do teto do intestino primitivo, o arquêntero, durante a formação do mesoderma. Assim, o celoma em Deuterostomia é classificado como **ente-**

rocélico. Podemos diferenciar os deuterostômios em três grupos principais: os equinodermos (que incluem as estrelas e ouriços-do-mar), os cordados (que incluem os vertebrados, as ascídias e os anfioxos) e os hemicordados (um grupo marinho vermiforme). Ainda que a estimativa de origem seja debatida, todos os grupos já apresentam fósseis no Cambriano, como, por exemplo, na China (*Shankouclava anningense*, um tunicado; e *Myllokunmingia fengjiao*, um vertebrado), Estados Unidos (*Gogia spiralis*, um equinodermo) e no Canadá (*Spartobranchus tenuis*, um hemicordado; e *Pikaia graciliens*, um cefalocordado).

Embora inclua o grupo dos vertebrados, amplamente estudado e com quem estamos mais familiarizados, pois inclui a própria espécie humana, a filogenia de Deuterostomia não se encontra completamente resolvida; ou seja, as propostas de relações de parentesco dentro do grupo tendem a variar entre os diversos estudos filogenéticos, ainda que sutilmente. Nas últimas três décadas, novas técnicas, descobertas e novas ideias, impactaram profundamente a compreensão das inter-relações e da evolução de Deuterostomia. Tais avanços científicos fizeram-nos passar de cenários em que se considerava o grupo Hemichordata e o grupo Chordata como taxa derivados de animais sésseis (como dos Echinodermata ou de alguns hemicordados pterobrânquios) para perspectivas completamente novas das relações filogenéticas e de origem deste grupo. Além disso, como veremos em seguida, boa parte das relações intra-grupo são ainda pouco resolvidas, o que nos leva a pensar que as próximas décadas serão tão profícuas em novas hipóteses e descobertas quanto as anteriores.

Com base principalmente em caracteres morfológicos, a filogenia é considerada estável por muitos autores, sendo Deuterostomia considerado um dos maiores grupos monofiléticos do reino animal (figura 4). O próprio nome do grupo advém de uma sinapomorfia amplamente reconhecida – o destino do blastóporo, que forma o ânus nos embriões deuterostômios. Deuterostomia é um táxon frequentemente recuperado como monofilético, mesmo com base em dados moleculares.

Tempo geológico e a diversificação de linhagens

O período do surgimento dos primeiros animais e a diversificação em linhagens que deram origem aos grupos atuais ainda é amplamente debatida entre os zoólogos. Para entender como diversas formas complexas dos animais atuais tiveram origem em, provavelmente, seres morfológicamente muito simples, é necessário uma noção do tempo geológico. Para tanto, vamos assumir as estimativas de Blair e Hedges (2005), a partir de relógios moleculares, ou seja, os autores utilizaram taxas de mutação de moléculas de DNA, RNA ou aminoácidos para deduzir o tempo de divergência entre as linhagens.

Segundo estes autores, os deuterostômios originaram-se há cerca de 900 Ma. A primeira divergência teria ocorrido há 896 Ma entre Ambulacraria e Chordata. Dessa forma, tais grupos começam a seguir suas trajetórias evolutivas em paralelo, independentemente. Dentro de Ambulacraria, a divergência entre os equinodermos e os hemicordados foi estimada para ter ocorrido há 876 Ma. Dentro dos equinodermos, a divergência entre estrelas-do-mar e ouriços-do-mar foi estimada em 581 Ma. Entre os cordados, estima-se que cefalocordados tenham se separado dos demais cordados há cerca de 891 Ma, e a divergência entre vertebrados e tunicados foi estimada em 794 Ma. Dentro dos vertebrados, a divergência entre Gnathostomata e Agnatha foi estimada em 652 Ma. A divergência entre lampreias e enguias foi estimada em 520 Ma. Os peixes cartilagosos se separam dos peixes ósseos há 525 Ma. A linhagem que deu origem aos tetrápodes se separou dos peixes com nadadeiras lobulares há 430 Ma, enquanto os celacantos e peixes pulmonados divergiram há 389 Ma. A divergência entre anfíbios e amniotas foi estimada entre 392 - 370 Ma. A divergência entre aves e mamíferos foi estimada em 326 Ma.

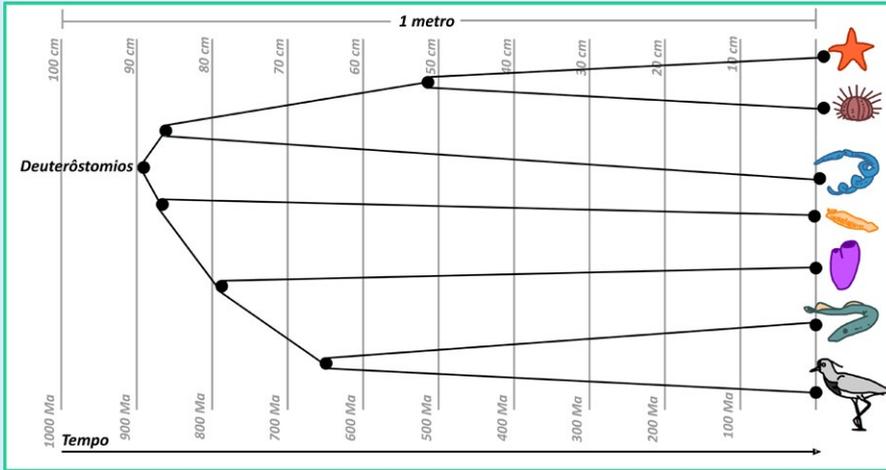


Figura 3. Divergências das principais linhagens de deuterostômios no tempo. A imagem também coloca em escala com as medidas indicadas na atividade.

Atividade

Estimule seus alunos a entender o tempo geológico transformando cada 1 milhão de anos em 1 milímetro (veja a figura 3). Dessa forma, peça que, em grupo, transformem tempos de divergência entre taxa em pedaços de barbantes até chegar, por exemplo, a linhagem dos mamíferos. Um cartaz com a linha do tempo e desenhos que representem cada grupo pode ser criado. Esta é uma atividade que pode ser feita de forma interdisciplinar com as disciplinas de Matemática e Artes. Para que os alunos possam fazer os cálculos, é importante a noção da “Regra de Três”, e o cartaz com desenhos de representantes de cada grupo pode ser criado nas aulas de Artes.

De fato, quer a monofilia, quer as relações de parentesco entre taxa superiores, são amplamente aceitas, sendo que, na maioria das hipóteses filogenéticas, se reconhece três filios monofiléticos: 1) Echinodermata: Asteroidea + Ophiuroidea + Echinoidea + Holothuroidea + Crinoidea; 2) Hemichordata: Pterobranchia + Enteropneusta; e 3) Chordata: Tunicata (= Urochordata) + Cephalochordata (Acrania) + Vertebrata (= Craniata).

Efetivamente, até meados da década de 1990, com base na morfologia comparativa dos adultos, aceitava-se que os cordados e os hemicordados eram mais proximamente relacionados, sendo os equinodermos o seu grupo-irmão; e, dentro de Chordata, os cefalocordados seriam mais próximos dos Craniata do que dos Tunicata (urocordados) (figura 4A).

Contudo, estas relações de parentesco aparentemente estáveis, de acordo com a morfologia, têm sido contestadas nos últimos anos, sendo sugerido que a deuterostomia é, na realidade, um carácter plesiomórfico, adicionando-se ainda a inserção de novos taxa neste grupo (como Xenoturbelaria). A utilização de dados moleculares muito tem vindo a contribuir para esta polémica, desafiando as hipóteses filogenéticas mais tradicionais baseadas na morfologia.

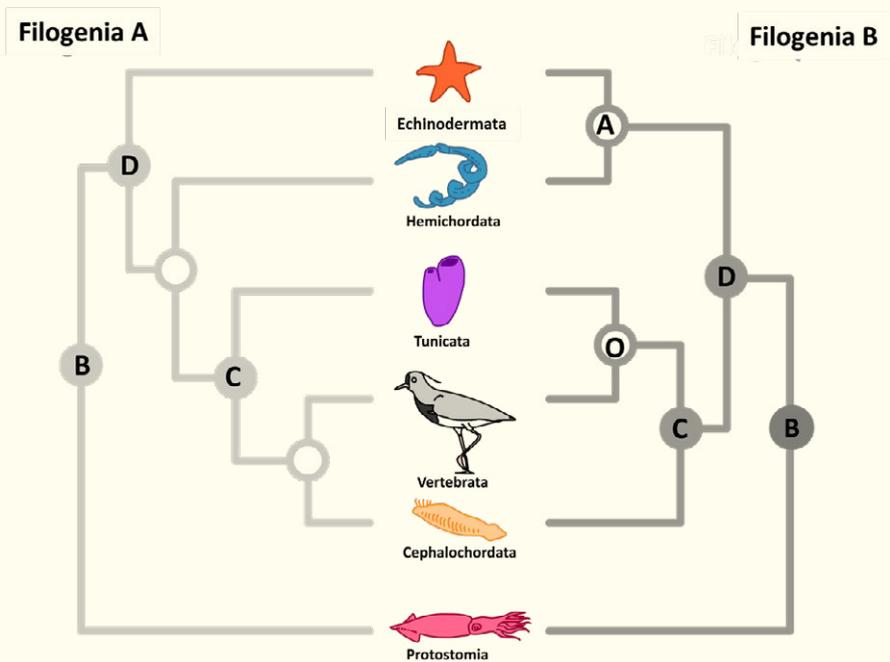


Figura 4. Hipóteses filogenéticas de Deuterostomia: A) baseada em caracteres morfológicos e B) baseada em dados moleculares e morfológicos. As cores cinza dos nós indicam correspondências entre as análises, enquanto as cores brancas indicam as divergências; já as letras indicam os grandes clados: A – Ambulacraria; B – Bilateria; C – Chordata; D – Deuterostomia; O – Olfactores.

Novos estudos sobre larvas e dados moleculares também vêm modificando este cenário. O exame de características morfológicas indica que os tunicados e os hemicordados podem tanto ser solitários e reproduzirem-se sexuadamente, quanto possuírem um modo de vida colonial que permite tanto a reprodução sexuada quanto a assexuada. Tais características têm efeitos profundos no plano corporal desses animais, confundindo análises morfológicas prévias.

Na sequência, diversos trabalhos baseados em dados moleculares e a reanálise de alguns dados morfológicos

revelaram uma relação mais próxima entre equinodermos e hemicordados num clado monofilético designado **Ambulacraria**. Inicialmente, a relação entre hemicordados e equinodermos foi recebida com surpresa já que algumas características pensadas como específicas da linhagem dos cordados passaram a ser entendidas como características comuns ao ancestral de todos os deuterostômios, como, por exemplo, a homologia das **fendas branquiais** e do **endóstilo**. Diferenças na morfologia da larva e no adulto contribuíram para o posicionamento conflitante dos hemicordados, uma vez que as características da larva agrupavam hemicordados com equinodermos, enquanto a morfologia das fendas branquiais e do cordão nervoso dorsal no adulto colocava hemicordados junto aos cordados. O posicionamento de Tunicata é alvo de debate entre os pesquisadores, sendo a monofilia do clado **Olfactores** (pela morfologia, análises de RNA e pela estrutura dos genes caderina), no qual os tunicados são o grupo-irmão dos cordados, ao

Animais marinhos de corpo vermiforme do gênero *Xenoturbella* e do clado Acoelomorpha, inicialmente associados aos Platyhelminthes, foram em conjunto ou separadamente relacionados com os deuterostômios em alguns estudos. Nos anos 2000, o gênero *Xenoturbella* foi considerado como grupo-irmão de *Ambulacraria*, porém formando um filo independente nomeado de *Xenoturbellida*. Alguns autores vêm sugerindo que os acoelomorfos e o gênero *Xenoturbella* seriam grupos-irmãos dentro dos deuterostômios, porém propuseram um novo filo, *Xenacoelomorpha*. Este filo constituiria um filo independente dentro de deuterostômios que também seria suportado por características morfológicas. Porém, a posição de *Xenoturbella* e de *Acoelomorpha* oscila entre um posicionamento mais basal dentro de *Bilateria* ou de *Deuterostomia*.

invés dos cefalocordados. O nome Olfactores tem como base o aparato olfatório homólogo presente nos fósseis possivelmente reconhecidos como precursores dos tunicados e vertebrados, embora o real posicionamento destes fósseis seja um pouco controverso.

2. Echinodermata

Echinodermata (*echinus* = ouriço, *derma* = pele) são considerados deuterostômios por apresentarem clivagem embrionária radial e indeterminada, assim como celoma enterocélico amplo, tripartido e pareado. Os equinodermos incluem animais exclusivamente marinhos, em que o adulto apresenta modo de vida bentônico e a larva é planctônica, sendo muito utilizados para estudos da qualidade dos ambientes marinhos (figura 5). No Brasil, ocorrem aproximadamente 350 espécies, porém, sua diversidade ainda é pouco estudada e 19 espécies são consideradas como ameaçadas de extinção. Para o grupo não apenas a degradação do ambiente é uma ameaça, mas também a utilização de seus endoesqueletos desidratados como artefatos decorativos ou religiosos, o uso na aquariofilia (principalmente estrelas-do-mar) e o uso desregulado de gônadas de ouriços-do-mar na gastronomia.



Figura 5. Representantes de equinodermos. A) Estrela-do-mar fóssil *Crateraster mccarteri* do Cretáceo dos Estados Unidos (fotografia de Voltaire Paes Neto). B) Estrela-do-mar atual *Patiriella calcar* da Austrália (fotografia de Alan Bolzan).

Embora as larvas apresentem simetria bilateral, motivo de o grupo fazer parte de Bilateria, os adultos apresentam geralmente simetria radial pentâmera. As suas características mais distintivas são a ausência de cefalização, a estruturação ao longo de um eixo oral-aboral, e a presença de endoesqueleto sub-epidérmico com placas ou ossículos calcários, com espinhos ou tubérculos, articulados, associado a um versátil tecido conjuntivo. Ainda que os genes que regulam a formação dos esqueletos possam ser comuns a todos os deuterostômios, a construção do esqueleto nos equinodermos é distinta por uma série de características consideradas uma sinapomorfia do filo. Outra característica única deste grupo de animais é a presença de um sistema vascular aquífero, também chamado de **hidrovascular ou ambulacral**. Este sistema é constituído por uma rede de canais internos, comunicantes e contendo água. Os seus componentes são o madreporito, o canal pétreo, o canal anelar ou circular, cinco canais radiais para os braços, os canais laterais, e os pódia (pés) contráteis externos. Este sistema cumpre as funções de alimentação, trocas gasosas, circulação, sensorial, excreção, sustentação, locomoção e pressão hidrostática.

A origem de Echinodermata parece ter ocorrido no início do Cambriano (542 a 488 milhões de anos atrás), sendo que o grupo apresenta um registo fóssil rico, com vários grupos já extintos. Os representantes vivos formam um grupo monofilético com alto suporte, divididos nas classes Crinoidea (lírios-do-mar e estrelas-de-plumas), Echinoidea (ouriços-do-mar e as bolachas-do-mar), Holothuroidea (pepinos-do-mar), Asteroidea (estrelas-do-mar), Ophiuroidea (serpentes-do-mar) e a recentemente descrita Concentricycloidea (margaridas-do-mar). Os **crinoides** são suspensívoros, capturando o alimento na água do mar com muitos braços ramificados, conectados a um corpo com forma de taça e são sésseis ao menos durante os estágios jovens. Os **asteroides** possuem cinco ou mais braços grossos, que se estendem a partir de um disco central e são predadores ativos. Os **ofiuroides** contêm cinco braços finos para movimentos altamente flexíveis. Alguns ofiuroides capturam o alimento diretamente no substrato e outros são suspensívoros, capturando o alimento na coluna d'água por meio dos pódia e espinhos branquiais. Os **equinoides** são esféricos, com um

forte aparato calcáreo (a lanterna de Aristóteles); incluem animais herbívoros, suspensívoros, detritívoros e predadores. Os **holoturoides** são bilateralmente simétricos externamente, mas exibem pentameria internamente. Alimentam-se de matéria orgânica do fundo do mar ou de plâncton aprisionado no muco dos tentáculos que circundam a boca.

As relações filogenéticas entre as classes ainda não estão totalmente esclarecidas. Algumas análises mais recentes com DNA mitocondrial recuperaram com alto suporte Ophiuroidea como grupo-irmão de todos os demais equinodermos. E dentro do clado remanescente com os demais taxa, muitas análises recuperam Crinoidea como grupo-irmão de um clado com Asteroidea, Echinoidea e Holothuroidea. Porém, a resolução dentro deste último clado não é bem clara, na qual diferentes conjuntos de dados apresentam relações diferentes. Algumas análises suportadas por caracteres morfológicos e RNA ribossomal sugerem que Crinoidea seria o grupo-irmão de todos os demais equinodermos (hipótese de Eleutherozoa). Contudo, tanto o posicionamento basal de Ophiuroidea com base em DNA mitocondrial, quanto o posicionamento de Crinoidea, devem ser considerados com cautela devido às características peculiares do genoma mitocondrial nestes dois grupos, que podem gerar relações que na verdade são artefatos metodológicos. Já a relação entre Echinoidea, Asteroidea e Holothuroidea varia conforme o banco de dados analisados. Por sua vez, a relação de grupo-irmão entre Echinoidea e Holothuroidea é suportada por dados de DNA mitocondrial, caracteres morfológicos e RNA ribossomal, formando o táxon Echinozoa.

Elixir da eterna juventude

O potencial de regeneração em Echinodermata é inigualável! Indivíduos adultos e larvais de cada uma das cinco classes mais conhecidas apresentam capacidade de regeneração natural e rápida de partes do corpo integralmente perdidas após predação ou outros eventos traumáticos. Na fase adulta, os equinodermos podem regenerar muitos órgãos, incluindo membros, disco, intestino, espinhos e pódia. Adi-

cionalmente, em algumas espécies, a regeneração é usada para reprodução assexuada. Além disso, algumas espécies, em particular de ouriços-do-mar, crescem indeterminadamente e reproduzem-se ao longo de toda a sua vida. Mais interessante é que algumas espécies de ouriços-do-mar parecem ter encontrado o elixir da eterna juventude. Efetivamente, várias espécies não demonstram aumento da taxa de mortalidade em idades avançadas. Estudos realizados até o momento demonstraram que várias espécies de ouriços-do-mar mantêm a dimensão dos telômeros, a atividade de enzimas antioxidantes e proteossomas, além de pouco acúmulo de danos celulares oxidativos ao longo da vida, revelando senescência (envelhecimento) praticamente negligenciável. Estudos de expressão gênica indicam que as principais vias celulares envolvidas no metabolismo energético, na homeostase proteica e na regeneração tecidual são mantidas com a idade.

3. Hemichordata

Hemichordata é um filo de animais deuterostômios exclusivamente marinhos, incluindo três classes de animais com estilos de vida diferentes, a saber: a classe **Enteropneusta**, na qual os animais possuem estilo de vida solitário e se parecem com vermes; a classe **Pterobranchia**, na qual os animais vivem em colônias sésseis de formato tubular; e, por fim, a classe **Planctosphaeroidea**, pouco conhecida, de estilo planctônico e representada por uma única espécie. A monofilia do grupo é bem suportada pela estrutura corporal comum, que é formada por uma probóscide, um colar e um tronco posterior, sendo posteriormente confirmada por análises de DNA. Uma das características marcantes dos hemicordados é seu potencial para estudos de regeneração,

Um dos maiores hemicordados é justamente um enteropneusta encontrado no Brasil, a espécie *Balanoglossus gigas* que chega até 1,80m de comprimento. Os primeiros exemplares foram encontrados pelo famoso naturalista Fritz Müller, nas praias do Estado de Santa Catarina no ano de 1884. Ainda que seja encontrada em outros estados brasileiros, a espécie é considerada como ameaçada de extinção.

sendo esta habilidade amplamente distribuída dentre os animais do filo. O Brasil é detentor de uma modesta diversidade, menos de sete espécies são conhecidas, mas o grupo ainda é pouco estudado e extinções locais já foram observadas.

Inicialmente, cunhou-se o termo Hemichordata para sugerir uma relação próxima de parentesco entre os hemicordados e os cordados. Entre outras características, a proximidade entre os dois seria indicada pela presença da **notocorda**, estrutura embrionária localizada no dorso do animal em desenvolvimento que é essencial para a diferenciação do sistema nervoso do adulto. Porém, a comparação entre a “notocorda” dos Enteropneusta com a notocorda dos cordados, revelou origens embrionárias distintas, indicando, portanto, que a relação entre hemicordados e cordados não era tão próxima. Sendo assim, o termo “estomocorda” é utilizado para representar uma projeção da endoderme nos hemicordados, indicando sua origem diferenciada em relação à notocorda dos cordados. Os hemicordados se parecem com os equinodermos quanto à anatomia do sistema nervoso, a morfologia das larvas, o plano corporal trichelomado e o hidroporo excretor celômico. Porém, algumas características presentes nos Enteropneustas são semelhantes aos cordados, como os poros branquiais na faringe e o cordão dorsal parcialmente neurolado (figura 6). Os hemicordados diferem dos cordados por não apresentarem uma cauda dorsal pós-anal e a típica segmentação dos sistemas musculares e nervosos.

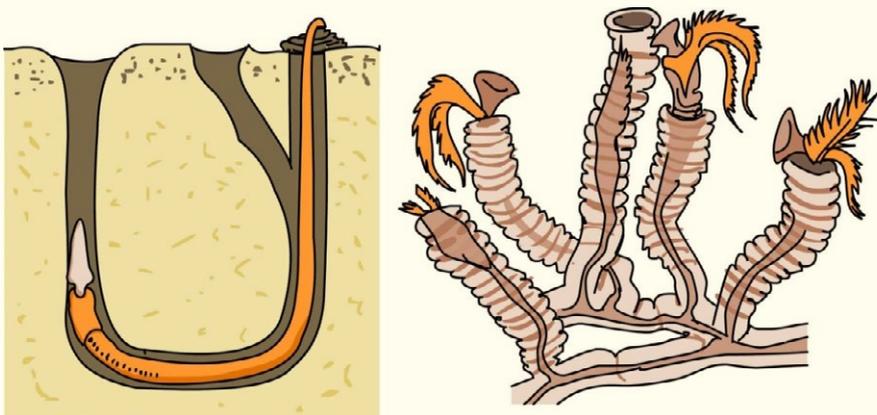


Figura 6. Diversidade de Hemicordados, representando o grupo Enteropneusta (A) e o grupo Pterobranchia (B).

Os **Enteropneusta** são representados por diversas espécies de animais escavadores, fazendo parte da infauna ou epifauna de todas as regiões marinhas. Além disso, são animais de vida livre e solitários com forma de vermes que podem ter desde alguns milímetros até alguns metros. À medida que o interesse na biodiversidade marinha aumentou, o número de espécie reconhecidas no grupo também aumentou, somando hoje mais de 100 espécies conhecidas, as quais mostram adaptações ecológicas surpreendentes. Estudos recentes apontam para uma ampla distribuição ecológica e geográfica no ambiente marinho, habitando desde as zonas costeiras até grandes profundidades do mundo todo.

Os **pterobrânquios** são pequenos (variam de alguns milímetros a alguns centímetros de comprimento), vivendo sobre a superfície de rochas ou conchas nos oceanos, onde podem ser encontrados formando densas agregações. São animais coloniais ou pseudocoloniais que vivem em tubos endurecidos e colagenosos secretados por eles mesmos: o tubarium. Os pterobrânquios possuem um ótimo registro fóssil desde o Cambriano, porque seus tubos são bem preservados e evidenciam excelentes sinapomorfias do grupo. Ainda que pouco seja conhecido sobre sua distribuição, são provavelmente encontrados em todos os oceanos.

4. Chordata

Chordata é considerado um grupo monofilético que inclui os **tunicados**, os **cefalocordados** e os **vertebrados**. Os cordados apresentam um conjunto de sinapomorfias, sendo as mais distintivas observadas durante a fase embrionária: presença de notocorda e de um cordão nervoso tubular dorsal; fendas faringianas; e cauda pós-anal. Algumas destas características foram perdidas ou amplamente modificadas em muitas espécies recentes, bem como podem ser ausentes nas formas adultas. Todos os cordados apresentam ainda a simetria lateral e sistema digestório completo. A faringe (extremidade anterior do intestino) é modificada de forma muito característica, incluindo fendas faríngeas e o endóstilo, um sulco ciliado, longitudinal, situado na parede ventral

da faringe, com glândulas que produzem muco, que serve para agregar partículas alimentares. Tal estruturação, claramente observável em tunicados e em cefalocordados, encontra-se profundamente modificada nos vertebrados.

Cefalocordados e a evolução dos vertebrados

Os cefalocordados foram por muitos anos considerados os parentes mais próximos dos vertebrados, ocupando uma posição chave nas discussões sobre a origem dos vertebrados, já que os tunicados pareciam morfologicamente mais simples que os anfioxos. Por isso, muitos esquemas filogenéticos do século XX posicionavam tunicados como um grupo basal dentro de Chordata. Já os cefalocordados eram considerados o grupo irmão dos vertebrados, contribuindo assim com a ideia de que o ancestral dos vertebrados seria morfologicamente semelhante a um anfioxo atual. Um exemplo é o destaque dado ao fóssil *Pikaia* do folhelho de Burgess Shale, Cambriano Médio do Canadá. Durante muito tempo ele era o único fóssil proximamente aparentado aos vertebrados conhecido desta idade. Além de ser na realidade um membro dos cefalocordados (e não um precursor ou ancestral dos vertebrados), novos achados na China de idade mais antiga (Cambriano Inicial), demonstram que os vertebrados já eram um componente comum da fauna cambriana.



Figura 7. Reconstrução em vida do cefalocordado *Pikaia* do Cambriano Médio, em exibição no Museu de História Natural de Stuttgart.

Juntamente com tunicados e algumas vezes com hemicordados, os cefalocordados eram chamados de “Acraniata” (alguns livros e textos ainda utilizam esse termo), por parecer não possuírem cérebro. Porém, este termo não deve ser mais utilizado, já que estudos de genes e de desenvolvimento embrionário indicam que tanto anfioxos quanto tunicados possuem estruturas homólogas ao cérebro presente nos vertebrados; e, além disso, devemos recordar que os hemicordados não tem relação próxima com Tunicata e Cephalochoradata, já que está bem reconhecido que estes são os grupos irmãos dos equinodermos. Inicialmente, análises filogenéticas baseadas em RNA confirmaram esse pensamento de que os tunicados seriam basais dentro dos cordados. Porém, reconstruções filogenéticas a partir de diferentes dados moleculares colocaram os Tunicata como grupo-irmão dos vertebrados e, portanto, os cefalocordados passaram a ocupar uma posição basal dentro de Chordata. À medida que mais ferramentas de microscopia se tornaram disponíveis e com os avanços na área da genética, o entendimento das relações dentro de Chordata foi sendo esclarecido.

Importantes descobertas foram feitas por meio da utilização da expressão dos genes HOX ao longo do desenvolvimento dos anfioxos para investigar questões sobre como os vertebrados evoluíram a partir de ancestrais invertebrados. Através dessas pesquisas, pôde-se descobrir que de fato muitas características dos anfioxos são homólogas aos dos vertebrados, inclusive diferentes partes cerebrais (que anteriormente se pensava serem ausentes nos anfioxo), como prosencéfalo, rombencéfalo e a medula espinhal e, possivelmente, homologia do mesencéfalo, bem como do rim, tireóide e adenohipófise. Os cefalocordados e os vertebrados compartilham uma série de características, como o cordão nervoso dorsal, a notocorda, somitos segmentados e fendas faríngeas. Porém, os vertebrados possuem cerca de 25% mais genes, além de características morfológicas ausentes nos cefalocordados, como uma cabeça mais elaborada, um cérebro anterior, uma crista neural migratória e placódios neurogênicos.

4.1 Cefalocordados

Representam um grupo pouco diverso de animais marinhos bentônicos, conhecidos popularmente como anfioxos, que se alimentam através de filtração. As principais características que facilitam a identificação em adultos são (muitas compartilhadas com cordados): ausência de mandíbula e coluna vertebral, nadadeira dorsal contínua, miótomos, cauda pós-anal, fendas branquiais e a notocorda, que se projeta para frente a partir de sua extremidade anterior (“cabeça”). Ainda que pouco se saiba sobre fósseis de cefalocordados e suas relações com animais vivos, o fóssil *Pikaia* do Cambriano Médio do Canadá e *Cathaymyrus* do Cambriano Inferior da China são os representantes mais antigos conhecidos do grupo, indicando que pouco mudaram morfológicamente desde a sua origem. Além disso, possuem um genoma com menor número de genes quando comparado aos vertebrados. São conhecidas cerca de 35 espécies de cefalocordados, em gêneros muito similares, como: *Branchiostoma* (mais diverso), *Epigonichthys* e *Asymmetron*. No Brasil, existe o registro de pelo menos três espécies, mas o grupo é ainda escassamente estudado no nosso país.

Embora muito se conheça sobre a anatomia e embriologia dos anfioxos, pouco ainda se sabe sobre sua ecologia, existindo poucas espécies relativamente bem estudadas. Destas, a mais conhecida é *Branchiostoma floridae*, uma espécie encontrada na Flórida, Estados Unidos. De forma geral, os anfioxos são bentônicos e vivem no fundo dos mares rasos entre a areia, lodo e conchas, enquanto suas larvas são encontradas no plâncton, podendo tanto ser encontradas em águas rasas quanto profundas. Os anfioxos estão presentes nos oceanos Atlântico, Pacífico e Índico, em latitudes tropicais a temperadas. Uma exceção é a espécie *Asymmetron inferum* que foi encontrada na costa do Japão a 229 m de profundidade num ambiente anaeróbico, associado a uma carcaça de cachalote.

O entendimento da ecologia dos cefalocordados é importante porque em alguns lugares estes animais podem ser encontrados em altas densidades sendo, portanto, troficamente importantes. Durante o pe-

ríodo reprodutivo suas larvas são parte muito representativa do plâncton, atingindo milhares de toneladas. Quando adultos consomem boa parte do fitoplâncton, sendo também presas importantes de vertebrados marinhos, principalmente das raias.

4.2 Tunicados

O termo “tunicata” foi cunhado por Lamarck em 1816 para designar as ascídias, pirossomos e as salpas, e refere-se à túnica polissacarídica que reveste estes animais, formando um esqueleto flexível. O posicionamento filogenético e as relações de parentesco sempre foram alvo de debate devido às peculiaridades do grupo, sendo os estudos sobre fases larvais responsáveis por estabelecer que os tunicados são um grupo de cordados. O termo Urochordata (equivalente taxonomicamente a Tunicata) foi sugerido para enfatizar, portanto, esta relação. As características cordadas de larvas ascídias se desenvolvem durante a embriogênese a partir de vias morfológicas e genéticas semelhantes às cordadas, porém, os adultos são morfologicamente distintos dos vertebrados e cefalocordados. Há também uma diferença fundamental nos traços da história de vida entre tunicados e outros cordados. Tanto os vertebrados quanto os cefalocordados são organismos solitários e sexuais, ao passo que os tunicados desenvolveram um estilo de vida colonial várias vezes de forma independente (figura 8). Estes grupos podem se reproduzir sexualmente ou assexuadamente por brotamento, uma capacidade virtualmente ausente em todos os outros cordados.

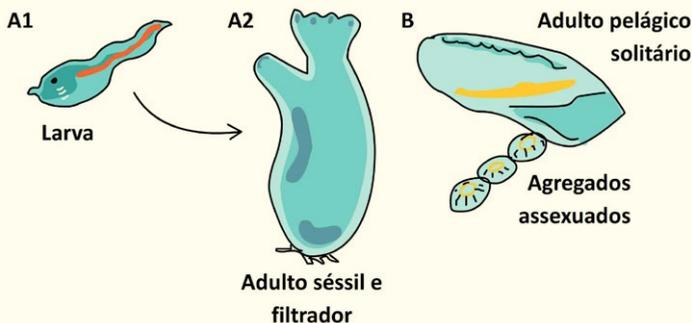


Figura 8. Diversidade de Tunicados. A) Larva e adulto esquemático da ascídia *Ciona savignyi*. B) Adulto e agregados assexuados da salpa *Cyclosalpa affinis*.

A relação próxima entre tunicados e vertebrados sugere que a presença de segmentação metamérica classicamente utilizada para unificar cefalocordados e vertebrados pode ser, na verdade, uma característica ancestral que experimentou uma redução secundária nos tunicados. De fato, parece que os cefalocordados mantiveram uma série de características secundariamente perdidas nos tunicados, os quais atualmente são considerados morfologicamente mais derivados. Os tunicados são bilateralmente simétricos, pelo menos durante os estágios iniciais de desenvolvimento. A maioria utiliza fendas branquiais faríngeas cobertas por muco para filtrar partículas de alimentação em suspensão. De forma geral, a água flui para a boca e a faringe por meio de um sifão oral (branquial), passa pelas fendas das brânquias da faringe em um átrio espaçoso cheio de água (cloaca) e sai por um sifão atrial excurrente. O intestino é simples e em forma de U, com o ânus se esvaziando no fluxo de água que sai do corpo.

Por causa da grande diferença na forma do corpo em relação aos cordados, a orientação geral dos corpos dos tunicados não é imediatamente aparente e só pode ser totalmente compreendida examinando os eventos de metamorfose. O sifão oral é geralmente anterior e o sifão atrial é anterodorsal (nas ascídias) ou posterior (nos taliáceos). A orientação dorso-ventral do corpo pode ser determinada internamente pelas localizações do gânglio dorsal e um sulco ciliar espessado, denominado endóstilo, que corre ao longo do lado ventral da faringe ou câmara branquial. Os sifões orais e atriais são geralmente direcionados para longe do substrato e posicionados de forma a reduzir o potencial de reciclagem de águas residuais.

Quatro grupos são reconhecidos atualmente: Aplousobranchia, Appendicularia, Phlebobranchia, Thaliacea e Stolidobranchia. Entretanto, as relações entre estes grupos são pouco compreendidas, sendo o clássico táxon 'Ascidiacea' (reconhecido por incluir as ordens Aplousobranchia, Phlebobranchia e Stolidobranchia – diferenciadas pelo saco branquial dos adultos), um aparente agrupamento parafilético. Isto porque hipóteses filogenéticas baseadas em transcriptomas recuperaram os apendiculários como grupo-irmão dos demais taxa de Tunicata e Stolidobranchia das demais classes. Alguns destes grupos

parecem ter divergido há mais de 450 milhões de anos, demonstrando a longa história evolutiva dos grupos coronais. No Brasil, foram documentadas menos de 200 espécies, mas compõem um grupo comum no ambiente costeiro, geralmente presentes nas praias do sul e sudeste como diminutos organismos transparentes (doliolídeos) ou pequenos e de forma discoidal (salpas).

Embora atualmente se reconheça que ‘Ascidiacea’ não é um agrupamento monofilético, a literatura ainda precisa ser atualizada e, por isso, o termo ainda é amplamente utilizado, pelo que optamos por mantê-lo. Cerca de 3.000 espécies, encontradas em todos ambientes marinhos desde águas rasas a profundas estão descritas como pertencentes às ascídias. Os animais adultos são sésseis (figura 8A2), ocupando uma variedade de habitats, como sedimentos moles, corais, ou substratos rochosos. Além disso, estes animais também podem se fixar em substratos artificiais como molhes, cascos de navios, docas flutuantes e outras estruturas de origem humana em todo o mundo. Uma vez que permanecem sésseis quando adultos, após o assentamento larval (figura 8A1), o comportamento das larvas é crítico para o estabelecimento destes animais, já que quando adultos não podem evitar mudanças de salinidade e temperatura no ambiente, duas das mais importantes variáveis ambientais que afetam a sua reprodução.

As ascídias possuem um papel ecológico muito importante devido ao seu potencial invasivo e sua habilidade em prosperar em ambientes ricos em nutrientes. Hoje

em dia, a presença de **ascídias exóticas** tanto em ambientes tropicais quanto temperados é comum. De fato, cerca de 60 espécies são consideradas invasoras, causando uma série de problemas à fauna endêmica

Algumas espécies de ascídias são cultivadas para alimentação, principalmente no Japão, Coreia e França. Um exemplo é a espécie *Halocynthia roretzi*, um item alimentar muito popular no Japão e Coreia. Além disso, diversas espécies têm potencial farmacológico, pois de forma similar às esponjas e briozoários, muitas ascídias produzem toxinas para evitar a predação ou a incrustação por outras espécies. Devido às propriedades dos seus metabólitos, muitas espécies são utilizadas como fontes de compostos antitumorais, antivirais e antibacterianos pela indústria farmacêutica..

das diferentes regiões. Além disso, estes animais também podem ter impactos negativos sobre espécies cultivadas em aquacultura, resultando em sérios prejuízos econômicos. De forma geral, em ambientes tropicais, as espécies coloniais dominam o substrato, devido à sua reprodução assexuada e crescimento indeterminado. Sendo assim, as **ascídias coloniais** possuem uma vantagem para exploração de ambientes tropicais em relação às **ascídias solitárias**. Cerca de 80% das espécies presentes nos trópicos são, efetivamente, coloniais. Embora as ascídias coloniais sejam consideradas um componente bentônico menos representativo em superfícies expostas dos recifes de corais naturais, elas podem crescer rapidamente e competir com os corais por espaço durante períodos de elevada disponibilidade e nutrientes, já que as ascídias são capazes de filtrar partículas mínimas, e qualquer aumento nos níveis de nutrientes e material orgânico em águas costeiras terá influência direta sobre a sua abundância. Além disso, nas ascídias solitárias a fertilização e o desenvolvimento larval ocorrem na coluna da água, pelo qual podem exibir grande potencial de dispersão, diferentemente das ascídias coloniais que se reproduzem assexuadamente. Tal capacidade de dispersão das ascídias solitárias apresenta um papel fundamental na determinação da biodiversidade em altas latitudes, enfatizando a importância dos processos de dispersão larval destes deuterostômios.

Duas classes de tunicados são consideradas pelágicas: **Appendicularia** e **Thaliacea**, que inclui as salpas, doliolídeos e pirossomos. Estes tunicados pelágicos compartilham muitas características físicas e anatômicas entre si: são primariamente compostos de ácidos mucopolissacarídeos (e, por isso, transparentes) e possuem um alto conteúdo de água (cerca de 95% do seu peso). São animais que passam todo o seu ciclo de vida como livre-natantes no plâncton e, assim como as ascídias, são também filtradores, removendo partículas de diversos tamanhos da água através de filtros com muco e poros muito finos. Boa parte das espécies vive em oceano aberto, mas algumas podem viver na plataforma continental ou em águas costeiras. Os tunicados pelágicos ocorrem em menor diversidade do que as ascídias, sendo cerca de 70 espécies conhecidas em Appendicularia (grupo de animais solitários e

hermafroditos) e cerca de 75 em Thaliacea. Embora sejam geralmente pequenos, algumas espécies como *Pyrostremma spinosum* (um Thaliacea) podem atingir mais de 15 metros. Os Thaliacea incluem os grupos mais comuns das salpas (figura 8B), que apresentam um ciclo de vida bastante complexo, incluindo alternância de gerações sexuadas e assexuadas e uma fase colonial. Muitos grupos também não apresentam a fase larval, o que os torna um grupo bastante díspar em relação aos outros deuterostômios.

4.3 Vertebrados

Os vertebrados constituem um **grupo monofilético** que difere dos outros cordados e deuterostômios, principalmente pela presença de uma cabeça distinta e de uma população única de células, as células da crista neural. Essas células migram de uma posição próxima à parte mais dorsal do tubo neural à medida que este se fecha, migrando para todas as partes do corpo, onde auxiliam na formação de estruturas únicas nos vertebrados. Essas estruturas incluem os órgãos sensoriais, os dentes e os membros. A forma da cabeça e do rosto, estruturas distintivas em vertebrados, dependem dessa migração das células da crista neural e da sua interação com outras células. Porém, a possível existência de células da crista neural em cordados não-vertebrados é ainda alvo de debate. Com exceção das larvas ammocoetes das lampreias, os vertebrados também abandonaram a alimentação filtradora de outros cordados.

Dados genéticos sugerem que a origem dos vertebrados foi acompanhada por uma duplicação em grande escala e diversificação de genes, especialmente os relacionados ao desenvolvimento. Os vertebrados também apresentam um alto grau de segmentação metamérica, embora este seja modificado pela presença do grande cérebro regionalizado e das estruturas derivadas da crista neural. Tal segmentação é mais marcada em cefalocordados e parece ser ausente ou menos marcada em tunicados. Os vertebrados compreendem o grupo de maior sucesso evolutivo perante os deuterostômios, já que apresentam um número muito maior de espécies atuais e uma disparidade morfológica acen-

tuada. Ainda que os vertebrados sejam os únicos deuterostômios que habitam os ambientes terrestres, praticamente toda a diversidade do grupo ainda se encontra em ambiente aquático.

5. Os vertebrados no contexto da ciência e do ensino

Por uma série de motivos o ensino e a pesquisa dos vertebrados são mais vastos que a dos outros grupos de deuterostômios e, por esta razão, vamos nos dedicar a partir de agora a contextualizar o grupo mais detalhadamente. Historicamente, os vertebrados foram separados entre o grupo dos peixes e o dos tetrápodes, agrupamentos muito intuitivos. Entretanto, diversas análises filogenéticas têm demonstrado que os grupos atuais de peixes não formam um grupo monofilético, por não incluírem todos os descendentes de um mesmo ancestral (figura 9). Isto ocorre porque os peixes pulmonados e os celacantos apresentam uma relação de parentesco mais íntima com os tetrápodes (anfíbios, répteis, aves e mamíferos) do que com quaisquer outros peixes. Isto significa que o conceito do que é ser um peixe não diz respeito apenas à ancestralidade, mas sim às adaptações para a vida em ambiente aquático. Portanto, dentro da perspectiva da sistemática filogenética, é mais intuitivo apresentar os diversos grupos de ‘peixes’ como a diversidade atual do grupo dos Vertebrados, incluindo os tetrápodes como parte, e não como destino desta diversidade. Como observado no capítulo 1, é importante destacar que os grupos atuais não podem ser entendidos como passos evolutivos numa escada nem como ancestrais de outros grupos – já que todos os grupos atuais descendem de um ancestral comum em algum momento.

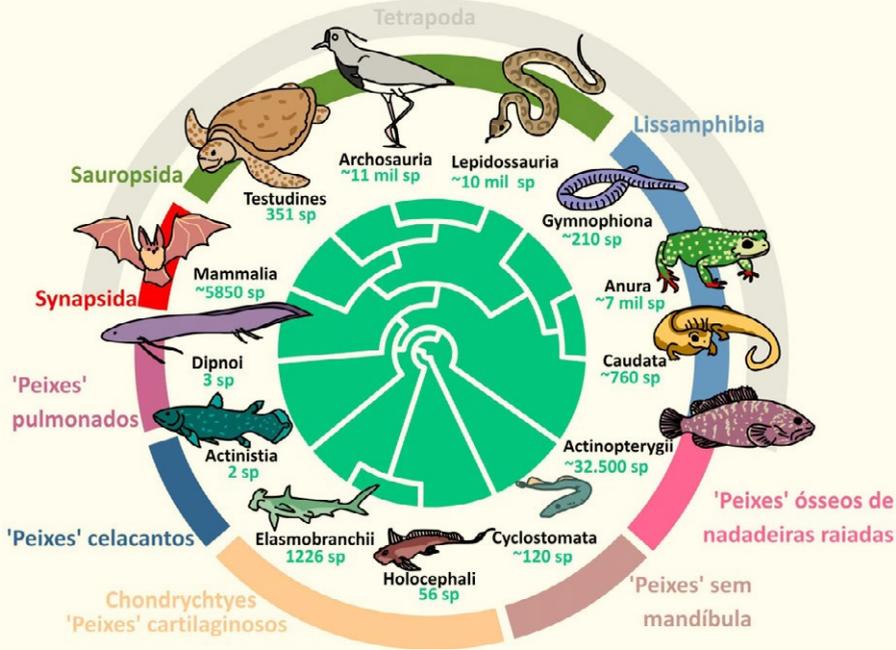


Figura 9. Diversidade e relações filogenéticas dos vertebrados atuais.

Os vertebrados atuais podem então ser entendidos como pertencentes a três linhagens principais muito antigas: os Cyclostomata ('peixes' sem mandíbula, como as lampreias e as feiticeiras); os Chondrichthyes ('peixes' cartilagosos, como os tubarões, raias e quimeras); e os Osteichthyes (ou Euteleostomi, os 'peixes' ósseos, como as sardinhas, os muçuns, os lambaris, cavalos marinhos, além de todos os tetrápodes) (figura 10).

Como visto anteriormente, os mais antigos vertebrados são encontrados em rochas do início do Cambriano, como o gênero *Myllokunmingia*, além do grupo extinto dos conodontes. Estes grupos primitivos de vertebrados não apresentam mandíbulas ou nadadeiras pares, características hoje encontradas nos especializados ciclostomados. Portanto, no começo da evolução dos vertebrados a maioria das linhagens era agnata (sem mandíbula), sendo a mandíbula uma sinapomorfia do grupo Gnathostomata, o clado que inclui os condrictes e os osteíctes. O surgimento da mandíbula está ligado à modificação dos arcos branquiais, ainda que detalhes da biologia do desenvolvi-

to desta estrutura indiquem sua origem independente em ambos os grupos (nem todas as estruturas que formam a mandíbula são homólogas). Atualmente, os gnathostomados representam a grande maioria dos vertebrados vivos e o surgimento desta característica parece ter possibilitado a irradiação evolutiva do grupo ainda durante o Siluriano. Os ciclostomados atuais, embora agnatos, apresentam estilos de vida bastante especializados, sendo detritívoros (feiticeiras) e parasitas (lampreias), diferindo dos primeiros vertebrados, em sua maioria filtradores.

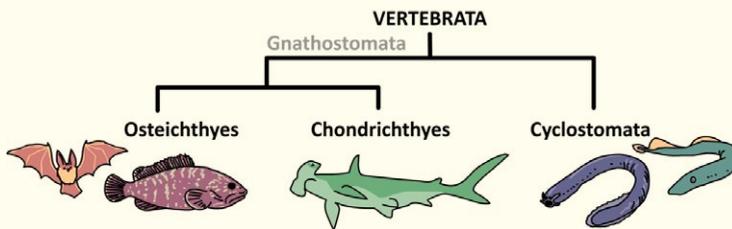


Figura 10. Principais linhagens de vertebrados, os agnatos (Cyclostomata) e os gnathostomados (com mandíbula) do grupo dos Osteichthyes ('peixes' ósseos, incluindo os tetrápodes) e os Chondrichthyes ('peixes' cartilagosos).

5.1 Cyclostomata

O táxon em grego (*cyclos* + *stoma*) significa 'boca circular' e inclui duas linhagens agnatas relacionadas de forma ainda incerta entre si ou com os Gnathostomata. Estas linhagens incluem o grupo Myxinoidea, das feiticeiras ou peixes-bruxa, e o grupo Petromyzontoidea, das lampreias. Em contraste com os dados moleculares que sugerem a monofilia de Cyclostomata, a ausência de vários caracteres morfológicos típicos de outros vertebrados (incluindo as lampreias) aponta que Myxinoidea poderia ser o grupo-irmão de todos os outros vertebrados. Por exemplo, os peixes-bruxa não possuem olhos, vértebras ou sistema látero-sensorial, aproximando-os de cordados não-vertebrados, como os anfioxos – fato este que confundiu os taxonomistas desde os tempos de Lineu. Ou seja, novos estudos filogenéticos são necessários utilizando a conjugação de diferentes tipos de dados - moleculares, embriológicos, histológicos, entre outros, para elucidar se as feiticeiras perderam estas estruturas ou nunca as tiveram.

Fósseis da Bacia do Araripe do nordeste Brasil

O Brasil é detentor de uma diversidade incrível de fósseis, apresentando um extenso registro temporal para os grupos de deuteróstomios. Particularmente importantes são os registros excepcionais da Bacia do Araripe (Formação Crato e Romualdo) do nordeste brasileiro, onde os fósseis além de comuns são ricos em detalhes morfológicos, com a preservação de órgãos e tecidos moles e parte da pigmentação. Estes fósseis datam do Cretáceo Inferior, muito antes da queda do asteróide que dizimou os dinossauros não-avianos e antes mesmo da total separação entre a África e a América do Sul. São típicos desta ictiofauna fósseis de celacantos (*Mawsonia*, que chegava a 5 metros), elasmobrânquios (incluindo algumas raias como a *Iansan*) e actinoptérgios de grupos extintos e atuais, como os teleósteos (*Calamopleurus*, *Dastilbe* e *Cladocyclus*). Esta fauna estava associada a diversos outros organismos, como escamados (*Tijubina* e *Tetrapodophis*), dinossauros (*Cratoavis*, *Santanaraptor* e *Irritator*), pterossauros (*Anhanguera*, *Tapejara* e *Tupuxuara* - grupo aparentado aos dinossauros), anfíbios (como *Kururu-batrachus*), equinodermos (como *Pygurus*), insetos (como a mariposa *Psamateia*), plantas terrestres (incluindo as *Welwitschiales*) e fungos (veja o capítulo 7).

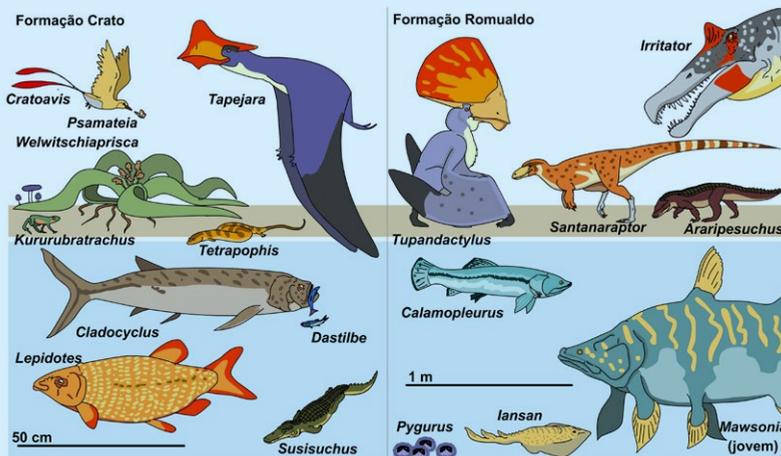


Figura 11. Fauna do Cretáceo Inferior do nordeste brasileiro.

Recentemente, análises histológicas e da expressão dos genes associados ao desenvolvimento da crista neural, levaram à conclusão que esta estrutura se forma através do mesmo padrão de células migratórias encontradas nos outros vertebrados, apontando que este padrão de formação parece ser uma sinapomorfia dos Vertebrata (hipótese Cyclostomata).

Feiticeiras ou peixes-bruxa (**Myxinoidea**), incluem cerca de 80 espécies atuais e pelo menos duas espécies fósseis, sendo exclusivamente marinhas, de águas costeiras e profundas até 5000 m. São animais cilíndricos sem vértebras e cuja cabeça é envolvida por um crânio primitivo. Podem atingir 130 cm (*Eptatretus goliath*) e apresentam entre um e 12 pares de fendas branquiais. A sua boca apresenta tentáculos e fileiras de dentes, assim como duas placas ósseas multicúspides bordeando uma língua protusível, agindo como pinça quando ela é retraída. Os peixes-bruxa apresentam corações acessórios aneurais próximos da cauda, além do coração próximo das brânquias. As lampreias (**Petromyzontoidea**) são representadas atualmente por 45 espécies, ocorrendo em ambientes marinhos e de água doce (anádromos). De corpo alongado e esqueleto cartilaginoso, os adultos podem atingir 1 m de comprimento. Não possuem escamas, placas dérmicas ou nadadeiras pares. Possuem uma narina no topo da cabeça e sete fendas branquiais em cada lado da cabeça. Nestes animais a boca está transformada numa ventosa circular com o diâmetro do corpo, reforçada por um anel cartilaginoso e “dentes” córneos. A coluna vertebral é formada pela notocorda, tal como em Myxinoidea, mas nas lampreias existem pequenos reforços cartilagíneos, as arcualia dorsais. O desenvolvimento larval das lampreias pode durar até sete anos; essa larva, designada por ammocoetes, não possui ventosa e alimenta-se capturando partículas orgânicas com uma fita de muco produzida na faringe. A maioria das espécies de lampreia é parasita de peixes na fase adulta, usando a ventosa bucal para se fixarem na pele dos hospedeiros e os dentes córneos para abrirem um orifício por onde flui o sangue. Algumas espécies, porém, não se alimentam na fase adulta, quando dentes e trato digestivo degeneram. Em adultos, a sua única função é a reprodução.

5.2 Chondrychtyes

O esqueleto dos condríctes é composto por cartilagem, sendo calcificados apenas os seus dentes e, por vezes, as suas vértebras. A notocorda é gradualmente substituída pela coluna vertebral durante o desenvolvimento, exceto nos Holocephali, onde a notocorda se mantém inalterada. De acordo com as hipóteses filogenéticas mais recentes, são divididos em Elasmobranchii (tubarões, raias e os peixes-serra) e Holocephali (quimeras). Nos **elasmobrânquios** a mandíbula superior não se encontra fundida com a caixa craniana e a mandíbula inferior é articulada com a superior, sendo os dentes dispostos em várias séries; possuem cinco a sete pares de fendas branquiais que se abrem individualmente para o exterior, nadadeiras dorsais rígidas e pequenas escamas placóides no tegumento. As espécies de **quimeras** são demersais, ou seja, vivem perto do fundo do mar e alimentam-se principalmente de moluscos e outros invertebrados. A sua cauda é longa e fina e a progressão na água é conseguida através de movimentos de varredura das grandes barbatanas peitorais.

Holocephali e Elasmobranchii parecem ter divergido no **Siluriano**, há cerca de 421 milhões de anos, apresentando um registro bastante rico. O registro fóssil Holocephali começa no Devoniano e, embora extenso, a maioria dos fósseis são dentes, sendo as formas corporais dessas inúmeras espécies não muito conhecidas. Vários representantes holocéfalos, com mandíbula superior fundida à caixa craniana, surgiram na mesma época que os primeiros tubarões, no Devoniano. No **Cretáceo**, surgiram várias espécies de tubarões, raias e quimeras de fenótipo mais próximo das espécies atuais. Dentes de tubarão e de raias, e por vezes vértebras calcificadas, são fósseis comuns em muitos depósitos do Cretáceo e do Cenozóico. Um dos fósseis mais famosos de Chondrichthyes é *Carcharodon megalodon* do Mioceno. Este tubarão atingiu pelo menos 12 metros de comprimento, o dobro dos maiores tubarões atuais, e seus dentes, serrilhados e triangulares, podiam alcançar 17,5 cm.

5.3 Actinopterygii

Os actinopterígios incluem a maioria dos animais comumente chamados de ‘peixes’, apresentando uma diversidade incrível em ambientes de água doce e marinhos, especialmente na faixa tropical (figura 12). Estima-se mais de 2500 espécies de actinopterígios marinhos e de água doce no Brasil, apresentando grande importância ambiental, sociocultural e econômica. São caracterizados por apresentarem dois pares de nadadeiras raiadas peitorais e pélvicas, olhos grandes, sem narinas internas, e uma bexiga-natatória (homóloga ao pulmão nos sarcopterígios).

O grupo dos teleósteos é atualmente o mais diverso, compreendendo quase todas as espécies atuais, representando uma irradiação ocorrida ao final da **Era Mesozóica**. Dentro dos teleósteos, são dignos de nota o grupo dos Osteoglossomorpha, que inclui o pirarucu (*Arapaima gigas*) – espécie que atinge mais de dois metros de comprimento e que necessita engolfar ar atmosférico para respirar. Divergiram durante o Jurássico e atualmente apresentam uma distribuição restrita à América do Sul, África e Austrália. Este padrão de distribuição tem relação com a história evolutiva desta linhagem, que surgiu quando estes continentes ainda estavam ligados no supercontinente do hemisfério sul, o **Gondwana**. Na América do Sul, destacam-se também, em ambientes dulcícolas, os grupos dos siluriformes (cascudos, muçum, peixe-gato, surubim, pintado), caraciformes (piranhas, dourados, lambaris e etc) e dos gimnotiformes (peixes-elétricos). Nos ambientes marinhos, destaca-se o grupo dos Eupercaria, que inclui boa parte da diversidade dos teleósteos, e incluem diversas espécies comuns na costa brasileira, como a garoupa.

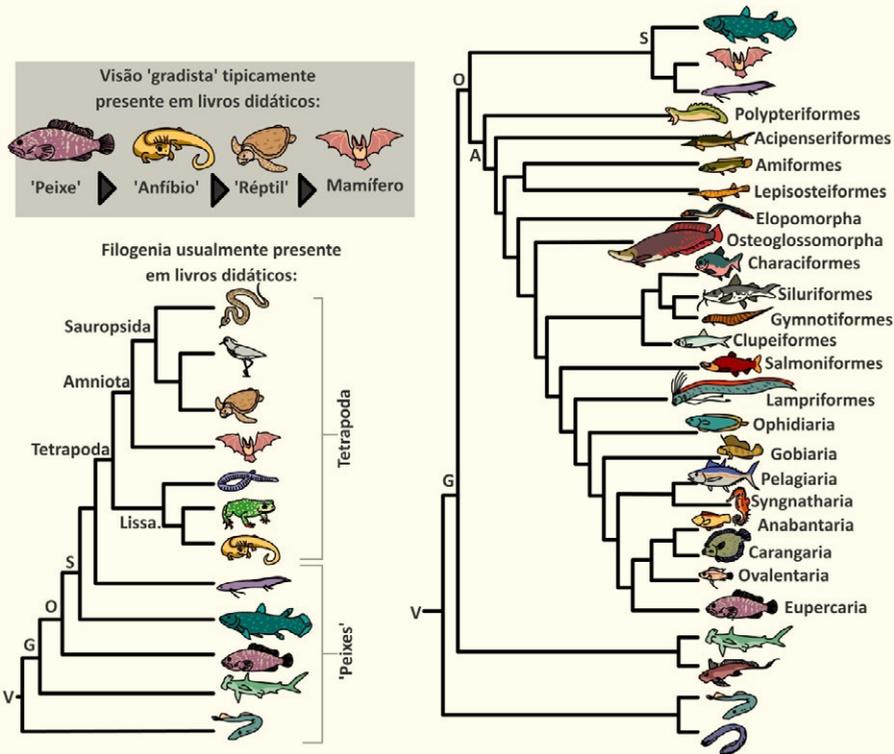


Figura 12. Actinopterygios e sua apresentação em livros didáticos. Quadro acima à esquerda, visão de graus de complexidade onde o plano corporal peixe é o mais ‘primitivo’. Filogenia usual, abaixo à esquerda, denota a relação dos vertebrados, mas não ressalta sua diversidade ou a disparidade dos grupos de ‘peixes’. Filogenia ‘focada’ nos actinopterygios (ainda que muitos grupos estejam omitidos); note que a diversidade e disparidade suplanta a dos tetrápodes. As relações entre os vertebrados não mudam entre as filogenias e, quando os actinopterygios estão ‘condensados’ e os tetrápodes não, podemos dar a impressão que são menos importantes ou menos diversos. Abreviações: A: Actinopterygii; G: Gnathostomata; O: Osteichthyes; S: Sarcopterygii; V: Vertebrata.

5.4 Sarcopterygii

O clado dos sarcopterígio inclui o grupo dos **celacantos** (Actinistia), dos **peixes-pulmonados** (Dipnoi) e de todos os **tetrápodes** (Tetrapoda). A inclusão dos tetrápodes dentro deste grupo é extremamente importante em um contexto filogenético dos osteíctes, já que demonstra que certas linhagens de ‘peixes’ são mais aparentadas aos tetrápodes que a outros ‘peixes’ (figuras 9 e 12). A diversidade contida neste grupo é bastante similar a do seu grupo-irmão, os actinopterygios – indicando o sucesso evolutivo dos dois grupos (figura 9). Os

Veremos em detalhes na próxima sessão a evolução e a diversidade deste grupo.

6. Contexto evolutivo dos tetrapoda

Tetrapoda é o clado que inclui o ancestral comum dos anfíbios atuais (**Lissamphibia**) e dos amniotas (**Amniota** – que inclui os mamíferos, as aves e os ‘répteis’) e todos seus descendentes (figura 9, 12 e 13). O grupo apresenta várias sinapomorfias ósseas, incluindo a perda de vários ossos cranianos, a perda dos ossos operculares, a redução da notocorda e a formação de uma coluna mais rígida (notocorda curta que não se estende pela caixa craniana), quatro membros musculares com dígitos, presença de vértebra sacral conectada à cintura pélvica e a perda dos raios das nadadeiras. O surgimento dos tetrápodes representa um dos mais emblemáticos episódios na história macroevolutiva dos animais, pois tem relação direta com a formação dos ecossistemas terrestres. O registro fóssil é bastante rico e ilustra que, por volta de 385 e 360 milhões de anos atrás (durante o Devoniano), os ancestrais dos tetrápodes divergiram de formas tipicamente aquáticas (similar a outros ‘peixes’) para animais cada vez mais adaptados aos ambientes de água doce, alagados ou mesmo o terrestre (figura 13). Entretanto, por mais que este episódio seja conhecido como ‘transição de peixes-para-anfíbios’, diversos pormenores devem ser levados em conta para bem compreender como essa transição ocorreu.

A hipótese tradicional indica que os tetrapodomorfos - grupo que inclui os tetrápodes, mas também os organismos fósseis mais relacionados a eles que aos outros sarcopterígios - passaram a evoluir em ambientes dulcícolas, especialmente explorando suas margens vegetadas ou florestas alagadas sazonalmente. Esta hipótese é bastante debatida atualmente, já que muitos dos tetrapodomorfos parecem ter sido animais estritamente relacionados a ambientes marinhos e estuarinos – tornando ainda mais complexa a ‘conquista’ do ambiente terrestre. A capacidade de respirar ar atmosférico pelos tetrápodes é, muitas vezes, considerada uma novidade evolutiva essencial para esta transição. En-

tretanto, sabe-se que esta capacidade provavelmente já estava presente em osteíctes ainda durante o Siluriano (438 a 408 milhões de anos atrás), da mesma forma que ocorre em mais de 40 famílias de actinoptérgios atuais que respiram ar atmosférico em algum momento de suas vidas, além dos próprios peixes pulmonados quando estiveram. Desta forma, observamos que o aparente progresso que levou os tetrápodes a ‘abandonarem’ os ambientes aquáticos não foi tão linear, direto ou único como geralmente se argumenta (figura 12 e 14).

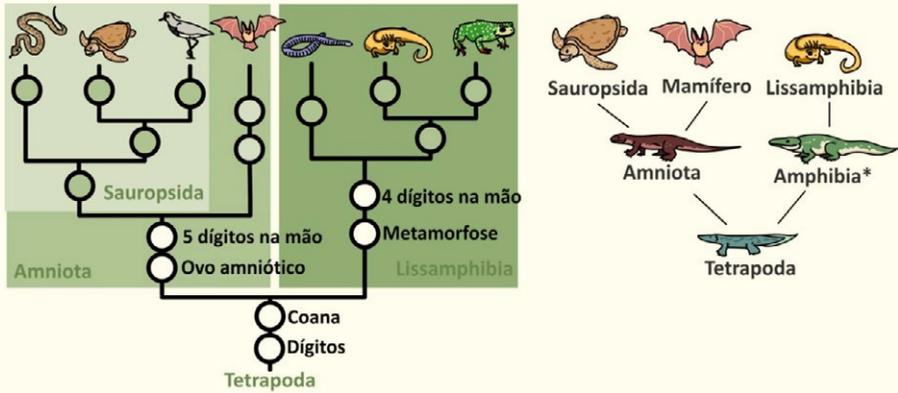


Figura 14. Filogenia e árvore evolutiva dos Tetrápodes. Filogenia simplificada dos tetrápodes atuais (esquerda), demonstrando seus nós principais e as suas principais características. Árvore evolutiva (direita) contendo representações dos ancestrais hipotéticos destes grupos. *Incluiu a representação do grupo Amphibia (cuja definição apresenta formas extintas mais relacionadas aos lissanfíbios), para tornar mais intuitivo a descendência destes grupos perante os tetrápodes ancestrais.

Os mais antigos tetrápodomorfos demonstram uma série de adaptações à vida em ambientes aquáticos, mais do que a própria vida terrestre. Organismos como o *Tiktaalik*, *Ichthyostega* e *Acanthostega* apresentavam nadadeiras lobadas, com mais de cinco dígitos, bastante eficientes para natação nestes ambientes (e não para a locomoção em terra firme), bem como mudanças na movimentação da cabeça, além das brânquias internas e pulmões já presentes em sarcopterígeos mais basais. Neste sentido, demonstra-se a complexa jornada que estes grupos enfrentaram ao explorar estes novos ambientes – não sendo o ambiente terrestre um ‘destino esperado’ ou uma ‘meta’ a ser explorada pelo grupo.

Algumas linhagens de tetrapodomorfos especializaram-se então nesta interface, entre o ambiente aquático e terrestre. Durante o começo do Carbonífero (~340 Ma), milhões de anos após os primeiros tetrapodomorfos ‘invadirem’ os ambientes terrestres, **tanto os ancestrais dos anfíbios atuais quanto o dos próprios amniotas** continuaram a explorar estas áreas. É interessante destacar que os amniotas apresentam uma novidade evolutiva vinculada à reprodução em terra: o desenvolvimento do ovo amniótico. Encapsulando o embrião num ovo cuja casca permite a sua proteção, além de fornecer reserva energética necessária ao desenvolvimento através das membranas embrionárias, supriu a dependência da água para a reprodução. Portanto, são os amniotas os primeiros vertebrados com reprodução totalmente independentes da água. Esta característica provavelmente foi fundamental para a irradiação do grupo ao final do Carbonífero. Nesta época, os amniotas já haviam divergido em duas linhagens principais: os **sinápsidos** (Synapsida) e os **saurópsidos** (Sauropsida), que se distinguem pelo número, tamanho e posição das fenestras no crânio destes animais (figura 13). Agora vamos ver em mais detalhe cada um destes grupos, bem como o dos **lissanfíbios**.

6.1 Synapsida

Os mamíferos atuais são apenas um dos ramos sobreviventes da linhagem Synapsida, que representa o grupo irmão dos saurópsidas. Os sinápsidos distinguem-se dos restantes amniotas por possuírem uma fenestra temporal no crânio, criando uma arcada óssea abaixo da abertura ocular. Representam um grande grupo de vertebrados com cerca de 320 milhões de anos de história evolutiva. De fato, os sinápsidos foram o primeiro grupo de amniotas a irradiar amplamente nos habitats terrestres. Os sinápsidos (pré-mamalianos) dominaram a fauna de vertebrados terrestres do Permiano e do início do Triássico, por 70 milhões de anos, antes de perderem terreno para a enorme fauna de arcossauros que surgiram e se diversificaram paralelamente, incluindo os dinossauros não-avianos. Vários livros didáticos referem a esses Synapsida não-mamalianos como “répteis semelhantes a mamíferos”.

Contudo, a utilização dessa designação é francamente desencorajada, uma vez que a ancestralidade dos répteis atuais é distinta daquela dos sinápsidos, sendo ambos descendentes dos primeiros amniotas (veja o quadro “Evolução dos Sinápsidos”).

Evolução dos sinápsidos

Evolução utilizando o registro fóssil

Os mamíferos atuais são bastante distintos dos demais amniotas, com características que associamos unicamente a esse grupo. No entanto, a evolução desses caracteres ‘mamalianos’ pode ser traçada através da linhagem dos sinápsidos, graças a um rico registro fóssil que tem importantes contribuições da **paleontologia brasileira** (figura 15).

Os primeiros sinápsidos estavam entre os pioneiros (como os primeiros saurópsidos) que começaram a estabelecer uma existência menos dependente de corpos d’água, nas florestas dominadas por pteridófitas *Lepidodendron* de até 50 metros e insetos gigantes do período Carbonífero da América do Norte e Europa. A partir dessas pequenas formas insetívoras e pouco especializadas, irradiaram ainda no Carbonífero as diversas linhagens de sinápsidos basais comumente agregadas no grupamento parafilético dos ‘pelicossauros’. Os pelicossauros foram abundantes na segunda metade do Carbonífero e no início do Permiano, com formas carnívoras e herbívoras especializadas e de tamanhos variados. Como exemplo, podemos mencionar: **Ophiacodontidae**, clado mais basal de **Synapsida**, que incluía predadores de 2 m de comprimento, possivelmente piscívoros; os **Caseasauria**, grandes herbívoros com corpo em formato de barril e uma cabeça desproporcionalmente pequena; **Edaphosauria**, herbívoros com baterias de dentes no palato e ‘velas’ nas costas; **Sphenacodontia**, conhecido pelo predador de topo com costas veladas *Dimetrodon* (muitas vezes confundido com um réptil ou com um dinossauro), mas também compreendia carnívoros menores e sem ‘velas’.

O clado de sinápsidos derivados **Therapsida**, provavelmente mais aparentados aos esfenacodontes, surge no Permiano Inferior e logo se

torna cosmopolita, em meio a mudanças climáticas e à formação do supercontinente Pangeia. Os terápsidos possuíam metabolismo mais acelerado que os pelicossauros, além de membros posicionados mais abaixo do corpo e dentições especializadas (heterodontia), indicando estilos de vida mais ativos e novas relações ecológicas. Na realidade, os terápsidos são muitas vezes os vertebrados fósseis mais abundantes nas rochas do Permiano e do Triássico (como na Bacia do Paraná, no Brasil, e na Bacia do Karoo, na África do Sul), evidenciando o grande sucesso evolutivo do grupo.

Destacam-se os seguintes sub-clados: **Dinocephalia**, grandes carnívoros e herbívoros, alguns tinham projeções ósseas ou crânios espessos utilizados em disputas territoriais ou reprodutivas; **Anomodontia**, principalmente os dicinodontes, eram herbívoros especializados, com bicos córneos para macerar vegetação e longas presas caniniformes. Muitas espécies menores eram escavadoras e algumas das maiores formavam grandes manadas; **Gorgonopsia**, ágeis predadores de médio a grande porte, com dentes caninos semelhantes aos dos chamados tigres-dente-de-sabre; **Therocephalia**, predominantemente pequenos e médios, incluía predadores com crânios alongados e uma linhagem bem-sucedida de herbívoros com mastigação complexa. Esses grupos foram importantíssimos na estruturação dos ecossistemas continentais durante o Permiano, que passaram a ser semelhantes aos atuais, com grandes vertebrados herbívoros (por vezes em bandos) sendo predados por outros grandes vertebrados.

De todas essas linhagens, sobreviveram à grande extinção em massa do limite Permiano-Triássico apenas os anomodontes e terocefálios, além do último grupo de terápsidos a surgir no Permiano, os **Cynodontia**. Possivelmente, essas três linhagens tiveram uma vantagem evolutiva frente às condições adversas durante a extinção, já que as espécies sobreviventes parecem ter sido escavadoras e passaram por períodos de torpor dentro de tocas, na estação menos favorável. Apesar dos terocefálios serem extintos no início do Triássico, os dicinodontes tornaram-se os tetrápodes mais abundantes nas faunas de recuperação logo após a grande extinção (gênero *Lystrosaurus*), e se mantiveram componentes importantes das biotas até a extinção de sua última li-

nhagem, no final do Triássico. Os cinodontes ainda não foram extintos até hoje, visto que o grupo inclui todos os mamíferos, mas os cinodontes não-mamalianos sofreram diversos eventos de extinção e irradiações evolutivas no Triássico e Jurássico, sobrevivendo até o Cretáceo.

Os cinodontes não-mamalianos triássicos apresentavam características mais derivadas, partilhadas com os mamíferos atuais, como palato secundário ósseo, heterodontia (incluindo dentes incisivos, caninos e pós-caninos) e côndilos occipitais duplos no crânio. Além das várias linhagens mais basais, algumas altamente especializadas e bem-sucedidas (p. ex., os herbívoros gonfodontes), extintas ainda no Triássico, o grupo dos **Probainognathia** se destacou pelas formas diminutas, provavelmente insetívoras, que se assemelhavam bastante aos primeiros mamíferos. O registro fóssil brasileiro (Supersequência Santa Maria, no Rio Grande do Sul) dispõe de alguns dos mais importantes fósseis dessa transição triássica. Podemos citar como exemplos nacionais os diversos gonfodontes traversodontídeos, como *Exaeretodon riograndensis*, distantes da linhagem dos mamíferos (**Probainognathia**), mas com alto grau de convergência graças às pressões evolutivas de uma dieta herbívora; os probainognátios chiniquodontídeos *Chiniquodon* e *Aleodon*, grandes carnívoros e onívoros, talvez análogos aos ursos atuais; os probainognátios triteledontídeos *Riograndia* e *Irajatherium*, pequenos insetívoros com adaptações fossoriais; e os probainognátios brasilodontídeos *Brasilodon* e *Brasilitherium*, também pequenos insetívoros, que atualmente são considerados grupo-irmão do clado **Mammaliaformes**.

Antes do grupo coronal **Mammalia** surgir, os **Mammaliaformes** (p. ex., *Morganucodon*) já exibiam a maioria das características ‘mamalianas’ típicas, como pêlos no corpo, substituição dentária difiodonte (dentição de leite e permanente), dentes pós-caninos diferenciados em molares e pré-molares, e crescimento corporal determinado. Durante o final do Triássico, e todo Jurássico e Cretáceo, acredita-se que os mamaliaformes e os mamíferos tenham sofrido com a competição e predação dos dinossauros não-avianos e outros arcossauros, sendo impedidos de ocuparem alguns nichos ecológicos e relegados a tamanhos pequenos e hábitos noturnos. Em parte, isso é verdade, já que após a

extinção em massa do limite Cretáceo-Paleógeno, os mamíferos herdaram muitos dos nichos antes ocupados pelos grandes dinossauros. Por outro lado, sabe-se que os mamaliaformes já haviam irradiado em uma variedade de formas corporais no Jurássico (p.ex., escavadoras, semiaquáticas, arbóreas, planadoras), sendo substituídos pelos mamíferos basais na segunda metade do Cretáceo, em uma radiação evolutiva provavelmente em coevolução com as primeiras angiospermas. Deve-se notar também que o plano corporal do tipo “pequeno insetívoro” tem se mantido comum, e talvez até predominante, na linhagem *Cynodontia* desde o Triássico até os dias atuais.

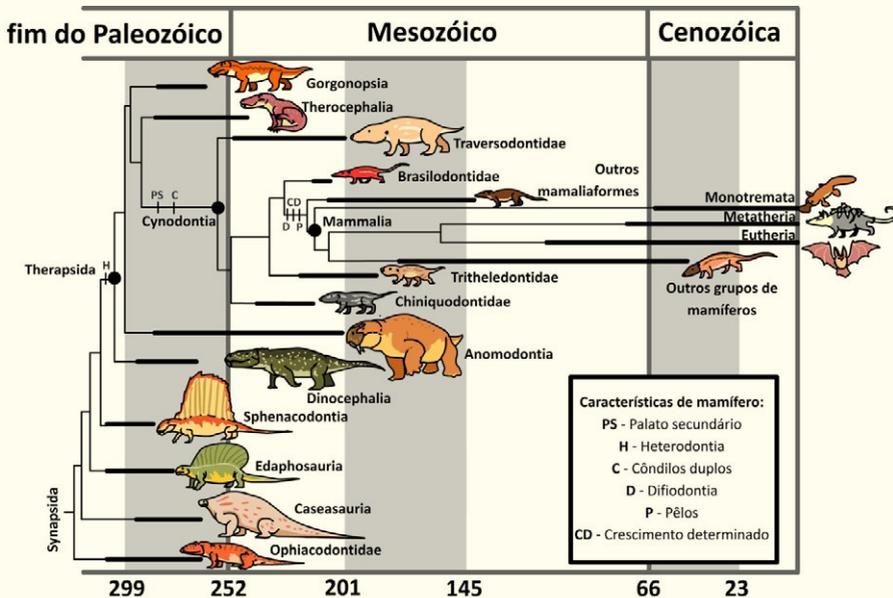


Figura 15. Filogenia simplificada dos sinápsidos ao longo do tempo geológico (em milhões de anos). As linhas grossas indicam as amplitudes temporais conhecidas dos grupos extintos e os grupos coronais dos recentes.

Existem hoje apenas três grandes linhagens de mamíferos: Monotremata, Marsupialia (=Metatheria) e Placentalia (=Eutheria), compondo o clado coronal Mammalia. Os **monotremados**, hoje limitados a cinco espécies na Austrália e Nova Guiné, o ornitorrinco (*Ornithorhynchus anatinus*) e as equidnas, mantêm caracteres basais, perdidos nas outras linhagens de Mammalia, como ausência de mamilos, oviparidade

e presença de interclavícula e coracoide na cintura escapular. Os **mar-supiais**, presentes na Austrália, Nova Guiné e Américas, incluem mais de 300 espécies, como os gambás, cuícas, cangurus, coalas, vombates e diabos-da-tasmânia, tendo como característica mais marcante a presença do marsúpio, uma bolsa ou prega de pele no ventre das fêmeas, onde os filhotes, muito imaturos, são abrigados e nutridos após o parto. Os **placentários**, grupo irmão de Marsupialia, são os mais diversos dos mamíferos atuais, com mais de cinco mil espécies descritas em todos os continentes e oceanos. Em geral, possuem tempos gestacionais maiores que os marsupiais (dando à luz neonatos maiores), não apresentam os ossos epipúbicos relatados nos outros mamíferos (e na maioria dos Mammaliaformes extintos).

Os placentários são representados pelos primatas, incluindo nós humanos, felídeos, morcegos e baleias, entre tantos outros grupos bem conhecidos. Apesar do nome, tanto os placentários quanto os marsupiais formam a placenta durante a gestação, sendo a placenta menos duradoura e menos complexa dos marsupiais provavelmente uma especialização, possibilitando o desenvolvimento rápido e simultâneo de mais de uma geração de filhotes (no útero, no marsúpio e fora do marsúpio).

Em setembro de 2020, foram reconhecidas 755 espécies de mamíferos com ocorrência confirmada no Brasil. Muitas destas são endêmicas, como o ouriço-preto (*Chaetomys subspinosus*), o morceguinho-do-Cerrado (*Lonchophylla dekeyseri*), a preguiça-de-coleira (*Bradypus torquatus*), a raposinha-do-campo (*Lycalopex vetulus*), o emblemático peixe-boi-da-Amazônia (*Trichechus inunguis*), o boto-araguaiano (*Inia araguaiaensis*), restrito à bacia do rio Araguaia, ou ainda o miquiqui-do-sul (*Brachyteles arachnoides*), o maior primata das Américas em tamanho corporal, endêmico da Mata Atlântica brasileira. Aliás, cerca de metade das espécies de primatas com ocorrência no Brasil são endêmicas.



Figura 16. Exemplo de mamífero. Baleia-jubarte (*Megaptera novaeangliae*). Fotografia de Alan Bolzan.

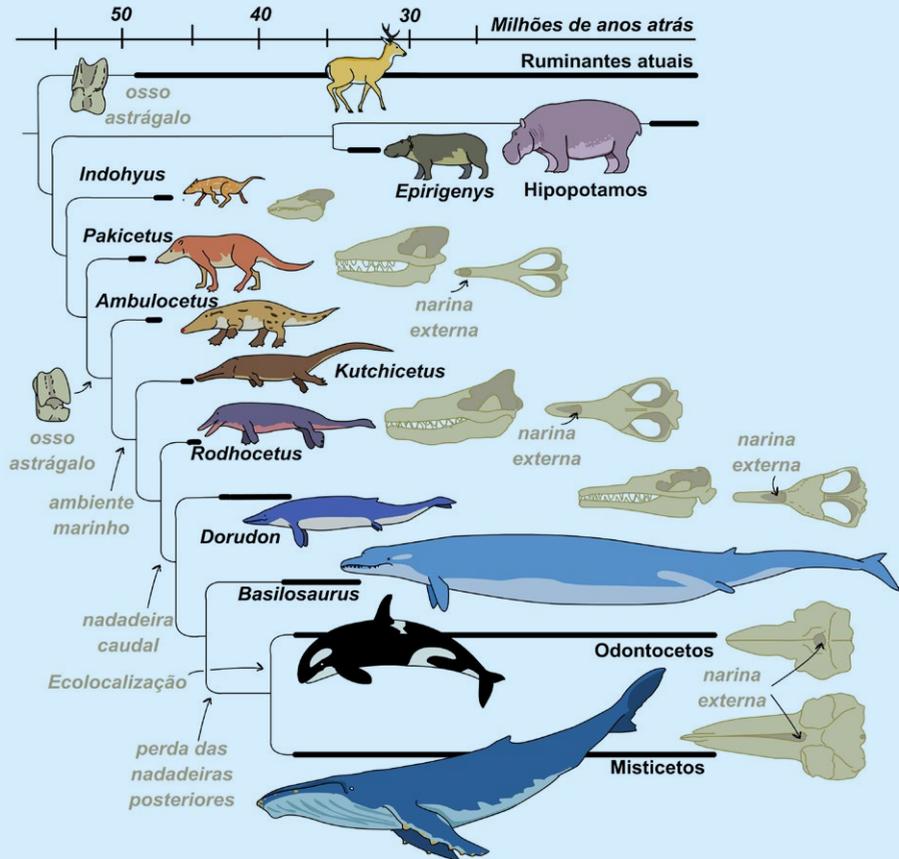
Evolução dos cetáceos

Como um dos mais icônicos grupos de mamíferos nos conta de que forma a evolução pode ser estudada

Os cetáceos são o grupo de mamíferos marinhos mais adaptados à vida aquática e são popularmente conhecidos como baleias, botos e golfinhos. Apesar de serem bastante diversos, existindo atualmente cerca de 89 espécies, e estarem amplamente distribuídos no ambiente marinho, ocupando águas que variam de rasas a profundas e de tropicais a polares, os cetáceos são um grupo monofilético cuja origem remonta ao Eoceno (50 Ma) nas águas rasas e tropicais do extinto mar de Tethys (veja imagem abaixo - adaptado de Zimmer, 2010).

A história evolutiva dos cetáceos é marcada por um longo e informativo registro fóssil obtido de muitas localidades. A partir do registro fóssil, observou-se que a evolução dos cetáceos foi marcada por três

grandes radiações e, além disso, através dos fósseis é possível estimar a idade mínima das formas atuais e as origens das estratégias ecológicas que caracterizam os diferentes grupos vivos.



A primeira radiação dos cetáceos ocorreu no início do Eoceno e foi realizada por cetáceos basais conhecidos como Archaeoceti. Os **arqueocetos** estão todos extintos, mas são divididos em cinco famílias que variam desde taxa pequenos, possivelmente anfíbios, com membros posteriores funcionais e apenas encontrados no mar de Tethys (p. ex., *Pakicetidae*), até taxa de grande porte, amplamente dispersos, obrigatoriamente marinhos com formas mais semelhantes aos grupos modernos, pertencentes à família *Basilosauridae*. A radiação dos cetáceos basais foi marcada por um rápido aumento na variação do design básico (disparidade), indicando assim particionamento ecológico e invasão do litoral ao “ecoespaço” nerítico, que nunca havia sido utilizado

por mamíferos carnívoros. Já no Eoceno tardio a disparidade e a diversidade dos arqueocetos diminuíram e os basilosaurídeos passaram a ocupar latitudes temperadas.

A segunda maior radiação dos cetáceos marca o surgimento do grupo **Neoceti** na transição entre o Eoceno e Oligoceno há cerca de 33 Ma. Neoceti é um grupo monofilético formado pelas duas superfamílias de cetáceos atuais: Odontoceti e Mysticeti, que provavelmente evoluíram dos arqueocetos basilosaurídeos. A evolução dos odontocetos e misticetos foi influenciada grandemente por eventos do Eoceno tardio e Oligoceno, como a reestruturação oceânica associada com a quebra da Gondwana, a abertura do Oceano Glacial Antártico, o desenvolvimento do gelo antártico e mudanças climáticas globais. A consequência desses fatores ambientais para a evolução destes animais foi uma radiação precoce e dramática, levando a uma alta diversidade de formas, relacionadas principalmente com o desenvolvimento de estruturas especializadas para a alimentação.

Os odontocetos mantiveram o tipo basal de alimentação, semelhante ao dos arqueocetos, que consiste na seleção e captura de presas individuais, evoluindo a ecolocalização. Em contraste, os misticetos evoluíram um método de filtração de um grande volume de água. Portanto, este segundo evento de radiação marca a invasão total dos cetáceos modernos ao oceano aberto, uma vez que estas formas inovadoras de alimentação proporcionaram a colonização de novos ambientes, como a alimentação por filtração dos misticetos, que tornou possível a ocupação das regiões polares, sendo os odontocetos capazes de capturar presas abaixo da zona fótica com auxílio da ecolocalização.

A terceira radiação dos cetáceos ocorreu no Mioceno tardio há cerca de 10-12 Ma, onde o grupo Delphinoidea (golfinhos e seus relativos) se diversificou e passou a compor o grupo com o maior número de espécies nos mares modernos. Esta última radiação revela uma rápida diversificação dos grupos modernos e concomitante declínio das formas basais. Porém, o registro fóssil sugere que há cerca de 30 Ma quatro grandes clados já estavam bem estabelecidos dentro de Odontoceti: Physterioidea, Platanistidae, Ziphiidae e Delphinida. Delphinida é uma superfamília que apresentava pouca diversificação, mas a partir

de 11 Ma de anos (durante este terceiro evento de radiação) sofreu um rápido processo de especiação e, atualmente, encontra-se composto por três famílias Delphinidae, Phocoenidae e Monodontidae.

Nenhum outro grupo atual apresenta uma amplitude de tamanho tão incrível quanto o dos mamíferos. Frequentemente corre o mito de que os mamíferos incluem principalmente animais de médio ou grande porte; porém, perguntamos: quanto pesa o menor mamífero do mundo? É mais pesado que o menor anfíbio ou a menor ave? Espantosamente os menores mamíferos e as menores aves apresentam sensivelmente a mesma massa corporal (cerca de duas gramas). Inclusive a grande maioria das espécies que fazem parte das duas ordens mais diversas de mamíferos – Rodentia (roedores) e Chiroptera (morcegos) – pesa menos de um quilograma. Obviamente, o imaginário da maioria das pessoas está preenchido pela megafauna de mamíferos da savana africana, mas é importante deixar claro que, no que se refere à dimensão, a característica mais interessante dos mamíferos é a sua ampla variação: mamíferos incluem muitos animais extremamente pequenos até o maior animal que já habitou o nosso planeta, a baleia-azul, que pode atingir 30 metros de comprimento e 150 toneladas de peso!

6.2 Sauropsida

Os Sauropsida são sem dúvida o grupo mais diverso de vertebrados terrestres, incluindo três linhagens principais: **Testudines** (tartarugas), **Lepidosauria** (lagartos e serpentes) e **Archosauria** (aves e crocodilianos). O termo saurópsida é preferido aqui neste capítulo, pois além de incluir estas formas atuais, inclui também uma série de formas fósseis mais proximamente relacionadas a elas do que aos mamíferos. Além disso, dissocia-se o uso do termo **Reptilia**. O termo répteis (de modo similar ao termo Amphibia) foi cunhado antes do advento do pensamento evolutivo, sendo posteriormente cooptado para representar um grau de diversidade de formas “primitivas” de amniotas. O reconhecimento das aves, não apenas como dinossauros sobreviventes,

mas também como intimamente relacionadas com os crocodilianos, faz com que o conceito original de Reptilia necessite ser revisado. Ainda assim, muitos cientistas e livros didáticos consideram que aves e mamíferos descendem de ancestrais reptilianos. Embora os primeiros amniotas pudessem ser parecidos com alguns répteis atuais, os grupos atuais de répteis não podem ser entendidos como ancestrais. Esta distinção é importante, especialmente quando utilizamos uma perspectiva filogenética.

Os saurópsidos divergiram de ancestrais amniotas há mais de 300 milhões de anos e apresentam um extenso registro fóssil. Um grupo extinto muito interessante é o dos pararrépteis que apresenta uma restrita história evolutiva (entre o Permiano e o Triássico), e inclui os primeiros amniotas (do grupo-coronal) a retornar para o ambiente aquático, o grupo dos **mesossauros**, que são encontrados no Brasil. Embora a relação das tartarugas seja ainda debatida, é reconhecido que os arcossauros e os lepidossauros formam um clado (Sauria).

Testudines. O clado formado pelas tartarugas é designado também pelos táxons Testudinata, Chelonia, ou Chelonii. As principais sinapomorfias incluem a presença de uma carapaça formada por ossos costais com costelas fundidas, ossos neurais com vértebras torácicas fundidas e ossos periféricos, um plastrão (estrutura óssea ventral) formado a partir da interclavícula, clavícula e três a cinco pares adicionais de ossos dérmicos suturados. A carapaça e o plastrão articulam-se na margem lateral, envolvendo a cintura escapular e a cintura pélvica – um padrão apenas encontrado neste grupo. A maxila, a pré-maxila e o dentário não possuem dentes, mas encontram-se cobertos por uma superfície óssea trituradora. O pós-frontal está ausente, resultando em amplo contato entre o pré-frontal e pós-orbital e entre o frontal e o pós-orbital. Os principais grupos de tartarugas já existiam no final do Triássico, há cerca de 210 milhões de anos. Assim, a origem das tartarugas deve ter ocorrido antes desse período, embora sua relação com os outros saurópsidos seja ainda muito debatida.

Lepidosauria. Os lepidossauros incluem todos os escamados (lagartos, serpentes e anfisbenas) e os esfenodontes (atualmente representados unicamente pelo tuatara, encontrado na Nova Zelândia –

ainda que fósseis sejam conhecidos no Brasil). Os escamados (Squamata) representam a maior diversidade atual do grupo, sendo particularmente diversos no Brasil (mais de 600 espécies). As serpentes representam um grupo monofilético, entretanto, os lagartos parecem formar um agrupamento parafiléticos. Neste sentido, o grupo das serpentes é mais aparentado a alguns lagartos do que estes são com outros lagartos. As anfisbenas recentemente foram também recuperadas como parafiléticas, utilizando dados moleculares e morfológicos. A perda dos membros neste grupo parece ter ocorrido de modo convergente em diversas linhagens, incluindo nas serpentes e nas ‘anfisbenas’.

Bioacústica: o fenômeno da vocalização

Muitos animais vocalizam, ou seja, emitem sons. Esses sons podem servir para comunicação entre indivíduos da mesma espécie ou entre espécies diferentes, para orientação no ambiente (‘ver’ através do som) e para detectar obstáculos e potenciais presas. A **bioacústica**, ciência multidisciplinar que combina biologia e acústica, investiga a produção, a dispersão e a recepção de sons pelos animais. Uma grande parte dos deuterostômios emite e detecta

sons, incluindo vários actinoptérgios, muitos anfíbios, crocodilianos e alguns lepidossauros, além da maioria das aves e dos mamíferos.

Nós, humanos, somos primatas, animais majoritariamente visuais, mas usamos a comunicação acústica no nosso dia-a-dia, afinal, conversamos o tempo todo, não é?

Várias atividades podem ser propostas em sala de aula para entender um pouco melhor como outros animais usam o som, dependendo da faixa etária dos estudantes envolvidos. Um jogo muito divertido para todas as faixas etárias é o jogo da ecolocalização! A ecolocalização, como a palavra já indica, é a localização através do eco. Vários animais,



Figura 17. Surucua-variado (*Trogon surrucura*) fêmea, prestes a vocalizar. Foto de Giuliano M. Brusco.

incluindo aves, morcegos, golfinhos, entre outros, emitem chamados para o ambiente e ouvem os ecos desses chamados que retornam dos objetos/obstáculos/alvos ao redor. No cérebro desses animais são criadas imagens e, assim, esses animais usam esses ecos para se orientarem, se localizarem e até identificarem esses objetos no espaço envolvente.

O jogo consiste em escolher um estudante para representar um morcego, pedindo-lhe que coloque uma venda e escute atentamente o ambiente ao seu redor. Sem espiar! Em seguida, um dos restantes colegas movimenta-se silenciosamente pela sala e bate palmas em diferentes locais. O 'aluno-morcego' consegue localizar corretamente de onde vem o som? Jogue no interior e no exterior e discuta as diferenças entre os locais. O que foi mais fácil? E por quê?

Para as faixas etárias mais elevadas, pode-se aproveitar sons de bibliotecas online (por exemplo, o site da Macaulay Library e da Fonoteca Neotropical Jacques Viellard do Museu de Zoologia da Unicamp), ou gravar sons no pátio e arredores da escola (qualquer microfone de celular hoje em dia é mais do que suficiente) e analisar o sonograma posteriormente em sala de aula, com o auxílio de programas gratuitos como Audacity ou Raven. Peça aos alunos que primeiro informem quantas espécies diferentes conseguem identificar nessa gravação só escutando e, depois, quantas conseguem identificar através das análises dos sonogramas. Será que algumas espécies são bem conhecidas dos alunos? Sabiás, pardais e alguns anuros em geral são reconhecidos pela maioria das pessoas.

A perda dos membros parece estar associada a mudanças no estilo de vida destes animais, em geral associados às adaptações à vida fóssores. Entretanto, existe certa discussão sobre a origem das serpentes, onde uma hipótese alternativa aponta que a perda dos membros parece estar vinculada a uma vida ancestralmente aquática. Por exemplo, fósseis indicam que esta linhagem é aparentada àquela dos mosassauros, um grupo marinho extinto muito diverso (e, por vezes, de grande porte) durante o final da Era Mesozoica. Atualmente, existem várias espécies marinhas, e se esta hipótese estiver correta, indicaria que al-

guns grupos atuais de serpentes terrestres descendem de formas anteriormente aquáticas. De qualquer forma, as serpentes representam o grupo de saurópsidos atuais mais modificados desde a origem do grupo, muito em parte a uma série de novidades evolutivas observadas no crânio.

Archosauria. Por mais incrível que possa parecer, as aves apresentam maior relação filogenética com os crocodilianos, formando o clado Archosauria. Além das características usuais, como as escamas, as aves apresentam como os crocodilos um coração tetracavitário e a presença de fenestras no crânio, porém bastante modificadas. Ambos os grupos se separaram há mais de 230 milhões de anos atrás, apresentando um crescente aumento de diversidade após a Extinção do Permo-Triássico. O registro fóssil bastante rico evidencia que o grupo foi muito diverso ao longo da Era Mesozoica e Cenozoica. As aves representam o único grupo sobrevivente de dinossauros, após a Extinção do Cretáceo-Paleógeno (K-Pg). É por isso que em geral falamos em ‘dinossauros não-avianos’ quando nos referimos a todos os dinossauros que foram extintos. A rica diversidade de dinossauros nos revela como, aos poucos, as características que reconhecemos nas aves foram surgindo, e como sua ascendência reptiliana é facilmente reconhecida. Os crocodilianos atuais apresentam uma série de adaptações à vida aquática, e também representam os últimos sobreviventes de uma linhagem bem mais diversa originalmente. Durante o Cretáceo, o Brasil foi detentor de uma diversidade incrível de formas aparentadas aos crocodilos, que apresentavam ecologias distintas, incluindo marinhos ou completamente terrestres (contendo também formas herbívoras). Após a extinção do K-Pg, algumas destas linhagens sobreviveram, incluindo formas marinhas e na América do Sul, formas terrestres carnívoras até meados do Mioceno (aproximadamente 5 milhões de anos atrás).

6.3 Lissamphibia

Os lissanfíbios compreendem o grupo dos sapos, pererecas, rãs, salamandras e o das cecílias (ou cobra-cegas). Atualmente, no Brasil ocorrem mais de 800 espécies de lissanfíbios, sendo o grupo Anura

(sapos, pererecas e rãs) o mais diverso. Entretanto, o Brasil apresenta uma grande diversidade de Gymnophiona (cecílias) e o grupo Caudata (salamandras) é representado apenas por uma espécie amazônica (*Bolitoglossa paraensis*). Preferimos o termo Lissamphibia ao invés do termo 'Amphibia' já que este último foi durante muito tempo utilizado para representar um grupo, ou seja, um grupo delimitado por um 'grau evolutivo de complexidade' que incluía os grupos atuais e também os primeiros tetrápodes. Entretanto, como vimos anteriormente, os lissanfíbios são descendentes dos primeiros tetrápodes e não os primeiros tetrápodes. Como indicado por Werth (2012), os lissanfíbios atuais estão '*perfeitamente felizes*' sendo lissanfíbios e não anseiam tornar-se mamíferos ou mesmo seres humanos. Eles, assim como os amniotas atuais, descendem dos primeiros tetrápodes e representam uma linhagem igualmente bem sucedida. Vale lembrar que em número de espécies os lissanfíbios atuais são mais diversos que os mamíferos atuais. Além disso, os tetrapodomorfos apresentavam nadadeiras anteriores com mais de cinco dígitos, enquanto todos os lissanfíbios com membros apresentam quatro dígitos nos membros anteriores – algo também observado no seu registro fóssil.

Embora não apresentem o ovo amniótico, isto não impediu que muitos dos lissanfíbios atuais apresentem novidades evolutivas que também auxiliam em uma reprodução mais independente da água. Por exemplo, a fecundação interna surgiu em vários grupos, tendo sido independentemente adquirido em cecílias, salamandras e no sapo-de-cauda (*Ascaphus*). Nas cecílias, diversas espécies são também vivíparas (muitas sem apresentar estágio larval), e em diversas espécies de anuros tropicais a deposição dos ovos não ocorre em corpos d'água e muitos carecem da fase larval. Além destes exemplos, características como o coração com circulação incompleta ou o desenvolvimento indireto podem ser entendidas como adaptações vantajosas e não como limitantes destes organismos. Isto não significa que não possamos utilizar alguns lissanfíbios atuais como modelos para entender como era a ecologia ou a morfologia dos primeiros tetrápodes, mas isto provavelmente não é representativo de todo o grupo. Por exemplo, por mais que salamandras atuais sejam fenotipicamente e ecologicamente simi-

lares aos primeiros tetrápodes, a salamandra brasileira é tão pequena que não apresenta pulmão e sua respiração ocorre apenas através da pele – outra adaptação encontrada no grupo. Além dela, as cecílias não apresentam membros locomotores e os anuros apresentam diversas novidades evolutivas próprias que possibilita a locomoção por saltos de forma única entre os vertebrados. Quando tomamos a diversidade atual dos anfíbios como uma etapa evolutiva, ou seja, quando reduzimos o grupo a um conjunto de características compartilhadas com todos os tetrápodes, fazemos com que o grupo perca sua identidade como um clado, bem como toda sua trajetória evolutiva.

7. O ensino da diversidade e da evolução dos deuterostômios

Como demonstrado neste capítulo, as relações de parentesco dos grupos de deuterostômios (e, especificamente, dos vertebrados) constituem informações importantes para a apropriada contextualização da evolução destes grupos, bem como para o entendimento de sua diversidade atual. Em geral, no ensino médio, a diversidade dos deuterostômios está restrita a dois grupos: os equinodermos e os cordados – ou seja, são considerados como grupo-irmãos nas filogenias utilizadas. Além disso, os livros didáticos e os professores abordam a diversidade dos equinodermos em um primeiro momento, seguida dos cordados. Porém, quais seriam as justificativas para este ordenamento? Em geral, muitos biólogos dariam os seguintes argumentos: (1) antiguidade; (2) ordem ou grau evolutivo; (3) simplicidade e complexidade; (4) sucesso evolutivo, como número de espécies e disparidade morfológica.

Como vimos ao longo deste capítulo, todos os grandes grupos de deuterostômios (tunicados, vertebrados, cefalocordados, equinodermos e hemicordados) apresentam um registro fóssil igualmente antigo e suas origens parecem ser igualmente antigas. A comparação entre o tempo de origem de um grupo é bastante complexa, já que em geral as categorias taxonômicas (por exemplo, classe ou filo) são pouco relevantes na perspectiva filogenética, sendo apenas os grupos-irmãos en-

tidades úteis para a comparação. Nesta perspectiva, equinodermados e cordados divergiram em um mesmo ponto no tempo, tendo ambos a mesma amplitude temporal. Desta forma, o argumento da antiguidade dos dois grupos parece não ser útil para justificar os equinodermados serem apresentados antes dos cordados.

A ideia de que grupos não-vertebrados representem um estágio ‘primitivo’ ou uma etapa ‘anterior’ em relação aos vertebrados é bastante antiga, anterior ao próprio pensamento evolutivo. Da perspectiva dos seres humanos, por vários motivos, é fácil cair na armadilha de que o ‘diferente’ é ‘inferior’. Durante a Síntese Evolutiva, assumiu-se que as classificações taxonômicas representavam não apenas as relações de parentesco, mas também os graus distintos de divergência evolutiva. Ou seja, para muitos autores, alguns grupos apresentavam novidades evolutivas que os destacavam em grau de outros grupos, como, por exemplo, os vertebrados dos outros animais – ou os mamíferos e as aves de outros vertebrados. Embora o surgimento de novos planos corporais seja um dos campos de pesquisas mais importantes da biologia evolutiva atual, reconhecemos hoje que este fenômeno não é exclusivo destes grupos.

Muitos livros didáticos, por exemplo, ainda apresentam resquícios destas representações “gradistas”: como a tendência de um aumento constante da complexidade nos cordados, culminando no cérebro altamente especializado dos humanos, onde os cefalocordados seriam precursores dos vertebrados e os tunicados considerados como mais “primitivos”, por serem organismos mais simples. Entretanto, a própria monofilia do clado Olfactores (que une os tunicados aos vertebrados) invalida esta ideia, indicando que a simplicidade dos tunicados é um evento secundá-

Considerada uma das maiores novidades evolutivas dos vertebrados, a crista neural, pode ser traçada até a origem da linhagem dos cordados, uma vez que células homólogas da crista neural podem ser identificadas tanto em cefalocordados quanto em tunicados. Porém, a evidência de migração das células da crista neural só foi identificada em tunicados. À luz da teoria dos Olfactores, estas células migratórias podem ter apenas evoluído no último ancestral comum dos tunicados e vertebrados, após a divergência dos cefalocordados, com essas células precursoras dando origem à crista neural da linhagem dos vertebrados.

rio na história dos deuterostômios. O aumento da complexidade não é uma regra dentro da divergência das formas animais, visto que existem diversos exemplos em que a simplificação parece ser bastante recorrente, como a perda dos membros locomotores em serpentes, cecílias, anfisbenas e cetáceos, a redução no número de ossos no crânio em todos os grupos de Tetrapoda e a perda dos ossos da mandíbula nos sinápsidos (mamíferos). Neste sentido, nem o argumento da “ordem evolutiva” nem o argumento do “aumento de complexidade” parecem justificar o ensino dos cordados depois dos equinodermos.

O termo sucesso evolutivo é bastante amplo e, muitas vezes, utilizado para denotar a longevidade de um grupo, número de espécies e disparidade morfológica (quão diversificados são os fenótipos dentro de um grupo). É fato que os cordados são mais diversos que os equinodermos e, desta forma, poderíamos justificar o seu ensino como prioritário. Entretanto, vale lembrar que o número de espécies atuais é decorrente não apenas das taxas de especiação (moduladas pelo surgimento de novidades e irradiações evolutivas), mas também pela dinâmica das taxas de extinção. Ou seja, não há nada de determinístico no fato de os vertebrados serem o grupo mais diverso de deuterostômios atuais. Vale lembrar que se esse fosse o motivo pelo qual a “ordem evolutiva” é adotada, em livros didáticos o ensino dos deuterostômios deveria culminar com o grupo dos actinoptérgios, que são mais diversos (figura 12). Se aceitarmos a disparidade morfológica como sucesso evolutivo, também se torna difícil justificar os tunicados e os equinodermos não serem considerados como igualmente díspares, uma vez que apresentam uma diversidade morfológica bastante acentuada.

Como vimos anteriormente, esta mesma discussão se aplica também ao ensino dos grupos atuais de vertebrados – especialmente em relação ao grupo dos ‘peixes’, ‘anfíbios’ e ‘répteis’ (ver figura 12). Alunos e o público em geral já possuem uma compreensão sobre a evolução destes grupos, em geral uma visão progressista. Contestar, confrontar e contextualizar estas ideias prévias é uma das melhores ferramentas para o melhor rendimento do pensamento crítico e científico dos alunos quanto ao ensino evolutivo da biodiversidade. Ressaltar que os grupos atuais não representam etapas evolutivas, mas sim jornadas

evolutivas independentes, minimiza o efeito teleológico e progressista usualmente atrelado ao ensino da biologia. Como já demonstrado, é possível utilizar certas espécies atuais como modelos para se entender o passado, como, por exemplo, certos peixes-pulmonados ou salamandras, na compreensão do surgimento dos tetrápodes; mas quando isto for feito, devemos ressaltar que, como todo modelo, existem certos limites. Embora a estratégia do organismo-modelo seja útil nos casos mencionados, ela não faz sentido em muitos outros casos, como nos equinodermos (que de nada se parecem com o ancestral dos cordados). Desaconselhamos também reduzir certos grupos a determinadas características plesiomórficas, como, por exemplo, o ensino do ovo amniótico atrelado apenas à aula sobre os répteis (quando na realidade, o ovo amniótico é uma sinapomorfia de todos os amniotas), ou o ensino dos actinoptérígios como uma etapa ao surgimento dos sarcopterígios.

Neste sentido, não existe nenhum respaldo evolutivo intuitivo para que equinodermos sejam sempre ensinados antes dos cordados em sala de aula, quando iniciamos o estudo dos deuterostômios. Grupos atuais não-vertebrados de deuterostômios (ou de qualquer outro grupo) não devem ser considerados como “primitivos” ou “inferiores”, mas sim como derivados tanto morfológicamente quanto geneticamente, com estilos de vida e modos de desenvolvimento altamente especializados. Explorar as distintas adaptações e ecologias destes grupos torna mais interessante suas jornadas evolutivas independentes, desmistificando a concepção de que a diversidade atual é o resultado *final* da evolução. Vale destacar que não está incorreto que os cordados sejam ensinados por último, mas está claro que a ‘ordem’ dos grupos animais como geralmente ensinada pode acabar difundindo uma visão progressista da evolução animal, onde os grupos são entendidos como etapas, muitas vezes ‘culminando’ no surgimento dos seres humanos.

Soluções para evitar este tipo de tendenciamento são bastante discutidas, uma delas é contextualizar as relações filogenéticas dos grupos antes destes serem abordados isoladamente. Os nós das filogenias e as características que fundamentam as relações de parentesco (as sinapomorfias) devem ser destacados antes dos grupos terminais. Como sugestão, a aula de deuterostômios pode começar com a origem do gru-

po, destacando as divisões das linhagens no tempo, cabendo aos alunos escolher qual ramo evolutivo seguir e entender quais, dentre os grupos atuais, são seus descendentes. Frente ao desconhecimento de diversos grupos em território brasileiro, indicamos esta utilização em sala de aula (veja quadro “Jogo da Diversidade”), ampliando o conhecimento dos alunos acerca da diversidade presente no seu cotidiano e melhor posicionando os vertebrados, bem como a si mesmos, na árvore da vida.

Jogo da diversidade

Uma forma de estimular o interesse dos alunos pela diversidade dos diferentes grupos de Deuterostomia é desafiá-los a estimarem o número de espécies viventes descritas em diferentes grupos do superfilo. A atividade pode ser realizada individualmente ou em grupo, permitindo aos discentes um período para debate e procura de consenso para a estimativa a apresentar. A abordagem também pode ser biogeográfica. Pode-se solicitar estimativas para diferentes regiões: América do Sul, Brasil e estado brasileiro em particular onde os alunos se encontram. Ao final do período de debate dentro de cada um dos grupos de trabalho, um porta-voz apresenta a estimativa a que seu grupo chegou. Em geral, mesmo para grupos animais amplamente conhecidos, tais como aves e mamíferos, a variação entre estimativas é grande, causando espanto, expectativa pelo valor ‘real’ e muita diversão. O docente deve ir redigindo os valores apresentados pelos diferentes grupos no quadro e só no final apresentar as estimativas oficiais de diversidade do grupo ou dos grupos de animais em jogo.

A atividade propicia a reflexão acerca do nosso conhecimento ou desconhecimento sobre um grupo particular de animais e pode ser base para outras atividades dos discentes sobre os grupos ou regiões menos conhecidas ao longo do semestre.

Sugestão de leitura

AMORIM, D. de S. Paradigmas pré-evolucionistas, espécies ancestrais e o ensino de zoologia e botânica. **Ciência & Ambiente**, v. 36, p. 125-150, 2008.

*Uma perspectiva cladística e como podemos reforçar certas visões não-darwinianas enquanto damos aulas sobre grupos atuais de organismos.

POUGH, F. H.; HEISER, J. B.; MCFARLAND, W. N. **A vida dos vertebrados**. São Paulo: Atheneu, 2003.

*Apanhado sobre a diversidade, evolução e ecologia dos grupos atuais de vertebrados.

SOARES, M. B. **A Paleontologia na Sala de Aula**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2015, 714p.

*Diversos capítulos discutem abordagens cladísticas e também destacam as riquezas fossilíferas brasileiras, outros incluem atividades que podem ser utilizadas no estudo dos deuterostômios.

Remédios do mar. Revista Fapesp: <https://revistapesquisa.fapesp.br/remedios-do-mar-2/>.

*Uma maneira de abordar os 'desconhecidos' grupos de deuterostômios é através de reportagens como esta, onde o potencial ignorado destes organismos passa a ser chave para os avanços da ciência e da medicina.

Sites e programas para a atividade de acústica:

Macaulay Library (<https://www.macaulaylibrary.org>).

Audacity Team (<https://www.audacityteam.org>).

Raven Sound Software (ravensoundsoftware.com).

Fonoteca Neotropical Jacques Vielliard do Museu de Zoologia da Unicamp (<https://www2.ib.unicamp.br/fnjv/>).

Referências bibliográficas

ABREU-JR, E.F. et al. 2020. **Lista de Mamíferos do Brasil**. Comitê de Taxonomia da Sociedade Brasileira de Mastozoologia (CT-SBMz). Disponível em: <https://www.sbmz.org/mamiferos-do-brasil/>.

- ANDREEV, P. S. et al. Upper Ordovician chondrichthyan-like scales from North America. **Palaeontology**, v. 58, n. 4, p. 691-704, 2015.
- ANGIELCZYK, K. D. Dimetrodon is not a dinosaur: using tree thinking to understand the ancient relatives of mammals and their evolution. **Evolution: Education and Outreach**, v. 2, n. 2, p. 257-271, 2009.
- BARNES, L. G. The Fossil Record and Evolutionary Relationships of the Genus *Tursiops*. In: LEATHERWOOD, S.; REEVES, R. (Ed.) **The Bottlenose dolphin**. San Diego: Academic Press, 1990, p. 3 -26.
- DE BARROS LIMA, E. J.; FERNANDES, M. L. B. Diversidade de equinodermos (Echinodermata) no Estado de Pernambuco (Brasil). **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 11, n. 1, 2009.
- BAURAIN, D.; BRINKMANN, H.; PHILIPPE, H.. Lack of resolution in the animal phylogeny: closely spaced cladogeneses or undetected systematic errors? **Molecular biology and evolution**, v. 24, n. 1, p. 6-9, 2007.
- BENSON, R. B. J. Interrelationships of basal synapsids: cranial and postcranial morphological partitions suggest different topologies. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 10, n. 4, p. 601-624, 2012.
- BENTON, M. J. **Paleontologia dos Vertebrados**. Atheneu: 2008, 464 p.
- _____. Exploring macroevolution using modern and fossil data. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 282, n. 1810, 2015.
- BLAIR, J. E.; HEDGES, S. B. Molecular phylogeny and divergence times of deuterostome animals. **Molecular biology and evolution**, v. 22, n. 11, p. 2275-2284, 2005.
- BRUSCA, R.; MOORE, W.; SHUSTER, S. 2016. Phylum Chordata: Cephalochordata and Urochordata. In: **Invertebrates**. 3ª edição. Sunderland: Sinauer Associates, p. 1021-1046, 2016.
- BOULLART, S. et al. Deuterostome phylogeny reveals monophyletic chordates and the new phylum Xenoturbellida. **Nature**, v. 444, p. 85-88, 2006.
- BOULLART, S. et al. The mitochondrial genome structure of *Xenoturbella bocki* (phylum Xenoturbellida) is ancestral within deuterostomes. **BMC Evolutionary Biology**, v. 9, p. 107, 2009.
- BUENO, M. L. et al. Guia ilustrado dos Echinodermata da porção Sul do embaiamento Sul Brasileiro. **Pesquisa e Ensino em Ciências Exatas e da Natureza**, v. 2, n. 2, 2018.

- BURROW, C. J. et al. The diplacanthid fishes (Acanthodii, Diplacanthiformes, Diplacanthidae) from the Middle Devonian of Scotland. **Palaeontologia Electronica**, v. 19, n. 1, p. 1-83, 2016.
- CAMERON, C.; GAREY, J.; SWALLA, B. Evolution of the chordate body plan: new insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 9, p. 4469-4474, 2000.
- CAMERON, C. Treatise Online no. 109: Part V, Second Revision, Chapter 2: Class Enteropneusta: Introduction, Morphology, Life Habitats, Systematic Descriptions, and Future Research. **Treatise Online**, 2018.
- CANNON, J. T.; VELLUTINI, B. C.; SMITH, J.; RONQUIST, F.; JONDELIUS, U.; HEJNOL, A. Xenacoelomorpha is the sister group to Nephrozoa. **Nature**, v. 530, p. 89, 2016.
- CHIAPPE, L. M. Downsized dinosaurs: the evolutionary transition to modern birds. **Evolution: Education and Outreach**, v. 2, n. 2, p. 248-256, 2009.
- DEIBEL, D; LOWEN, B. A review of the life cycles and life-history adaptations of pelagic tunicates to environmental conditions. **ICES Journal of Marine Science**, v. 69, n. 3, p. 358-369, 2012.
- DELSUC, F. et al. Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates. **Nature**, v. 439, n. 7079, p. 965-968, 2006.
- DELSUC, F. et al. A phylogenomic framework and timescale for comparative studies of tunicates. **BMC Biology**, v. 16, n. 1, p. 1-14, 2018.
- DILKES, D. W.; REISZ, R. R. First record of a basal synapsid ('mammal-like reptile') in Gondwana. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 263, n. 1374, p. 1165-1170, 1996.
- ERWIN, D. H. et al. The Cambrian conundrum: early divergence and later ecological success in the early history of animals. **Science**, v. 334, n. 6059, p. 1091-1097, 2011.
- ETTENSÖHN, C. A. et al. Alx1, a member of the Cart1/Alx3/Alx4 subfamily of Paired-class homeodomain proteins, is an essential component of the gene network controlling skeletogenic fate specification in the sea urchin embryo. **Development**, v. 130, n. 13, p. 2917-2928, 2003.
- FORDYCE, R. E. Cetaceans Evolution and Eocene-Oligocene Oceans Revisited. In: PROTHERO, D. R.; IVANY, L.; NESBITT, E. (Ed.) **From greenhouse**

- to icehouse: the marine Eocene-Oligocene transition.** New York: Columbia University Press, 2003, p. 154-170.
- FORDYCE, R. E.; MUIZON, C. Evolutionary history of cetaceans: a review. In: MAZIN, J. M.; BUFFRÉNIL, V. D. (Ed.) **Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water: Proceedings of the international meeting.** München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2001, p. 169-233.
- GANS, C. Study of lancelets: the first 200 years. **Israel Journal of Zoology**, v. 42, p. S3 -S11, 1996.
- GANS, C.; NORTH CUTT, R. G. Neural crest and the origin of vertebrates: a new head. **Science**, v. 220, n. 4594, p. 268-273, 1983.
- GONZALES, P.; CAMERON, C. Ultrastructure of the coenecium of *Cephalodiscus* (Hemichordata: Pterobranchia). **Canadian Journal of Zoology**, v. 90, p. 1261-1269, 2012.
- GROSSNICKLE, D. M., SMITH, S. M., & WILSON, G. P. Untangling the multiple ecological radiations of early mammals. **Trends in ecology & evolution**, v. 34, n. 10, p. 936-949, 2019.
- HANKEN, J.; HALL, B. K. (Ed.). **The skull, volume 1: development.** University of Chicago Press, 1993.
- HOLLAND, P. Molecular biology of lancelets: insights into development and evolution. **Israel Journal of Zoology**, v. 42, p. S247-S272, 1996.
- HOLLAND, L. Z.; HOLLAND, N. D. Amphioxus and the evolutionary origin of the vertebrate neural crest and the midbrain/hindbrain boundary. **Systematics association special volume**, v. 61, p. 15-32, 2001.
- HUGHES, L. C. et al. Comprehensive phylogeny of ray-finned fishes (Actinopterygii) based on transcriptomic and genomic data. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 115, n. 24, p. 6249-6254, 2018.
- KEMP, T. S. **The origin and evolution of mammals.** Oxford University Press on Demand, 2005.
- KERMACK, D. M.; KERMACK, K. A. The first mammals. In: **The Evolution of Mammalian Characters.** Springer, Boston, MA, 1984, p. 48-65.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z.; LANCASTER, T. E. A new reconstruction of multituberculate endocranial casts and encephalization quotient of *Kryptobaatar*. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 49, n. 2, 2004.

- KON, T. et al. Phylogenetic position of a whale-fall lancelet (Cephalochordata) inferred from whole mitochondrial genome sequences. **BMC Evolutionary Biology**, v. 7, p. 127, 2007.
- KURATANI, S.; OTA, K. G. Primitive versus derived traits in the developmental program of the vertebrate head: views from cyclostome developmental studies. **Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution**, v. 310, n. 4, p. 294-314, 2008.
- KUTSCHERA, U.; ELLIOTT, J. M. Do mudskippers and lungfishes elucidate the early evolution of four-limbed vertebrates? **Evolution: Education and Outreach**, v. 6, n. 1, p. 8, 2013.
- LUO, Z.X. Transformation and diversification in early mammal evolution. **Nature**, v. 450, n. 7172, p. 1011-1019, 2007.
- MALETZ, J. Graptolites: fossil and living. **Geology Today**, v. 33, n. 6, p. 233-240, 2017.
- MALETZ, J. The classification of the Pterobranchia (Cephalodiscida and Graptolithina). **Bulletin of Geosciences**, v. 89, n. 3, 2014.
- MARTÍN-DURÁN, J. M. et al. Deuterostomic development in the protostome *Priapulius caudatus*. **Current Biology**, v. 22, n. 22, p. 2161-2166, 2012.
- MARTINELLI, A. G. et al. The African cynodont Aleodon (Cynodontia, Probainognathia) in the Triassic of southern Brazil and its biostratigraphic significance. **PLoS One**, v. 12, n. 6, p. e0177948, 2017.
- NOHARA, M.; NISHIDA, M.; NISHIKAWA, T. New complete mitochondrial DNA sequence of the lancelet *Branchiostoma lanceolatum* (Cephalochordata) and the identity of this species' sequences. **Zoological science**, v. 22, n. 6, p. 671-674, 2005.
- NOSENKO, T. et al. Deep metazoan phylogeny: when different genes tell different stories. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 67, n. 1, p. 223-233, 2013.
- LEWINSOHN, T.M.; PRADO, P.I. Quantas espécies há no Brasil? **Megadiversidade**, v.1, n.1, p. 36-42, 2005.
- PETERSON, K.J.; EERNISSE, D.J. The phylogeny, evolutionary developmental biology, and paleobiology of the Deuterostomia: 25 years of new techniques, new discoveries, and new ideas. **Organisms Diversity & Evolution**, v. 16, n. 2, p. 401-418, 2016.

- PHILIPPE, H. et al. Acoelomorph flatworms are deuterostomes related to Xenoturbella. **Nature**, v. 470, p. 255-258, 2011.
- POUGH, F. H.; HEISER, J. B.; MCFARLAND, W. N. **A vida dos vertebrados**. São Paulo: Atheneu, 2003.
- ROKAS, A.; KRÜGER, D.; CARROLL, S. Animal evolution and the molecular signature of radiations compressed in time. **Science**, v. 310, p. 1933-1938, 2005.
- RÖTTINGER, E.; LOWE, C. Evolutionary crossroads in developmental biology: hemichordates. **Development**, v. 139, p. 2463-2475, 2012.
- SIMÕES, T. R. et al. Megaevolutionary dynamics and the timing of evolutionary innovation in reptiles. **Nature communications**, v. 11, n. 1, p. 1-14, 2020.
- STEEMAN, M. E., et al. Radiation of Extant Cetaceans Driven by Restructuring of the Oceans. **Systematic Biology**, v. 58, p. 573-585, 2009.
- SODERGREN, E. et al. The genome of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. **Science**, v. 314, n. 5801, p. 941-952, 2006.
- SWALLA, B. J.; SMITH, A. B. Deciphering deuterostome phylogeny: molecular, morphological and palaeontological perspectives. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 363, n. 1496, p. 1557-1568, 2008.
- VITT, L. J.; CALDWELL, J. P. **Herpetology an Introductory Biology of Amphibians and Reptiles**. Third Edition. Elsevier. 2009.
- ZHU, M. et al. A Silurian placoderm with osteichthyan-like marginal jaw bones. **Nature**, v. 502, n. 7470, p. 188-193, 2013.
- ZIMMER, C. **The tangled bank: an introduction to evolution**. Roberts and Company Publishers, 2010.
- WERTH, A. Avoiding the pitfall of progress and associated perils of evolutionary education. **Evolution: Education and Outreach**, v. 5, n. 2, p. 249-265, 2012.

6

OS PROTOSTOMADOS NO CONTEXTO DA CIÊNCIA E DA DOCÊNCIA

Erikcsen Augusto Raimundi
Kim Ribeiro Barão
Piter Kehoma Boll

Introdução

A compreensão que hoje temos sobre a diversidade biológica animal – a história evolutiva e as relações estabelecidas entre as espécies e com o ambiente – está atrelada a séculos de estudos nas mais variadas áreas, principalmente biológicas, mas não estritamente a elas. Estes estudos têm permitido, mais detalhadamente, conhecer novos táxons, propor hipóteses de relacionamentos filogenéticos, compreender a origem e a evolução destes grupos, reconhecer elementos genéticos e ecológicos que definem determinados comportamentos e características morfológicas, dentre outras tantas contribuições.

Uma das abordagens utilizadas para melhor compreender a evolução e a biodiversidade do grupo Metazoa surge a partir da sistemática, na qual é possível discutir tecnicamente o método de análise filogenética, assim como o seu produto, os cladogramas, que indicam as relações e as histórias evolutivas entre grupos de animais e espécies, além de permitir a extrapolação destas informações para compreender elementos da geografia, ecologia, etc., destes mesmos agrupamentos.



Metazoa (também chamado de Animalia) está organizado principalmente em dois grandes subgrupos: **Protostomia** e **Deuterostomia**, este último discutido no capítulo anterior. No entanto, os Filos Porifera, Ctenophora, Cnidaria e Placozoa, que fazem parte de Metazoa, *não pertencem a Protostomia, tampouco a Deuterostomia*. Eles compartilham entre si, por exemplo, assimetria ou simetria radial, nenhum ou dois folhetos embrionários (com a possibilidade de Ctenophora apresentar três), diferindo, assim, da simetria bilateral e dos três folhetos embrionários compartilhados por Protostomia e Deuterostomia.

Os Protostomados, objeto de estudo deste capítulo, correspondem a um agrupamento monofilético cujos primeiros representantes teriam surgido há aproximadamente **540 milhões de anos**, durante o Cambriano. A história evolutiva de Protostomia é complexa e o grupo tem sido, ao longo de séculos, tanto parte elementar para a compreensão da origem dos metazoários, quanto base explicativa da diversidade dos filos extintos e existentes.

A partir do *Global Biodiversity Information Facility*, site criado em cooperação entre pesquisadores e órgãos governamentais ao redor do mundo, cujo principal objetivo é o de concentrar e divulgar o maior número de informações sobre a biodiversidade mundial, é possível reconhecer cerca de **1.600.000 espécies atuais de protostomados**, agrupadas em 24 filos (GBIF, 2020; tabela 1). Do total de espécies atuais, **83% (cerca de 1,3 mi.) correspondem ao Filo Arthropoda** enquanto os outros 17% (pouco menos de 270 mil espécies) estão distribuídos nos demais filos (figura 1). O filo menos especioso é o microparasita de cerca de 240 µm e extremófilo Micrognathozoa, representado apenas por *Limnognathia maerski*.

Tabela 1. Número aproximado de espécies atuais e fósseis e os 24 Filos não extintos de Protostomia. Nota-se que os números são aproximados porque, para as espécies atuais, a inclusão de dados no site www.gbif.org (2020) é constante e, para as fósseis, a informação compilada mais recente é de Zhang (2013).

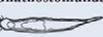
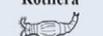
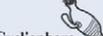
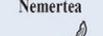
Filo	Número de espécies		Filo	Número de espécies	
	Viventes	Fósseis		Viventes	Fósseis
Arthropoda	1.325,303	45.769	Kinorhyncha	308	0

Continua...

Filo	Número de espécies		Filo	Número de espécies	
	Viventes	Fósseis		Viventes	Fósseis
Mollusca	166.546	33.084	Chaetognatha	235	16
Platyhelminthes	26.989	1	Onychophora	222	4
Annelida	24.644	38	Entoprocta	212	1
Nematoda	18.971	10	Dicyemida	146	0
Brachiopoda	16.244	6.998	Gnathostomulida	103	0
Bryozoa	13.903	5.466	Loricifera	32	0
Rotifera	2.235	0	Priapulida	26	1
Nemertea	1.506	0	Orthonectida	26	0
Tardigrada	1.336	168	Phoronida	26	0
Gastrotricha	905	0	Cycliophora	2	0
Nematomorpha	421	15	Micrognatozoa	1	0

Quanto aos protostomados fósseis, cerca de 100 mil espécies são descritas, e Arthropoda e Mollusca são os filos mais representativos (45.769 e 33.084 espécies, respectivamente), compondo, juntos, 86% desse total (figura 1). Ainda, pelo menos três filos protostomados são extintos: Petalonamae, Proarticulata e Lobopodia, além da existência de dezenas de outros grupos fósseis de posição incerta, que não estão classificados em nenhuma categoria taxonômica.

Considerando a classificação mais recente, são 24 os filos atuais e ao menos três fósseis. Ilustrações de Giribert e Edgecombe (2020).

SPIRALIA	
	Orthoectida Pequenos parasitas de invertebrados marinhos. Mede cerca de 1 mm. Reprodução assexuada é a mais frequente. Não sofrem divisão celular. Corpo formado por conjunto sincicial de núcleos, circundados por cílios.
	Dicyemida =Rhombozoa. Endoparásita ou endosimbionte vivendo especificamente em sacos renais de cefalópodes. Mede até 7 mm e possui número determinado de células somáticas que varia entre 15 e 41.
	Chaetognatha Verme-seta. Filo exclusivamente marinho. Musculatura circular ausente e complexo aparelho bucal formado por maxilas com espinhos (daí o nome), sendo predadores vorazes. Já foi classificado com Deuterostomia.
	Gnathostomulida Vermes da meiofauna exclusivamente marinhos, antigamente alocados em Annelida (Polychaeta). Grupo completamente ciliado, sem sistema circulatório ou de trocas gasosas. Hermafrodita.
	Micrognathozoa Filo marinho de tamanho pequeno (cerca de 150µm). Um dos mais recentes descritos. Machos, desconhecidos. Provável reprodução paternogâmica. Corpo com partes rígidas resistentes ao interstício arenoso.
	Rotifera Filo com grupos livres ou coloniais, e alguns parasitas obrigatórios. Medem de 1 a 2 cm. Epitélio sincicial com vários núcleos. Presença de duas coroas de cílios e um pé com glândula pedal. Sofrem criptobiose.
	Gastrotricha Cosmopolita (ambiente terrestre, marinho e limnico). Cerca de 1 mm. Cílios restritos a região ventral. Cutícula forma espinhos. Sem sistema circulatório e de trocas gasosas. Hermafroditas precedidos por partenogênese.
	Platyhelminthes Vermes achatados. Vida livre ou parasitária. Medem de 1 mm a 1 m. Presença de células totipotentes, permitindo regeneração. Hermafrodita com complexo sistema de reprodução. Ex.: planária, <i>Taenia</i> , <i>Schistosoma</i> .
	Cyclophora Filo com menor tamanho dentre os Metazoa de vida livre (30 a 40 µm). Simbionte de lagostas (aparelho bucal). Monogâmico (um gênero descrito). Complexo ciclo reprodutivo. Sistema circulatório e respiratório ausentes.
	Mollusca Grupo megadiverso. Corpo mole, com ou sem concha (externa ou interna). Cosmopolita e de hábitos de vida variados. Aparelho bucal com odontóforo ou rádula. Ex.: lesma, caramujo, ostra, polvo, lula.
	Annelida Vermes segmentados (ou os verdadeiros). Grupo megadiverso morfológico e ecologicamente. Maioria marinha com alguns táxons terrestres ou limnico. Presença de apêndices e/ou cerdas. Ex.: minhoca, sangue-suga, poliqueta.
	Nemertea Corpo vermiforme não-segmentado. Predador marinho, marinho ou limnico. Epiderme ciliada, com um longa proboscide eversível. Tamanho médio de 20 cm, podendo atingir 30 m ou mais.
	Bryozoa Animal 'musgo'. Sésstil, maior parte de hábito colonial, maioria marinho. Indivíduo com cerca de 0,5 mm. Esqueleto geralmente mineralizado (calcita ou quitina). Presença de lofóforo. Sem sistema circulatório ou de respiração.
	Entoprocta Pequeno animal (0,5 a 5 mm), sésstil, solitário ou colonial. Coroa de tentáculos ao redor do aparelho bucal. Ânus adjacente à boca. Maioria hermafrodita. Pedúnculo do corpo forma um cálice para acomodar os órgãos internos.
	Brachiopoda Tamanho pequeno (cerca de 2,5 cm). Corpo envolvido por um par de conchas. Geralmente sésstil, sustentado por um pedicelo flácido. Exclusivo de ambiente marinho. Preferência por águas frias. Lofóforo geralmente circular.
	Phoronida Exclusivamente marinho, bentônico, medindo entre 1,5 e 45 cm. Secrete quitina no tubo em que habita. Corpo com um lofóforo circular anterior e um tronco de sustentação. Antigamente classificado em Deuterostomia.
ECDYSOZOA	
	Loricifera Exclusivamente marinho, de vida livre em meio ao interstício arenoso, medindo entre 85-800 µm. Corpo com lórica (exoesqueleto protetor do tórax e do abdome). Cabeça eversível. Ciclo de vida complexo.
	Kinorhyncha Exclusivamente marinho, de vida livre em meio ao interstício arenoso, medindo entre 0,12-1,2 mm. Também encontrado em regiões abissais (7.800 m de profundidade). Cutícula quitinosa.
	Priapulida "Verme péris". Exclusivamente marinho, de tamanho variado (2 mm a 20 cm). Cutícula anelar ao redor do corpo, inclusive com um dente cuticular na faringe. Sistema circulatório ausente.
	Nematoda Verme arredondado. Ubíquo, diverso e abundante, medindo de 82 µm a 8 m. Parasita ou de vida livre. Sistema sensorial exclusivo (anfídeo e fasmídeo). Sistema circulatório e de trocas gasosas ausentes.
	Nematomorpha Verme de "crista de cavalo" devido ao seu tamanho (pode chegar a 1 m), similar a Nematoda. Típico de ambiente marinho, limnico, e terrestre. Cutícula fibrosa com colágeno. Corpo com apenas musculatura longitudinal.
	Lobopodia † Filo extinto da fauna do Cambriano (Ediacari-Carbonífero). Considerado grupo tronco de panartropoda (Arthropoda, Onychophora e Tardigrada). <i>Anomalocaris</i> é um dos gêneros mais representativos.
	Tardigrada Conhecido como "ursos d'água". Maioria microscópico (50 µm a 1 mm). Comum em ambientes marinho, limnico e terrestre. Animais extremófilos. Resistentes a radiação UV com reparo de DNA, por exemplo.
	Onychophora Conhecido como "verme aveludado". Estritamente terrestre e predadores. Corpo anelado com cutícula acompanhado de lobopódios ventrolaterais, medindo entre 5 e 15 mm. Oviparo ou viviparo.
	Arthropoda Filo megadiverso em termos de número de táxons, morfologia, estratégias ecológicas e tamanho (0,4 mm a 3 m). Exoesqueleto quitinoso, geralmente rígido. Ex.: aranha, escorpião, caranguejo, insetos, centopeia.
	Petalonamae † Filo extinto do período Ediacariano. Posição dubia, mas uma das hipóteses é sua relação com Protostomia. Corpo similar a um folha. Normalmente de vida colonial medindo de 1 a 10 mm. <i>Charnia</i> é um dos seus representantes.
	Proarticulata † Filo extinto do período Ediacariano. Posição dubia, por vezes, interpretado como Protostomia. Morfologia simples, bilateral com segmentos longitudinais isoméricos, medindo cerca de 1,4 m. <i>Dickinsonia</i> é um dos representantes.

Como observado na figura 1, a diversidade biológica de Protostomia é elevada quando comparada à de Deuterostomia (17% contra os 83% de protostomados relativos ao total estimado de espécies de metazoários atuais). Assim, neste capítulo não será possível nos aprofundarmos no conhecimento de cada Filo, mas apresentaremos informações que possam facilitar o entendimento da constituição histórica de Protostomia, tanto do ponto de vista do conhecimento científico

sobre o grupo, quanto dos elementos intrínsecos à sua evolução, desde a origem até a atualidade. Além disso, buscamos refletir sobre o papel do docente enquanto mediador e facilitador na transposição didática deste assunto para alunos da educação básica; reconhecer a implicação da alfabetização científica acerca do conhecimento da biodiversidade dos protostomados como elemento fundamental da formação de estudantes críticos e estimular a busca por meios criativos e alcançar e permear este processo.

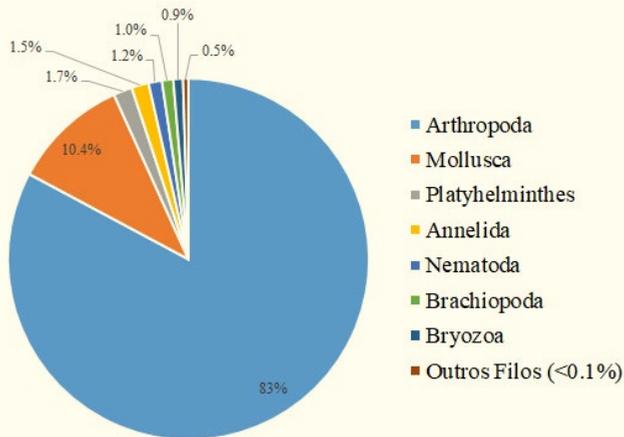


Figura 1. Representação do número de espécies atuais para cada Filo de Protostomia em relação ao total de espécies do grupo. Na categoria “Outros Filos” estão agrupados os que representam, em conjunto, menos de 0,1% do total de espécies contabilizadas.

I. A evolução do conceito de Protostomia

Das dezenas de filas animais atualmente reconhecidas, a grande maioria compreende organismos caracterizados pela presença de três folhetos embrionários (triploblásticos) e simetria bilateral, apresentando um eixo ântero-posterior, um dorso-ventral e um lateral. A presença do eixo ântero-posterior é determinada pelos chamados genes Hox, os quais são consideravelmente conservados em todos os animais bilaterais. Os mecanismos de determinação dos eixos do corpo durante o desenvolvimento embrionário, no entanto, variam muito entre ou mesmo dentre os filas.

O que são genes *hox*?

Genes HOX são um subgrupo de genes pertencentes aos genes Homeobox, responsáveis por controlar e regular a embriogênese, morfogênese e diferenciação celular. Os genes HOX são responsáveis pela regulação do desenvolvimento embrionário em determinadas estruturas ou segmentos do corpo, especialmente pela formação do eixo corporal, mantendo-se ativo, inclusive, após o nascimento do organismo. Estão presentes no genoma de todos os animais até o momento mapeados, até mesmo no de alguns vegetais e fungos, logo, homólogos, indicando que sua origem pode ter se dado antes da divergência destes reinos. A maior complexidade morfológica de um organismo pode estar diretamente relacionada ao aumento no número de genes HOX (ou de duplicatas). Por estarem envolvidos na diferenciação de algumas células, como as hematopoiéticas, mutações ou perturbações no processo de diferenciação podem provocar o desenvolvimento de leucemia (Lappin et al., 2006).

Desde a proposta de Grobden (1908), os animais bilaterais vêm sendo classificados em dois grandes grupos: Protostomia e Deuterostomia. Esta divisão foi baseada em diferenças do desenvolvimento embrionário de ambos os grupos. Durante o processo de gastrulação, a formação do endoderma por invaginação dará origem a uma cavidade, que formará o tubo digestivo e sua abertura original é chamada de **blastóporo**. Ao longo do desenvolvimento embriológico, o blastóporo pode se manter como a boca do organismo adulto ou a boca pode surgir por uma abertura secundária no tubo digestivo (figura 2). Com base nessa diferença, animais cujo blastóporo dá origem à boca foram classificados como **Protostomia** (do grego *protos*, primeiro + *stoma*, boca) e aqueles cuja boca surge como uma abertura secundária foram classificados como **Deuterostomia** (do grego *deuteros*, segundo). O ânus, caso esteja presente, surge sempre de uma abertura secundária em animais com desenvolvimento protostômio, mas em animais de

desenvolvimento deuterostômio pode surgir a partir do blastóporo *ou também de uma abertura secundária, situação na qual o blastóporo se fecha*. **Anfistomia** é uma terceira condição embriológica, diferente de protostomia e deuterostomia, na qual o blastóporo alongado se fecha na região mediana e dá origem, simultaneamente, à boca e ao ânus em extremidades opostas. Tal condição é encontrada em várias espécies de **Polychaeta (Annelida)** e de **Onychophora**.

Assim, até hoje, livros didáticos costumam caracterizar Protostomia e Deuterostomia com base no destino embriológico do blastóporo, além de outras supostas sinapomorfias, como a formação do celoma, a posição dos cordões nervosos e o tipo de clivagem embrionária.

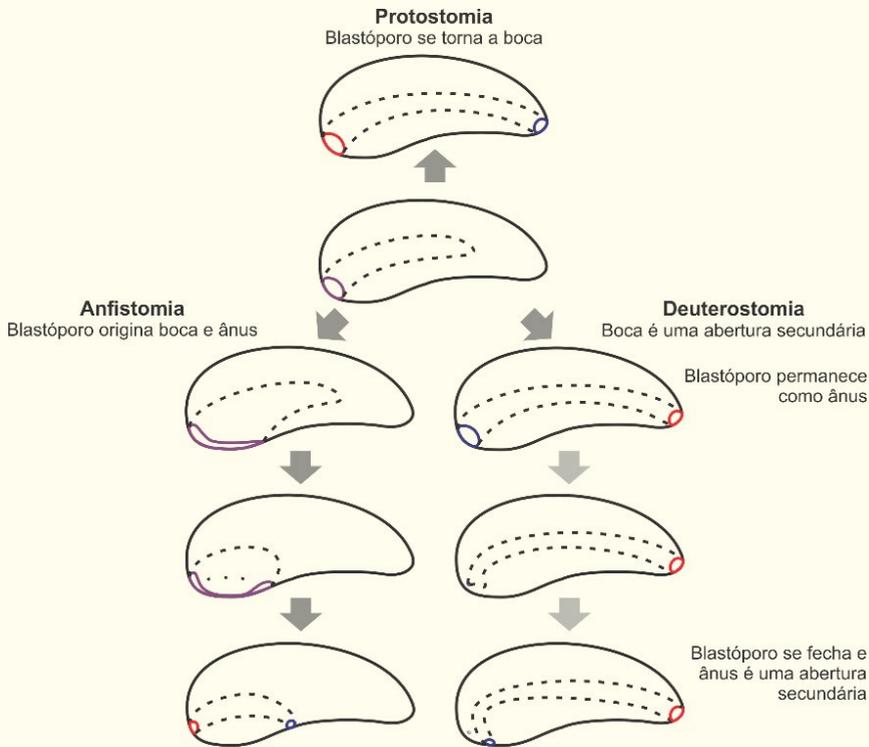


Figura 2. Desenvolvimento por protostomia, deuterostomia ou anfistomia de acordo com o destino do blastóporo. Blastóporo representado em roxo, boca em vermelho e ânus em azul. Linha pontilhada representa o tubo digestivo.

Com o avanço de estudos sobre a embriologia de animais bilaterais, logo se descobriu que diversas espécies dentro do que se considerava Protostomia apresentam desenvolvimento deuterostômio, muitas

vezes sendo proximamente relacionadas a espécies com desenvolvimento protostômio. Isso, somado a outras características, levou ao questionamento da posição de alguns filos na dicotomia Protostomia e Deuterostomia. Estudos de filogenia molecular, no entanto, confirmaram a separação de animais bilaterais em dois grandes grupos correspondendo consideravelmente bem às classificações tradicionais de Protostomia e Deuterostomia, **mas a origem embrionária da boca não sustenta mais esta divisão**. Deuterostomia é a regra para os deuterostomados; no entanto, muitos filos (e categorias taxonômicas inferiores) molecularmente agrupados em Protostomia apresentam desenvolvimento deuterostômio (p. ex. o filo Chaetognatha, e alguns gêneros de Annelida e Crustacea), enquanto alguns outros grupos apresentam desenvolvimento anfiestômio.

Considerando a origem e o destino do blastóporo, bem como através da análise de outras características, acredita-se que o modo de desenvolvimento por anfiestomia seria o mais ancestral e, a partir de modificações deste, um desenvolvimento protostômio propriamente dito ou deuterostômio pode ter surgido diversas vezes durante a evolução das linhagens, o que parece ser de fato o caso. Esta diversidade de comportamentos do blastóporo indica que a origem embrionária da boca é um processo em frequente transformação durante a evolução e não se mostra uma boa característica para a classificação de Protostomia e de Deuterostomia.

A sustentação da monofilia de Protostomia, que agora não mais pode ser feita relacionando a origem e a destinação do blastóporo, requer análises de outras características, como a disposição do sistema nervoso, a formação da cavidade celomática, a clivagem, a presença e a forma dos nefrídios, todos em comparação com Deuterostomia.

Uma sugestão já apresentada foi a posição do cordão nervoso, que é sempre ventral em Protostomia e, em Deuterostomia, aparece dorsalmente em Chordata, filo mais representativo deste clado. Em Deuterostomia, no entanto, o filo Hemichordata possui tanto um cordão nervoso dorsal quanto um ventral e estudos de expressão gênica revelaram que o cordão ventral de Hemichordata é o que corresponde ao cordão dorsal de Chordata e ao ventral de Protostomia. Como conse-

quência, a posição do cordão nervoso também não é uma sinapomorfia para qualquer um dos dois grupos (figura 3).

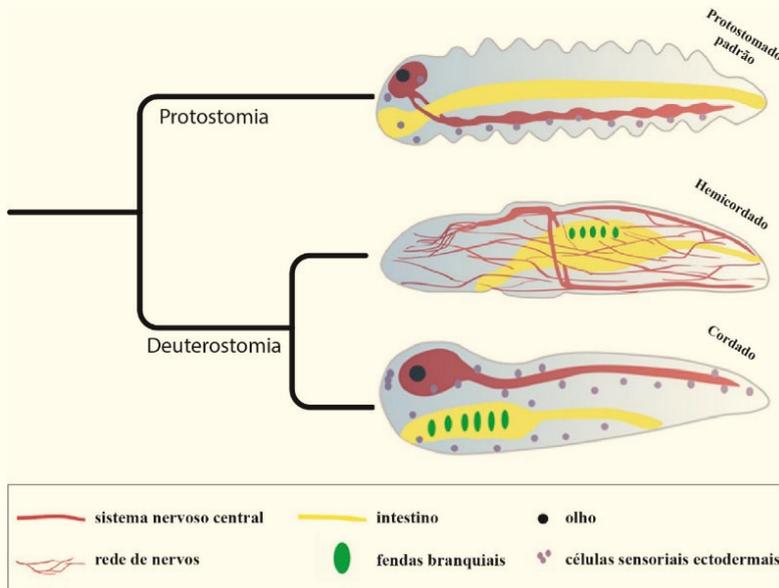


Figura 3. Hipótese de origem e desenvolvimento embrionário do sistema nervoso em Protostomia e Deuterostomia. Nota-se a dupla organização do cordão nervoso em Hemichordata, em oposição à posição singular e dorsal em Chordata e ventral nos protostomados. Adaptado de Holland et al. (2013, p. 3).

Na maior parte dos filos de animais bilaterais, o folículo embrionário intermediário (mesoderma) desenvolve uma cavidade denominada **celoma**. A formação do mesoderma e do celoma em Deuterostomia é classicamente considerada do tipo **enterocélico**. Na enterocelia, o mesoderma se forma a partir de bolsões laterais do endoderma e estes eventualmente se separam e ocupam o local entre o endoderma e o ectoderma. O mesoderma assim formado já apresenta desde o início uma cavidade central, o celoma, de forma que este surge, portanto, de uma divisão do **arquêntero** (o tubo digestivo do embrião). Por outro lado, o desenvolvimento em Protostomia é visto como sendo **esquizocélico**, um tipo mais vagamente definido. Na esquizocelia, o mesoderma aparece inicialmente como uma massa compacta de células entre o endoderma e o ectoderma. Tal massa celular se origina da divisão de células do endoderma, do ectoderma, da região de transição entre as

duas na borda do blastóporo, ou de mais de um local. O que caracteriza a esquizocelia é o fato de o celoma aparecer posteriormente pelo rearranjo destas células de forma periférica, originando uma cavidade central (figura 4). Novamente, no entanto, alguns filos atualmente considerados como integrantes de Protostomia apresentam desenvolvimento enterocélico.

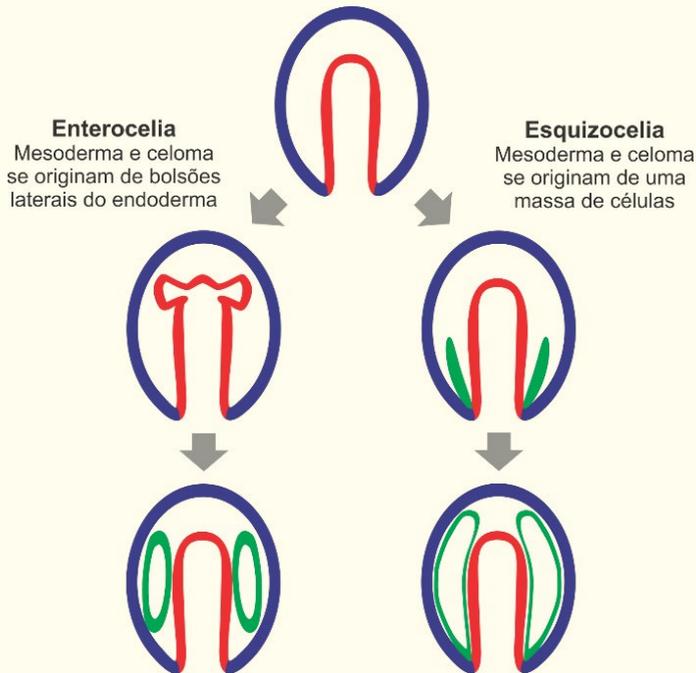


Figura 4. Formação do mesoderma e do celoma por enterocelia e por esquizocelia. Ectoderma em azul, endoderma em vermelho e mesoderma em verde.

Em relação à clivagem, deuterostômios são descritos como possuindo **clivagem radial**, enquanto protostômios possuem clivagens de outro tipo. No entanto, novamente, este padrão não se sustenta. Tanto Protostomia quanto Deuterostomia possuem diversos grupos com padrões de clivagem complexos e próprios do grupo e alguns integrantes de Protostomia apresentam clivagem radial também. Ou seja, nenhuma das características classicamente usadas para definir Protostomia e Deuterostomia está, de fato, presente em todo o grupo.

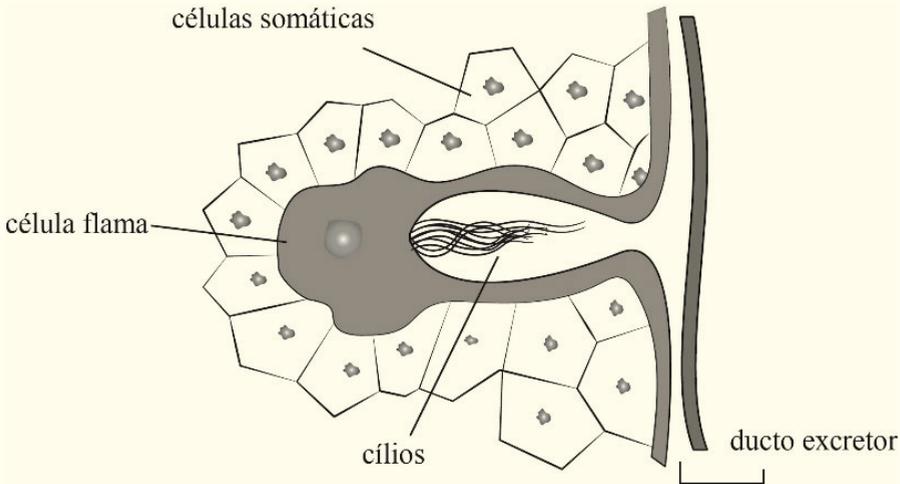


Figura 5. Exemplo de protonefrídio. O fluido celular é direcionado para a célula flama (célula de fundo cego) que, em suma, realiza a sua filtração e reabsorção para o corpo. O material não mais aproveitado segue caminho para a excreção via ducto excretor.

Por fim, um elemento anatômico que realmente parece ser *exclusivo* de Protostomia são os **protonefrídios** (figura 5). Esta estrutura responsável pela excreção é encontrada na maioria dos filos de Protostomia, ao menos no estágio embrionário, e não apresenta estruturas análogas em nenhum filo de Deuterostomia, onde um sistema excretor parece ter evoluído independentemente.

Grande parte da dificuldade de se determinar sinapomorfias para Protostomia está na grande diversidade morfológica do clado, a qual reflete a diversidade de modos de vida das espécies. Grupos como moluscos, anelídeos e insetos têm expandido significativamente suas características fenotípicas de maneira progressiva desde o período pós-Cambriano, especialmente após ocuparem o ambiente até então inexplorado como o terrestre no caso dos artrópodes.

Muito dessa diversidade morfológica pode ser explicada não por uma taxa e escala uniformes de mudança ao longo do tempo, como se pensava, mas sim por uma elevada frequência de pequenas mudanças e baixa frequência de mudanças de grande magnitude, seja no contexto da genética (p.ex. variações nas recombinações nucleotídicas) e do desenvolvimento, seja nas mudanças ambientais, abrindo espaço para uma constante ação de processos evolutivos.

Os protostômios incluem espécies aquáticas e terrestres, de vida livre e parasitas, sésseis e móveis. Dos cinco filos com o maior número de espécies descritas, quatro são protostômios, incluindo Arthropoda, que compreende mais de 80% de todas as espécies de animais conhecidos do planeta.

2. Breve revisão da filogenia de Protostomia

Na décima edição do *Systema Naturae* de Linnaeus, em 1758, os animais foram classificados em 6 classes: Mammalia, Aves, Amphibia, Pisces, Insecta e Vermes. Insecta, neste contexto, incluía todos os artrópodes, enquanto todos os demais invertebrados foram agrupados na classe Vermes. Com o passar dos séculos, nosso entendimento sobre anatomia e desenvolvimento foram sendo aprimorados e, pelo começo do século XX, quando a divisão Protostomia vs Deuterostomia foi proposta, a maior parte dos cerca de 30 filos de animais bilaterais atualmente considerados válidos já havia sido estabelecida. De todos estes filos, apenas três são atualmente considerados parte de Deuterostomia, enquanto os restantes são classificados como Protostomia. As relações entre os protostômios, no entanto, se mantiveram instáveis ao longo do século passado e ainda não se encontram completamente estabelecidas hoje, apesar de consideráveis avanços terem ocorrido.

A primeira hipótese de ancestralidade e relacionamentos para Animalia foi proposta por Haeckel (1866; figura 6a), cujos organismos eram então classificados em apenas três Reinos: Plantae, Protista e Animalia. Os principais agrupamentos em Animalia, eram Coelenterata (hoje Cnidaria), Echinodermata, Articulata (representado por Arthropoda; Vermes, ou seja, Annelida; e Rotatoria, que incluía Rotifera e outros grupos menos diversos), Mollusca como grupo-irmão e Vertebrata. Nota-se que Porifera pertencia ao Reino Protista.

Uma hipótese de relacionamento mais moderna foi proposta pela zoóloga Libbie Hyman, em 1940, que, embora não baseada em métodos filogenéticos, propostos inicialmente na década de 1960, já apre-

sentava uma análise mais profunda acerca da embriologia e da anatomia interna animal (veja o capítulo 1 sobre sistemática filogenética). A partir de suas observações (figura 6b), classificou os Bilateria em acelomados, pseudocelomados e celomados e este esquema se manteve popular pelas décadas seguintes. Os **acelomados** incluíam os filos Platyhelminthes e Nemertea (ou Nemertinea), animais bilaterais sem cavidades corporais além do tubo digestivo. Os **pseudocelomados** incluíam os filos Entoprocta e Aschelminthes (formado pelo agrupamento dos atuais filos Rotifera, Acanthocephala, Gastrotricha, Kinorhyncha, Nematoda e Nematomorpha), animais com uma cavidade entre o tubo digestivo e a superfície corporal que separa o endoderma do mesoderma, formando um falso celoma, diferente do celoma verdadeiro que é delimitado por mesoderma. Já os **celomados** incluíam três grandes divisões: (1) animais com uma crista de tentáculos ciliados, o lofóforo (filos Bryozoa, Phoronida e Brachiopoda, mais tarde denominados Lophophorata); (2) animais sem lofóforo e com celoma esquizocélico (filos Mollusca, Sipuncula, Priapulida, Echiura, Annelida e Arthropoda); e (3) animais sem lofóforo e com celoma enterocélico (filos Echinodermata, Chaetognatha, Hemichordata e Chordata). Tal proposta dava indicativos da interpretação dos grupos menos complexos (acelomado) para o mais complexo (enterocelomados).

Com as tecnologias de imageamento em desenvolvimento, a exemplo do surgimento da microscopia eletrônica de varredura e da tomografia computadorizada, bem como com o surgimento de um método de análise filogenética, seu desenvolvimento teórico e com transposição para o uso em programas computacionais, novas interpretações acerca de protostomia foram apresentadas e defendidas, possibilitando, inclusive, a reinterpretção das hipóteses anteriores.

Hyman (1940) aprofunda a discussão da relação entre os filos Annelida e Arthropoda, reforçando sua classificação no grupo **Articulata**, descrito por Georges Cuvier ainda em 1817 e, posteriormente, incluindo os filos Pogonophora, Tardigrada e Onychophora. Por estes organismos apresentarem uma organização semelhante, com o corpo composto de unidades morfológicas repetidas ao longo do eixo ântero-posterior (segmentos), sua proximidade logo passou a ser vista como

natural e evidente e por muito tempo foi pouco questionada. Além da segmentação, a presença de apêndices pares nestes segmentos, tanto em anelídeos quanto em artrópodes, reforçava a ideia de seu íntimo relacionamento. Curioso notar que o Filo Mollusca não era incluído nesta relação, pois se arguia que o grupo teria surgido após a origem do celoma, mas antes do ancestral que deu origem ao clado Articulata (figura 6c).

A hipótese de um grupo-irmão composto por Annelida e Arthropoda (e outros filis menos especiosos) foi refutada por Eernisse e colaboradores em 1992 (figura 6d), ao reconstruírem uma filogenia para protostomia com base em dados morfológicos, embriológicos e moleculares (utilizando o fragmento 18S rRNA). Ao mesmo tempo em que a análise reconhece a ausência de relação evolutiva que sustentasse Articulata, reforça a de que Annelida e Mollusca são grupos mais bem relacionadas entre si do que com Arthropoda, ideia defendida previamente por outros pesquisadores cujo clado chamava-se **Eutrochozoa** (Lake, 1990), também conhecido como **Trochozoa** (Rouse, 1999).

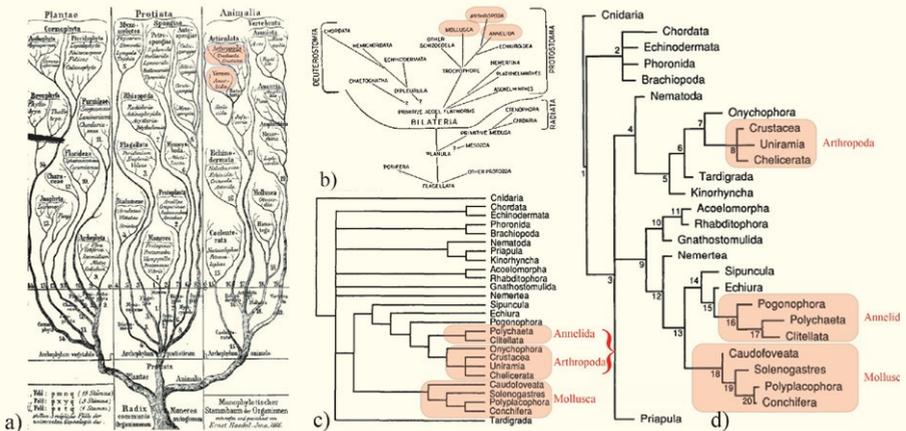


Figura 6. Sequência histórica de topologias de relacionamento entre grupos de Metazoa: a) Haeckel (1866); b) Hyman (1940); c) Brusca e Brusca (1980) *apud* Eernisse et al. (1992); d) Eernisse et al. (1992). Em vermelho estão os principais grupos e agrupamentos discutidos neste capítulo: Articulata, Ecdysozoa e Spiralia em diferentes posicionamentos. Várias outras hipóteses foram apresentadas, portanto, aqui estão as mais significativas do ponto de vista das interpretações.

Uma das principais sinapomorfias de Eutrochozoa, fortemente reconhecida em Mollusca e Annelida, ao menos nas espécies marinhas, é a

presença de uma larva planctônica de formato similar, denominada de **larva trocófora** (figura 7), caracterizada pela presença de uma banda de cílios anterior à boca (o *prototroco*) e muitas vezes também uma posterior à boca (o *metatroco*). Além de moluscos e anelídeos, outros filos frequentemente incluídos em Trochozoa eram Echiura, Gastrotricha, Nemertea e Platyhelminthes. Apesar de não haver qualquer evidência de uma larva trocófora em artrópodes, sua suposta conexão com anelídeos no clado Articulata fazia com que fossem por vezes também incluídos em Trochozoa, e uma larva trocófora foi mesmo sugerida como uma sinapomorfia de Protostomia.

Com o advento de técnicas de biologia molecular a partir do final do século XX, sequências de genes começaram a se tornar cada vez mais frequentes para analisar as relações filogenéticas entre os organismos. A grande maioria dos filos se revelou monofilética, como esperado, mas as relações entre eles se mostraram muito diferentes do que era amplamente aceito na época.

O clado Articulata, em especial, não foi recuperado em análises de filogenia molecular. Artrópodes apareceram como muito distantes de anelídeos, e foram agrupados juntamente com Nematoda e outros filos menores, todos caracterizados pelo crescimento através de ecdise (troca do exoesqueleto) e, portanto, chamados de **Ecdysozoa**.

Os lofoforados (Brachiopoda, Bryozoa e Phoronida), anteriormente considerados próximos de Deuterostomia devido a características embrionárias como o destino do blastóporo e a formação do celoma, se revelaram próximos dos filos Annelida e Mollusca, formando com estes e outros filos um clado denominado **Lophotrochozoa**, mais tarde denominado **Spiralia**. Pelo fato de as análises iniciais terem incluído apenas representantes dos lofoforados, anelídeos e moluscos, a posição dos outros filos, como Platyhelminthes e Rotifera, por exemplo, não ficou clara e sua classificação como parte ou não de Lophotrochozoa variou

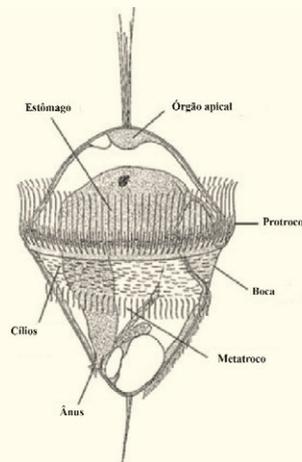


Figura 7. Exemplo da larva trocófora de um Entoprocta. Adaptado de Nielsen (1971).

em estudos posteriores dependendo de sua posição em relação aos integrantes clássicos de Lophotrochozoa. Devido à incerteza da posição de todos os filões deste clado em relação ao que inicialmente foi chamado Lophotrochozoa, o nome Spiralia passou a ser preferido.

Um dos filões que sofreu as maiores modificações em sua composição foi Annelida. Historicamente reunindo organismos segmentados providos de feixes de cerdas, hoje, com o avanço do entendimento das relações filogenéticas, inclui outros grupos outrora reconhecidos como filões: Sipuncula, Echiura, Pogonophora e Vestimentifera (= Siboglinidae). A classificação dos grupos tradicionais de Annelida, como Polychaeta, Oligochaeta e Hirudinoidea também tem se demonstrado instável, especialmente com a polifilia de Polychaeta.

Novos estudos continuam apresentando hipóteses filogenéticas recentes entre os filões de Metazoa, refutando ou validando certos posicionamentos na medida em que novas características ou metodologias são incluídas, ou novas interpretações acerca de posicionamentos previamente são feitos. Nesse sentido, o grupo Protostomia mantém ao menos dois grandes clados monofiléticos: **Ecdysozoa**, incluindo Arthropoda, Onychophora, Tardigrada, Nematoda, Loricifera, Kinorhyncha e Priapulida, e **Spiralia** com ao menos 15 filões, cujos principais são Brachiopoda, Annelida, Mollusca, Platyhelminthes e Chaetognatha. Contudo, o relacionamento de alguns filões dentro destes dois clados ainda é incerto, seja pela falta de amostragem ou dificuldade na obtenção de outros dados informativos, seja pela ausência de representantes fósseis, quando o corpo é majoritariamente não-biomineralizável e o tecido extremamente frágil.

Hejnal e colaboradores (2010) sugerem o nome Spiralia em substituição ao Lophotrochozoa. Segundo eles, a presença de larva trocófora não corresponde a todos os filões integrantes do grupo, mas o tipo de clivagem em espiral no início da gastrulação. Daí o nome Spiralia. Ainda não há um consenso sobre a validade dos dois termos (como discutido acima), contudo, preferimos utilizar o Spiralia como nome mais inclusivo.

É indiscutível a contribuição dos fósseis na reconstrução da história evolutiva, para a determinação da idade das linhagens utilizando relógios moleculares calibrados e na elucidação da evolução dos planos

corpóreos e características da história natural das linhagens. Porém recapitular a história a partir de grupos atuais não é tarefa trivial, tampouco a partir de dados fósseis. Mesmo quando fósseis estão disponíveis para uma miríade de linhagens (tabela 1), a interpretação de suas características morfológicas preservadas pode ser desafiadora.

Petalonamae e Proarticulata, dois filos presentes na macrofauna do Ediacarano (630 – 542 maa), têm seu registro principalmente a partir de impressões em rochas sedimentares. Os representantes de Petalonamae, em sua maioria, apresentavam corpo mole e padrão corpóreo que desafia sua classificação em qualquer outro filo conhecido. Seu corpo formado por estruturas petaloides ramificadas, organizadas radialmente em torno de um eixo central, e uma estrutura basal provavelmente garantido fixação ao substrato, já fez com que este grupo fosse classificado como seres “intermediários” entre plantas e animais, ou mais relacionados aos cnidários, anélideos ou até mesmo a linhagens não metazoárias.

Dúvidas quanto ao grupo Proarticulata também permeiam a literatura. Estes organismos apresentam corpo segmentado, com um tipo especial de simetria chamado simetria de reflexão deslizante – *i.e.*, os segmentos de um lado são alternados com os segmentos do outro lado do corpo. O próprio nome do filo faz uma relação à condição de corpos segmentados – como a do grupo Articulata – dos quais estes eram considerados ancestrais. Diferentemente de Petalomanae, Proarticulata sempre foi entendido como um grupo de metazoários, porém a hipótese de ancestralidade não se sustenta pelo reconhecimento da polifilia de Articulata.

Evidências morfológicas analisadas através de estudos filogenéticos suportam esses filos como monofiléticos e irmãos de Eumetazoa, estabelecendo então que estas linhagens se tratam de linhagens de animais extintas, provavelmente, durante o Cambriano.

Lobopodia, comum no registro fóssil do Cambriano, é consensualmente associado a Panarthropoda – e dependendo da literatura de referência é proposto inclusive como seu sinônimo. Lobopodia no senso menos inclusivo, compreende uma série de organismos de tegumento mole, segmentados e com apêndices do tipo lobópodes (como os dos

Tardigrada e Onychophora). As evidências filogenéticas sugerem que Lobopodia é de fato parafilético e seus representantes estejam distribuídos em Panarthropoda. Talvez *Hallucigenia* seja o gênero mais conhecido destes seres lobopodiais do Cambriano, que quando descrito em 1977 por Simon C. Morris, foi representado de cabeça para baixo e sua cabeça era confundida com sua porção terminal. *Hallucigenia* ganhou as manchetes dos jornais quando sua morfologia foi reinterpretada e auxiliou na reconstrução da filogenia dos Ecdysozoa.

3. Confrontando as filogenias de Protostomia: dos artigos científicos aos livros didáticos

A contextualização da construção do conhecimento zoológico acerca da evolução e das hipóteses filogenéticas de Protostomia, desde antes de Haeckel até as hipóteses mais contemporâneas, é importante para ser utilizada e discutida frente às filogenias apresentadas em livros didáticos. No entanto a transposição didática desse conhecimento científico atualizado não ocorre simultaneamente nas escolas, seja pela complexidade com que o conhecimento é abordado, seja pelo tempo científico, que é muito mais rápido que o escolar, tão rápido que enquanto este capítulo estava sendo escrito, uma nova proposta de interpretação da sistemática dos seres vivos foi divulgada e está causando grandes debates pela comunidade científica⁹. E isso reforça a ideia de que a ciência não é um processo cujos fins são permanentes e de que ela se desenvolve em associação, na maior parte das vezes e como podemos observar aqui, com as diferentes metodologias e tecnologias (microscopia, tomografia, biologia molecular...).

9 De Queiroz e colaboradores (2020) publicaram um livro cuja proposta é interpretar a nomenclatura animal não a partir de categorias taxonômicas hierárquicas, como Filo e Classe, mas partir de um código filogenético considerando apenas agrupamentos monofiléticos (clados), mais ou menos inclusivos. Esta proposta está sendo elaborada há pelo menos uma década, mas somente agora que um compilado foi publicado.

Nessa perspectiva, uma análise não exaustiva comparando as filogenias apresentadas em livros didáticos pode revelar tamanha obsolescência quanto às hipóteses utilizadas, bem como a ausência de relação teórica entre os principais grupos protostomados apresentados e discutidos nos livros e as próprias filogenias.

Para ilustrar essa discrepância metodológica e conceitual, tomemos as hipóteses filogenéticas que dividem os Protostomia em dois grandes grupos como marco teórico: Spiralia (que inclui Platyhelminthes, Mollusca e Annelida, por exemplo) e Ecdysozoa (tendo Arthropoda, Tardigrada e Nematoda como principais integrantes). Como já discutido, ambos os grupos foram estabelecidos durante a década de 1990, sendo constantemente validados por outras análises mais robustas, como as que incluem componentes do material genético. Com isso, o clado Articulata, composto por artrópodes e anelídeos dentre outros filos menos representativos e formado considerando a organização corpórea segmentada, deixa de ser aceito.

Analisando onze livros didáticos publicados e/ou reimpressos entre 2003 e 2020, seis não apresentam a filogenia mais aceita (mantinham o clado Articulata) excluindo, inclusive, Platyhelminthes de Protostomia, enquanto que um livro sequer filogenia apresentava; os outros quatro livros apresentavam filogenias concordantes com as propostas atualmente. Além do mais, na maior parte dos livros não há o relacionamento entre eventos evolutivos e os grupos estudados ou, quando assim há, está desconectado da filogenia utilizada¹⁰.

A figura 8 apresenta diferentes cladogramas, sendo as topologias *a*, *b* e *c* as encontradas em alguns dos livros didáticos analisados publicados em diferentes anos. Nota-se que distintas hipóteses são apresentadas, mas não são discutidas profundamente em cada livro. Na topologia *a* e *b* os autores definem Protostomia como compreendendo apenas Mollusca, Annelida e Arthropoda, apesar da topologia incluir os terminais protostomados Platyhelminthes e Nematoda; além disso

10 Vale ressaltar que essas observações empíricas vão para além de uma crítica acerca das desatualizações do livro didático. Elas servem mais como um alerta para que o docente esteja atento e faça uma análise crítica acerca da relevância, da necessidade e da possibilidade do seu uso baseado nos aspectos da evolução.

agrupam Annelida e Arthropoda no grado Articulata. No cladograma *c*, os autores atribuem corretamente os filos a Protostomia e Deuterostomia e pelo menos um deles indica explicitamente os clados Spiralia e Ecdysozoa.

O cladograma *d* corresponde à mais recente hipótese envolvendo todos os filos, enquanto *e* corresponde a uma análise alternativa ao excesso de politomias presentes em *d*, ambas publicadas como artigos científicos em periódicos especializados na área. Em uma simples comparação entre os cladogramas, guiada pelas diferentes cores dos ramos, é possível perceber que os filos frequentemente abordados no Ensino Médio não estão diretamente relacionados entre si (não possuem um ancestral em comum direto). Logo, a simplificação dos cladogramas apresentados nesses livros didáticos suprime muito da história evolutiva que os permeia.

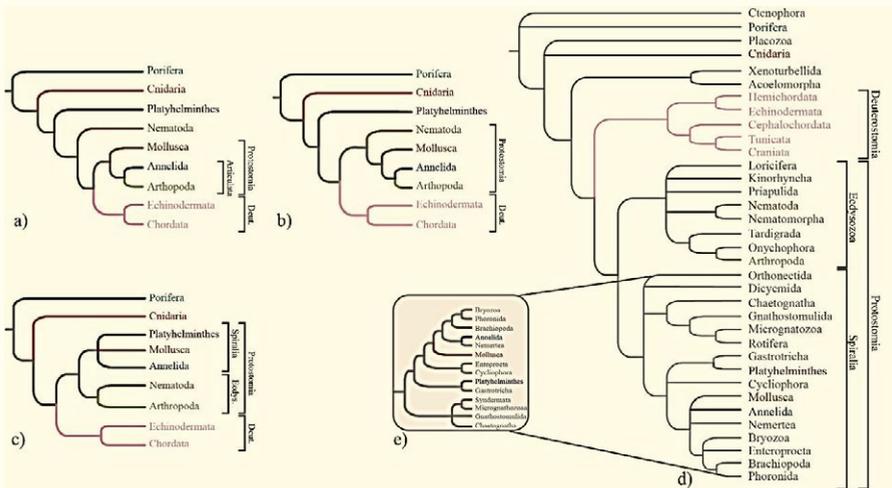


Figura 8. Hipóteses de relacionamento filogenético entre os filos de Metazoa representadas em diferentes livros didáticos (a-c) e as mais atuais em textos científicos (d-e): a) Laurence (2007); b) Thompson e Rios (2016) adaptado de Brusca e Brusca (2007); c) Lopes e Rosso (2017), adaptado de Ruppert e Barnes (2005); d) Giribert e Edgecombe (2020); e) clado alternativo mais bem resolvido para Spiralia, proposto por Laumer et al. (2019). Todos os cladogramas foram adaptados dos originais para serem comparáveis, especialmente quanto às cores dos ramos.

Assim, outro elemento importante para a discussão da zoologia dos protostomados, tanto como provocação para reflexão pelo próprio docente quanto para incorporar às práxis com os estudantes, refere-se ao

reconhecimento da diversidade atual de filos em comparação à diversidade daqueles abordados nos textos didáticos. Obviamente, dos 33 (incluindo os três extintos), os mais representativos em termos de diversidade de espécies e de familiaridade humana são os tradicionalmente abordados: Porifera, Cnidaria (incluímos aqui por conta de serem tratados quando estudados os invertebrados) Platyhelminthes, Nematoda, Arthropoda, Mollusca e Annelida. Entretanto, mesmo quando os fundamentos teóricos da sistemática filogenética e da evolução fazem parte do repertório docente, sendo efetivamente permeados no estudo da biodiversidade, a compreensão significativa dos protostomados por parte dos estudantes fica fragmentada quando alguns filos (ou características) essenciais para a compreensão da evolução dos grupos estão ausentes nos livros.

Analisando os cladogramas *b* e *c*, da figura 8, o clado Spiralia é formado pelos filos Platyhelminthes, Annelida e Mollusca (e, lembrando, o grupo é formado por filos cujas sinapomorfias são as clivagens iniciais do tipo espiral e a presença de larva do tipo trocófora). Contudo, avançar a discussão da origem e evolução desses três Filos e de como se diferenciaram ao longo da história (para além de suas apomorfias) sem considerar a existência de outros Filos que fazem parte desse contexto, nem sequer abordando a existência deles, pode ser um impeditivo para aprofundar a compreensão da evolução animal. Discutir as características significativas na evolução de cada clado e, quando possível, incluir filos-chave na discussão pode, inclusive, melhorar o entendimento daqueles tradicionalmente estudados.

Considerando o exposto acima, algumas provocações são propostas: como justificar as complexas diferenças entre os platelmintos, os moluscos e os anelídeos sem contextualizar o que os une? Ou ainda: como descrever, por exemplo, a possível perda da metameria em Mollusca ou seu desenvolvimento em Annelida, já que são grupos-irmãos? Quando tais filogenias didáticas são contrapostas com a filogenia de Metazoa global, observa-se que outros tantos filos se relacionam com os platelmintos, os moluscos e os anelídeos e que, por vezes, poderiam ser úteis para contribuir com os argumentos que responderiam a estas duas perguntas.

O mesmo vale para discutir o clado Ecdysozoa, em que os únicos filios presentes nos cladogramas apresentados são Nematoda e Arthropoda. Quais outras sinapomorfias compõem este clado? Como discutir a ausência de apêndices em Nematoda ou o surgimento deles em Arthropoda sem ao menos mencionar a existência de outros filios como Tardigrada e Onychophora, até mesmo o Filo extinto Lobopodia, fundamentais para responder essa pergunta? Como discutir a discrepância morfológica entre os dois filios sem incluir a real diversidade morfológica do clado? Vale ressaltar que é também interessante resgatar a antiga proposta de Articulata com todos os seus argumentos a favor da formação deste clado e de como pouco a pouco essa hipótese foi sendo refutada. Tanto amadurece o diálogo acerca do conhecimento científico enquanto processo e não como fim, como também fornece elementos críticos aos estudantes para a discussão da evolução dos grupos.

Apesar de mais cômodo e, por vezes, prático, a mera descrição dos filios e de suas principais características, mesmo que previamente localizados no cladograma que remontam minimamente sua relação com outros Filios, torna o ensino de zoologia pouco reflexivo e, fundamentalmente, menos coerente com o pensamento evolutivo. E esta é uma constante crítica quanto ao ensino de zoologia, que remonta ao seu ensino ainda na graduação.

Assim, tem-se, por um lado, uma ciência que interpreta a zoologia dos protostomados à luz da evolução, com todas as suas relações importantes para a compreensão e conhecimento da biodiversidade animal e, por outro lado, um ensino e conteúdos de abordagem aristotélica, pautada na memorização de estruturas e organismos, tornando o ensino de zoologia fragilizado e a compreensão da evolução dos seres vivos rasa, como as pesquisas de Amorim (2008) há muito chamam a atenção. Isso tudo em consonância com a Base Nacional Comum Curricular que estabelece a importância do estudo da Vida e da diversidade animal, baseada na perspectiva evolutiva para transcender o ensino com enfoques mnemônicos.

Apesar de complexa, a filogenia animal exige uma transposição didática compreensível, porém não simplificada. A partir das filogenias, o docente tem a possibilidade de descrever os fenômenos evolutivos

que envolvem o surgimento dos principais filos, inclusive permite utilizá-la na interpretação da evolução de outras tantas características dos seres vivos, como a evolução da célula, bem como suplantar as dificuldades de compreensão temporal da evolução biológica, no reconhecimento dos grupos ancestrais.

4. Sobre a linearidade evolutiva e a importância da correta interpretação de cladogramas: por um ensino crítico

Como observado, a maior parte dos filos animais corresponde aos protostomados e revisitando a figura 8, que compreende Metazoa, é possível perceber que os cladogramas apresentados nos livros didáticos indicam o Filo Porifera como o primeiro representante enquanto o último corresponde a Chordata. Contudo, o cladograma *f*, que inclui todos os Filos até então conhecidos, não apresenta uma disposição como esta, pois embora o primeiro seja Ctenophora, o último é Phoronida, enquanto Deuterostomia está localizado internamente ao clado. Parece estranho, não? Por quê? Há um sentido unidirecional para a evolução? Se os seres vivos são o resultado de um longo processo evolutivo, como determinar se um platelminto é menos evoluído que um inseto? Ou, mais radicalmente, como determinar que uma bactéria é menos evoluída que o ser humano? (veja o capítulo 8 do volume 1, para uma discussão sobre a noção de progresso).

As representações de evolução encontradas em muitos textos didáticos são caracterizadas por seguirem uma lógica de progressão na complexidade dos seres vivos difundida pelo essencialismo de Aristóteles (organismos mudam, mas possuem uma essência única e imutável), ou pelo Cristianismo (com a criação do homem para dominar os demais seres vivos), ou pelo próprio *Systema naturae*, de Linnaeu (1707-1778) que classifica primeiro o Homem em oposição aos então *Vermes* (nesse caso, cnidários), e também pela representação da vida na árvore de Haeckel (1866). A ideia de “evolução” e “progresso” como

sinônimo de melhoria, avanço e sucessão, ocorre comumente nos discursos cotidianos para explicar eventos sociais e culturais, interpretações completamente diferentes das que deveriam ser empregadas para entender a evolução biológica (Neto, 2018).

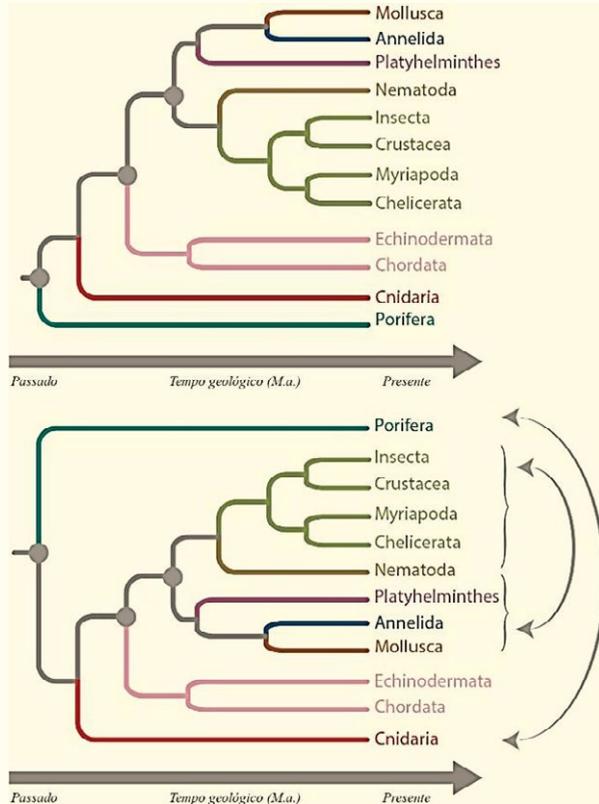


Figura 9. Exemplos de rotação de clados e de como sua interpretação permanece invariável quando os nós e o tempo geológico são considerados. No segundo clado, os ancestrais em comum de cada agrupamento, representados pelos nós destacados, estão na mesma posição evolutiva que no primeiro, apesar de os ramos estarem em posições diferentes; logo, continuam tendo o mesmo ancestral em comum com os clados subsequentes.

Tal tipo de interpretação está pautado em afirmações hoje errôneas, mas que eram comuns especialmente antes da Teoria da Seleção Natural proposta por Darwin (p. ex. Teoria evolutiva de Lamarck). Segundo Rosslenbroich (2006), eram comuns afirmações tais como: 1) a modificação no ambiente gera organismos cada vez maiores; 2) organismos ditos superiores tornam-se, de certa forma, melhores que os inferiores; 3) a progressão dos inferiores aos superiores é relativamente linear; 4) a

evolução possui uma força intrínseca que induz esse progresso; 5) a evolução leva a algum tipo de perfeição máxima, que seria o estágio final.

No entanto, séculos depois, muito desse entendimento – de progressão de seres mais ‘primitivos’ aos mais ‘evoluídos’ –, continua sendo disseminado pela mídia de massa ainda que com diferentes adaptações, e inconscientemente ou não, acaba sendo incorporado nas práticas pedagógicas.

A compreensão da evolução dos seres vivos baseada nos cinco pontos acima reitera a necessidade de os docentes estarem atentos à discussão. Longe de exaurir a interpretação da teoria da evolução, é importante minimamente discutir que se o surgimento de um novo táxon é explicado por meio da descendência com modificações a partir de um ancestral em comum, o foco da compreensão da árvore da vida se dá nos nós em função do tempo geológico do surgimento do táxon (ou do clado), não pelas extremidades dos ramos quando analisado um cladograma. Além do mais, os nós dos ramos podem ser girados, e as relações explicadas por eles continuam as mesmas, assim a apresentação da “ordem” dos terminais em cada clado pode ser diferente, mas a interpretação evolutiva permanecerá a mesma (desde que os nós sejam preservados), tornando a “linearidade evolutiva” uma interpretação errada em termos evolutivos (figura 9).

Dessa forma, cabe ao docente guiar os estudantes no sentido de elencar o próximo nó a ser discutido, as sinapomorfias e as novidades evolutivas que surgem a partir de um ancestral em comum até alcançar os extremos dos ramos, os Filos propriamente ditos. Para um entendimento de como o uso da sistemática filogenética pode ser facilmente abordada em aula como o fio condutor da evolução de Metazoa, os capítulos 1, 4 e 5 deste livro podem ser consultados, além dos trabalhos de Santos e Calor (2007ab) e Amorim (2008).

Assim, o ponto de partida para o estudo da zoologia de protostomia pode acontecer a partir do nó que define o próprio grupo, associado à linha do tempo geológico. É inserindo o conceito de ancestralidade comum que podemos romper o paradigma da compreensão tradicional, fixista e linear, em decorrência do conceito efetivamente darwinista (Amorim, 2008).

5. Zoologia de Protostomia e estratégias de ensino

Algumas das reflexões feitas em tópicos anteriores são igualmente válidas para a prática geral do docente de biologia. Da mesma forma, atividades didáticas em que estão no bojo da zoologia o conhecimento da origem, evolução e modo de interpretação da biodiversidade não são restritas à Zoologia de Protostomia. Assim, as estratégias de ensino que sugerimos neste último item do capítulo contemplam os protostomados, o que não impede de serem adaptados para outros grupos taxonômicos.

Fizemos uma curadoria de relatos encontrados em sites e/ou artigos científicos cujo objetivo era o de propor estratégias de ensino de zoologia guiado pelo fio condutor da biologia evolutiva, ainda que minimamente. Cada prática listada é seguida do objetivo principal da atividade e de um pequeno resumo. Aconselhamos que o original seja consultado, porque nele há um aprofundamento tanto do pensamento teórico que levou ao desenvolvimento da prática como o passo-a-passo dela. O importante é a referência da atividade, cabendo ao professor a adaptação ao objetivo da aula ou à realidade em que se encontra.

1. Noções de sistemática filogenética aplicadas à zoologia (Kiyon et al., 2019). **Objetivo:** incorporar no repertório dos estudantes a compreensão do pensamento científico geral e direcionado ao pensamento evolutivo na área da zoologia, interpretar árvores filogenéticas com base em grupos animais vertebrados e invertebrados. **Nível:** Ensino Médio. **Resumo:** foi desenvolvida uma sequência didática de seis aulas. Foram utilizados para as atividades os seguintes materiais: reportagens, para discutir o pensamento científico durante o desenvolvimento de uma pesquisa; imagens de diferentes tipos e naturezas, cuja intenção é estimular os estudantes a classificarem-nas e, ao comparar as figuras em dado agrupamento, defenderem hipóteses de relacionamento e de como elas teriam evoluído; consulta em sites que discutam na forma de vídeo a evolução animal, e um jogo de tabuleiro ZooLand, proposto pelos autores. O jogo ZooLand é a última atividade a ser desenvolvida

e propõe que os estudantes sejam naturalistas conhecendo a biodiversidade brasileira ao mesmo tempo em que precisam resolver questões de classificação e de relacionamento evolutivo entre os animais.

2. *Diversidade e filogenia de Metazoa* (Munhoz et al., 2018). **Objetivo:** compreender as características e relações de parentesco entre grupos de vertebrados e invertebrados e montar cladogramas considerando também características ecológicas e processos evolutivos. **Nível:** Ensino Médio. **Resumo:** é prevista uma sequência didática de cinco aulas. A proposta da sequência didática é de que seja a mais interativa possível, tanto que ainda nas primeiras aulas os estudantes já estarão construindo cladogramas de acordo com o andamento da explanação do docente. Foram utilizados para as atividades os seguintes materiais: imagens de filogenia (fica a critério do docente); vídeos para complementar a discussão; celular, para acessar imagens de animais com auxílio do leitor de *QR code*; jogo Dixizoo, criado pelos autores. As primeiras aulas discutem a questão da origem dos animais e das características ecológicas e alimentares de alguns dos grupos. Uma atividade seguinte busca permitir aos estudantes o acesso a tecnologias digitais com o uso de *QR code* para acessar na internet um animal correspondente ao código fornecido pelo docente e que deverá ser interpretado de acordo com o que foi previamente estudado. Em seguida, após a compreensão da construção de uma filogenia e demais nomenclaturas pertinentes ao tema, um cladograma sem seus respectivos animais é preenchido pelos estudantes na medida em que os animais são abordados. Por fim, é jogado o Dixizoo, jogo de cartas que consiste em um jogador que provoca seus oponentes a descobrir qual animal (ou clado – Ecdysozoa, Spiralia...) foi escolhido em sigilo pelo jogador principal no início da rodada. A ideia é estimular o pensamento filogenético em conjunto com eventos evolutivos, características morfológicas e ecológicas do organismo tanto para o jogador que faz as perguntas quanto para os oponentes que tentam responder.

3. *Análise do Filme Vida de Inseto à luz da Biologia Animal* (Oliveira et al., 2016). **Objetivo:** discutir características morfológicas, biológicas e ecológicas dos exemplares de invertebrados apresentados no filme “Vida de Inseto”. **Nível:** Livre. **Resumo:** o trabalho propõe uma

análise, sustentada pela biologia animal, acerca dos animais que são representados no filme. É uma indicação muito interessante para utilizar em aulas pelos seguintes motivos: uma diversidade de espécies de invertebrados, especialmente insetos, é evidenciada, ilustrando o quão grande é a biodiversidade de invertebrados; é possível estabelecer relações entre os personagens com a sua biologia no contexto de uma análise científica; o filme aborda outros relacionamentos que extrapolam as relações ecológicas, uma vez que humanizam os animais e, por isso, a análise do filme pode ser uma atividade transversal. Com todo o arcabouço sobre o conhecimento da biodiversidade presente no filme, suas relações ecológicas, dentre outras características, podem ser um forte propulsor para iniciar uma discussão sobre a zoologia dos invertebrados envolvendo sua origem e evolução.

Por fim, sugerimos não apenas estes artigos, mas outros materiais envolvendo a zoologia cultural, muitos deles encontrados na **Revista A Bruxa** (www.revistaabruxa.com), que podem instigar o docente no seu uso em sala de aula, ainda que como elemento introdutório à discussão da zoologia de protostomados.

Sugestão de Leitura

AMORIM, D. S. Paradigmas pré-evolucionistas, espécies ancestrais e o ensino de zoologia e botânica. **Ciência & Ambiente**, v. 36, p. 125-150, 2008.

SANTOS, C. M. D; CALOR, A. R. Ensino de biologia evolutiva utilizando a estrutura conceitual da sistemática filogenética-I. **Ciência & Ensino**, v. 1, n. 2, 2008.

Referências bibliográficas

AGUINALDO, Anna Marie A. et al. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. **Nature**, v. 387, n. 6632, p. 489-493, 1997.

AMORIM, D. de S. Paradigmas pré-evolucionistas, espécies ancestrais e o ensino de zoologia e botânica. **Ciência & Ambiente**, v. 36, p. 125-150, 2008.

ARENDET, Detlev; NÜBLER-JUNG, Katharina. Dorsal or ventral: similarities in fate maps and gastrulation patterns in annelids, arthropods and chrodates. **Mechanisms of development**, v. 61, n. 1-2, p. 7-21, 1997.

AX, Peter. Trochozoa. *In: Multicellular Animals*. Springer, Berlin, Heidelberg, 2000. p. 1-2. Disponível em: https://doi.org/10.1007/978-3-662-10396-8_1. Acesso em: 10 mai. 2020.

BARTOLOMAEUS, Th; AX, Peter. Protonephridia and Metanephridia – their relation within the Bilateria. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 30, n. 1, p. 21-45, 1992.

BLEIDORN, Christoph. Recent progress in reconstructing lophotrochozoan (spiralian) phylogeny. **Organisms Diversity & Evolution**, p. 1-10, 2019. : Disponível em <https://doi.org/10.1007/s13127-019-00412-4>. Acesso em: 2 jun. 2020.

BRASIL. Ministério da Educação. Secretaria Executiva. Secretaria de Educação Básica. Conselho Nacional de Educação. **Base Nacional Comum Curricular (Ensino Médio)**. Brasília: MEC, 2018.

CARON, Jean-Bernard; ARIA, Cédric. Cambrian suspension-feeding lophopodians and the early radiation of panarthropods. **BMC evolutionary biology**, v. 17, n. 1, p. 1-14, 2017.

HOYAL CUTHILL, Jennifer F; HAN, Jian. Cambrian petalonamid Stroma-*toveris* phylogenetically links Ediacaran biota to later animals. **Palaeontology**, v. 61, n. 6, p. 813-823, 2018.

DE QUEIROZ, Kevin; CANTINO, Philip D.; GAUTHIER, Jacques A. (ed.). **Phylonyms: A Companion to the PhyloCode**. CRC Press, 2020.

ROSA, Renaud De. Molecular data indicate the protostome affinity of brachiopods. **Systematic biology**, v. 50, n. 6, p. 848-859, 2001.

DUNN, Frances S.; LIU, Alexander G. Viewing the Ediacaran biota as a failed experiment is unhelpful. **Nature ecology & evolution**, v. 3, n. 4, p. 512-514, 2019.

EERNISSE, Douglas J.; ALBERT, James S.; ANDERSON, Frank E. Annelida and Arthropoda are not sister taxa: a phylogenetic analysis of spiralian metazoan morphology. **Systematic Biology**, v. 41, n. 3, p. 305-330, 1992.

DELINE, Bradley et al. Evolution of metazoan morphological disparity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 115, n. 38, p. E8909-E8918,

2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.1810575115>. Acesso em: 2 jun. 2020.

FAVARETTO, José Arnaldo. **Biologia: unidade e diversidade**. São Paulo: Saraiva, 2016. 2 v.

FERRIER, David E. K. Evolution of the Hox Gene Cluster. *In: eLS*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/9780470015902.a0023989>. Acesso em: 02 maio 2020.

FRANSOZO, Adilson; NEGREIROS FRANSOZO, Maria Lucia. **Zoologia dos invertebrados**. GEN Roca, 2016.

GBIF. ORG. **GBIF home page**. 2018. Disponível em: <https://www.gbif.org>. Acesso em: 13 maio 2020.

GIRIBET, Gonzalo et al. Triploblastic relationships with emphasis on the acoelomates and the position of Gnathostomulida, Cyclophora, Plathelminthes, and Chaetognatha: a combined approach of 18S rDNA sequences and morphology. **Systematic Biology**, v. 49, n. 3, p. 539-562, 2000.

GIRIBET, Gonzalo; EDGEcombe, Gregory D. **The invertebrate tree of life**. Princeton University Press, 2020.

GROBBEN, Karl. Die systematische einteilung des tierreichs. **Verhandlungen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien**, v. 58, n. 49, p. 1-5, 1908.

HAECKEL, Ernst. **Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von C. Darwin reformirte Descendenz-Theorie, etc.** 1866.

HALANYCH, Kenneth M. et al. Evidence from 18S ribosomal DNA that the lophophorates are protostome animals. **Science**, v. 267, n. 5204, p. 1641-1643, 1995.

HALANYCH, Kenneth M.; PASSAMANECK, Yale. A brief review of metazoan phylogeny and future prospects in Hox-research. **American Zoologist**, v. 41, n. 3, p. 629-639, 2001.

HEJNOL, Andreas; MARTINDALE, Mark Q. The mouth, the anus, and the blastopore – open questions about questionable openings. **Animal Evolution: Genomes, Fossils, and Trees**, p. 33-40, 2009.

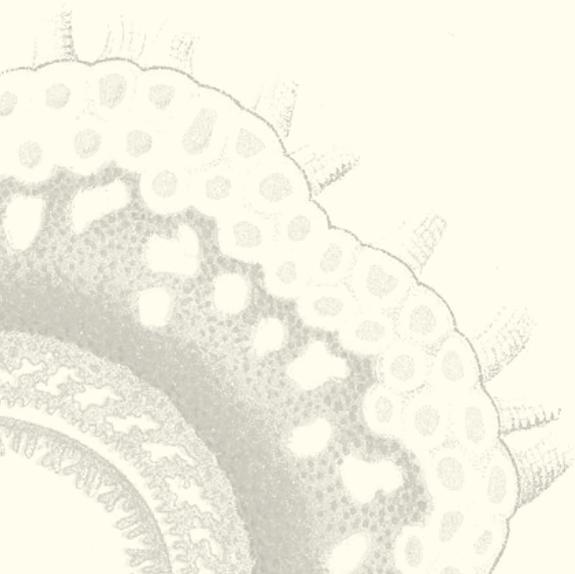
HEJNOL, Andreas. A twist in time – the evolution of spiral cleavage in the light of animal phylogeny. **Integrative and comparative biology**, v. 50, n. 5, p. 695-706, 2010.

HENNIG, Willi. **Phylogenetic systematics**. University of Illinois Press, 1999.

- HOLLAND, Linda Z. Body-plan evolution in the Bilateria: early antero-posterior patterning and the deuterostome–protostome dichotomy. **Current opinion in genetics & development**, v. 10, n. 4, p. 434-442, 2000.
- HOLLAND, Nicholas D. The long and winding path to understanding kidney structure in amphioxus-a review. **International Journal of Developmental Biology**, v. 61, n. 10-11-12, p. 683-688, 2017.
- HOLLAND, Peter WH. Evolution of homeobox genes. **Wiley Interdisciplinary Reviews: Developmental Biology**, v. 2, n. 1, p. 31-45, 2013.
- HYMAN, Libbie Henrietta. **The invertebrates: Protozoa through Ctenophora vol. 1**. The McGraw-Hill Companies, 1940.
- KIYAN, Camila Lie et al. Noções de sistemática filogenética aplicadas à zoologia. In: SILVA, Rosana Louro Ferreira; SILVA, Gabriel de Moura (org.). **Possibilidades Didáticas para o Ensino de Zoologia na Educação Básica**. São Paulo: São Paulo, 2019. p. 117-145.
- MØBJERG KRISTENSEN, Reinhardt; FUNCH, Peter. Micrognathozoa: a new class with complicated jaws like those of Rotifera and Gnathostomulida. **Journal of morphology**, v. 246, n. 1, p. 1-49, 2000.
- LAKE, James A. Origin of the Metazoa. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 87, n. 2, p. 763-766, 1990.
- LAPPIN, Terrence RJ et al. HOX genes: seductive science, mysterious mechanisms. **The Ulster medical journal**, v. 75, n. 1, p. 23, 2006.
- LAUMER, Christopher E. et al. Revisiting metazoan phylogeny with genomic sampling of all phyla. **Proceedings of the royal society B**, v. 286, n. 1906, p. 20190831, 2019.
- LAURENCE, J. **Biologia: ensino médio, volume único**. São Paulo: Nova Geração, 2007.
- LOPES, Sônia; ROSSO, Sergio. **Bio**. v. 2. São Paulo: Saraiva, 2017.
- MARLÉTAZ, Ferdinand et al. Chaetognath phylogenomics: a protostome with deuterostome-like development. **Current Biology**, v. 16, n. 15, p. R577-R578, 2006.
- MARTÍN-DURÁN, José M.; VELLUTINI, Bruno C.; HEJNOL, Andreas. Embryonic chirality and the evolution of spiralian left–right asymmetries. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 371, n. 1710, p. 20150411, 2016a.

- MARTÍN-DURÁN, José M. et al. The developmental basis for the recurrent evolution of deuterostomy and protostomy. **Nature Ecology & Evolution**, v. 1, n. 1, p. 1-10, 2016b.
- MORRIS, S. Conway; SC, MORRIS. A new metazoan from the Cambrian Burgess Shale of British Columbia. **Phil. Trans. R. Soc. B**, n. 285, p. 227-274, 1977.
- NIELSEN, Claus. Entoproct life-cycles and the entoproct/ectoproct relationship. **Ophelia**, v. 9, n. 2, p. 209-341, 1971.
- NIELSEN, Claus. The phylogenetic position of entoprocta, ectoprocta, phoronida, and brachiopoda. **Integrative and Comparative Biology**, v. 42, n. 3, p. 685-691, 2002.
- NIELSEN, Claus. How to make a protostome. **Invertebrate systematics**, v. 26, n. 1, p. 25-40, 2012. Disponível em: <https://academic.oup.com/icb/article/42/3/685/724040>. Acesso em: 30 jan. 2020.
- NIELSEN, Claus. Blastopore fate: amphistomy, protostomy or deuterostomy. **eLS**, p. 1-8, 2019. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/9780470015902.a0027481>. Acesso em: 12 dez. 2019.
- OLIVEIRA, Ana Beatriz Ramos et al. Análise do filme de animação “Vida de Inseto” à luz da Biologia Animal. **III SIMPÓSIO DE ENTOMOLOGIA DO RIO DE JANEIRO**, p. 166, 2016.
- ORTEGA-HERNÁNDEZ, Javier. Exceptionally preserved Cambrian fossils in the genomic era. In: MARTÍN-DURÁN, J. M.; Vellutini, B. (ed.). **Old questions and young approaches to animal evolution**. Springer, Cham, 2019. p. 39-54.
- NETO, Voltaire Paes. O problema da ordem e do progresso. Pensamento Evolutivo. 2018. Disponível em <https://www.pensamentoevolutivo.com/post/o-problema-da-ordem-e-do-progress>. Acesso em: 7 maio 2020.
- MUNHOZ, Marília Malheiros et al. Diversidade e Filogenia de Metazoa. In: SILVA, Rosana Louro Ferreira; SILVA, Gabriel de Moura (org.). **Possibilidades didáticas para o ensino de Zoologia na educação básica**. São Paulo: São Paulo, 2018. p. 39-98.
- RIOS, Eloci Peres; THOMPSON, Miguel. **Conexões com a Biologia**. São Paulo: Moderna Editora, 2016.

- ROSSLENBROICH, Bernd. The notion of progress in evolutionary biology—the unresolved problem and an empirical suggestion. **Biology and Philosophy**, v. 21, n. 1, p. 41-70, 2006.
- ROUSE, Greg W. Trochophore concepts: ciliary bands and the evolution of larvae in spiralian Metazoa. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 66, n. 4, p. 411-464, 1999.
- SANTOS, Charles Morphy Dias; CALOR, Adolfo Ricardo. Ensino de biologia evolutiva utilizando a estrutura conceitual da sistemática filogenética-I. **Ciência & Ensino** (ISSN 1980-8631), v. 1, n. 2, p. 1-7, 2007a.
- SANTOS, Charles Morphy Dias; CALOR, Adolfo Ricardo. Ensino de biologia evolutiva utilizando a estrutura conceitual da sistemática filogenética-II. **Ciência & Ensino** (ISSN 1980-8631), v. 2, n. 1, p. 1-8, 2007b.
- SANTOS, Charles Morphy D.; KLASSA, Bruna. Despersonalizando o ensino de evolução: ênfase nos conceitos através da sistemática filogenética. **Revista Educação: Teoria e Prática**, v. 22, n. 40, 2012.
- SCHOLTZ, Gerhard. The Articulata hypothesis—or what is a segment? **Organisms Diversity & Evolution**, v. 2, n. 3, p. 197-215, 2002.
- TECHNAU, Ulrich; SCHOLZ, Corinna B. Origin and evolution of endoderm and mesoderm. **International Journal of Developmental Biology**, v. 47, n. 7-8, p. 531-539, 2003.
- VALENTINE, James W. Cleavage patterns and the topology of the metazoan tree of life. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 94, n. 15, p. 8001-8005, 1997. DOI: 10.1073/pnas.94.15.8001.
- WEIGERT, Anne; BLEIDORN, Christoph. Current status of annelid phylogeny. **Organisms Diversity & Evolution**, v. 16, n. 2, p. 345-362, 2016. DOI: 10.1007/s13127-016-0265-7.



7

O DESCONHECIDO REINO DOS FUNGOS

Bárbara Letícia Botura Schünemann

Melissa Palacio

Nicolas do Carmo Regio

Ilustração: Lucca Chemello

Introdução

O que vem a sua mente quando você pensa em “Fungos”? Uma definição abstrata ou terminologia desconexa e perdida na memória? O champignon e os demais cogumelos apreciados na culinária? Ou quem sabe eles te remetem a doenças, morte e ou podridão?

Não se sinta culpado se a última opção foi a que perpassou sua mente. É comum que a percepção da maioria das pessoas seja algo que Fraga (2017) definiu como “Concepção Pessimista” em seu capítulo sobre a Evolução dos Microrganismos no livro “Evolução Biológica da pesquisa ao ensino”. Ele explica que isso está ligado a um longo processo histórico de como se desenvolveu o estudo da microbiologia e sua limitação a uma associação com processos prejudiciais ao ser humano. No caso particular dos fungos, essa associação excede a esfera microscópica e atinge também proporções visíveis a olho nu, culminando numa representação material e palpável destes temores. Isto, por sua vez, vem a amplificar o receio inicial das pessoas sobre este grupo, fazendo valer o oposto da velha máxima “o que os olhos não veem o coração não sente”.

O Reino Fungi, entretanto, possui uma dicotomia incrível. Se analisarmos apenas o Filo Basidiomycota, por exemplo, encontramos diversas espécies que são tóxicas, alucinógenas ou até comestíveis; outras espécies possuem propriedades nutritivas ou são patogênicas; outras são consideradas pragas nas lavouras e algumas são importantes ferramentas de controle biológico; e várias são apenas seres vivos sem qualquer valor utilitarista associado, apenas existindo. Acima disso, todas possuem um importante atributo em comum: fazem digestão externa alimentando-se por absorção. Com isto, intuitivamente somos ensinados a associar os fungos ao processo ecológico da decomposição de matéria orgânica morta, o que na verdade é uma grande dádiva. Afinal, você consegue imaginar como seria o planeta sem os fungos? Certamente nada parecido com o que vemos hoje. Pensando por este lado, o Reino Fungi seria um dos grandes responsáveis pela ciclagem de nutrientes e, por conseguinte, um dos principais grupos atuantes na manutenção da vida na Terra.

Apesar disso, muitas vezes a percepção deste processo vem enraizada a uma conotação de podridão no seu aspecto mais asqueroso: como algo sujo, nojento e nocivo; e não como uma das formas de reciclagem de nutrientes na natureza. Com ainda mais força, o ensino da **micologia** (nome dado à ciência que tem por objeto de estudo os fungos) e principalmente a sua abordagem pelos meios de comunicação, associam o grupo a doenças e outros problemas que afligem a humanidade e toda a sua visão antropocêntrica de mundo. Esta visão utilitarista, por sua vez, acaba por se misturar à concepção pessimista do Reino Fungi e esconde atrás de preconceitos um grupo que por si só é imenso na sua diversidade, abundância e importância ecológica. Por isso, nos últimos anos, diversos micólogos vêm reiterando a necessidade de uma forma de ensino sem preconceitos desses organismos. Um grande avanço foi a adoção do termo “**Funga**” para denotar a diversidade de fungos, tal qual fauna e flora denotam para animais e plantas. Acreditamos que o ensino da proposta “FF&F” (Flora, Fauna e Funga) (Kuhar et al., 2018) é o primeiro passo para um entendimento livre de julgamentos dos fungos desde o ensino básico.

Sendo assim, neste capítulo analisaremos a Funga por sua história evolutiva, assim como, pela diversidade de seus componentes, buscando a desestigmatização da micologia e propondo um olhar ecológico-evolutivo como forma de ensino.

I. O que são os Fungos?

Como se não bastasse a concepção pessimista e antropocêntrica disseminada sobre os fungos, o grupo tem sido historicamente negligenciado do ponto de vista científico, uma vez que foi tradicionalmente investigado por botânicos. Um exemplo disso são as meras 50 páginas dedicadas aos fungos, de um total de 1200, na clássica obra *Species Plantarum* (1753) de Linnaeus. Há apenas 40 anos os fungos foram separados em um Reino próprio: o Reino Fungi, justamente por apresentarem características morfológicas e funcionais únicas e que os distinguem das plantas e dos demais seres vivos. Esse atraso, além de prejudicar o conhecimento geral do grupo, também deixou marcas na nomenclatura e no estudo científico dos fungos, algo que podemos observar até hoje. No entanto, com o passar das gerações, a micologia avançou consideravelmente, ao passo que hoje podemos inclusive reivindicar um ensino igualitário e livre de preconceitos da disciplina no ensino básico.

Dentre todos os seres vivos do planeta Terra, os fungos compõem um dos clados com maior diversidade. Acredita-se que existam entre 2.2 e 3.8 milhões de espécies na natureza (Hawksworth e Lücking 2017), das quais apenas 144.000 já foram devidamente descritas e classificadas. Eles são, atualmente, considerados o segundo maior grupo de eucariotos, no entanto a falta de micólogos e a conturbada história filogenética do grupo os coloca nessa posição de desconhecimento. Na melhor das hipóteses, conhecemos apenas 8% da Funga total estimada para o mundo inteiro, o que acaba por dificultar estudos evolutivos do grupo. Outro problema é o baixo registro fóssil que coloca o possível surgimento dos fungos em intervalos de tempo imensos (confira o quadro “Evolução dos fungos”).

Para entender melhor o que caracteriza um fungo é fundamental compreender o contexto filogenético do Reino em si. Apesar da histórica relação dos botânicos com a micologia, o **Reino Fungi** é, na verdade, evolutivamente **mais próximo aos animais do que às plantas**. Juntamente com o Reino Animalia e alguns outros eucariotos, os fungos fazem parte de um supergrupo denominado **Opisthokonta** (consulte a figura 3), que por sua vez pertence ao domínio Eukarya. Dentro de Opisthokonta, os organismos unicelulares apresentam células com flagelos posteriores usadas para propulsão. Embora esse traço seja atualmente incomum, tanto para fungos quanto animais, remanescentes dessas células ainda podem ser encontrados nos espermatozoides e nos esporos fúngicos dos quitrídeos. Opisthokonta é formado principalmente por duas grandes linhagens, denominadas Holozoa e Holomycota, que são diferenciadas pelos tipos de digestão. Ambas as formas são heterotróficas, ou seja, buscam no ambiente seu alimento, o que por si só já exime os fungos de qualquer parentesco próximo com as plantas.

Os organismos pertencentes a Holozoa (animais e seus parentes mais próximos) realizam digestão interna, isto é, ingerem o alimento para posteriormente degradar e absorver os nutrientes, dentro do corpo. Por outro lado, os organismos pertencentes a Holomycota (fungos e seus parentes mais próximos) realizam este processo de digestão externamente ao seu corpo, absorvendo posteriormente apenas os nutrientes, que denominamos **heterotrofia por absorção**. Dentro dos aspectos que caracterizam o Reino Fungi este é um dos mais relevantes, visto que, para decompor o substrato, os fungos secretam enzimas digestivas, alterando quimicamente o ambiente ao seu redor. Isto vem a ser uma das contribuições ecológicas mais importantes desses organismos para a natureza, pois transforma biomassa em solo e possibilita que parte da matéria orgânica morta possa voltar a ser vida, um dia.

Outra característica notável é a variedade morfológica, a nível celular, que o Reino Fungi apresenta. A estrutura somática dos fungos pode ser tanto unicelular, como nas **leveduras** (que encontramos no fermento biológico), quanto multicelular - neste caso sendo composta por filamentos alongados chamados de **hifas**. Dentro dos fungos

filamentosos são encontrados dois grandes tipos de hifas: as **hifas septadas** que apresentam uma parede transversal que divide as hifas em compartimentos; e as **hifas cenocíticas**, sem divisões entre as mesmas, onde o citoplasma é conectado entre todas. O conjunto de hifas é denominado **micélio**, e este é responsável por formar as estruturas de reprodução sexual dos fungos, como, por exemplo, os cogumelos e orelhas de pau (figura 1).



Figura 1. Representação do corpo somático, formado pelo micélio (conjunto de hifas) que permanece no substrato; e do corpo reprodutivo (neste caso um cogumelo) responsável pela reprodução. Os tamanhos na imagem são meramente ilustrativos, não representando tamanhos reais.

Nestes corpos reprodutivos são produzidos os **esporos**, que nada mais são do que as células reprodutivas responsáveis pela dispersão. O crescimento hifal acontece no ápice das células, que por sua vez apresentam **autotropismo negativo**. Desta forma, as hifas crescem na direção oposta ao próprio micélio, o que otimiza a eficiência do forrageamento e direciona o crescimento do organismo para novos espaços

do substrato, de forma indeterminada, maximizando a sua utilização (figura 2). Por fim, isso resulta em uma rede organizada de hifas interconectadas, semelhante a uma geometria fractal.

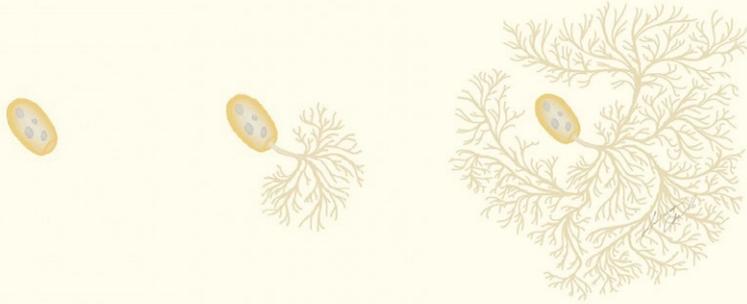


Figura 2. Esporo crescendo e formando um micélio.

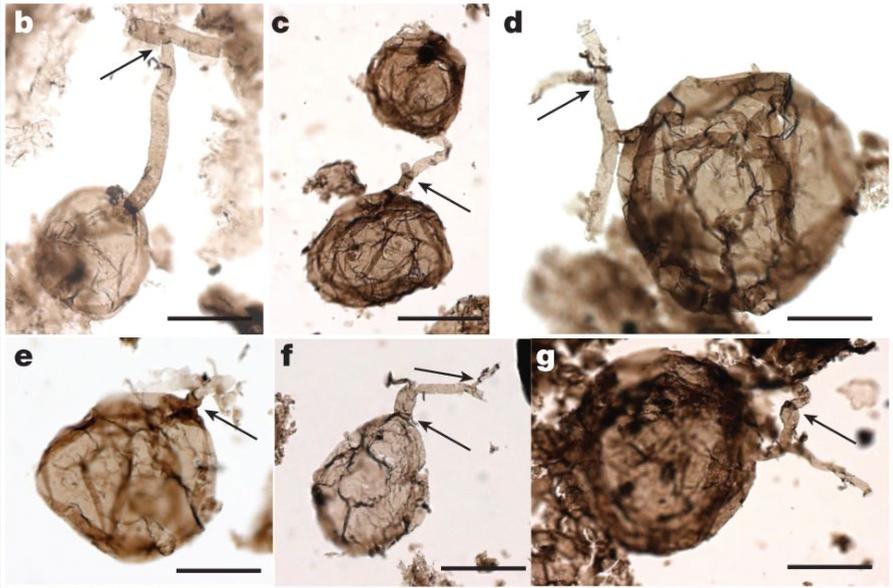
Além da heterotrofia, outro caracter conservado do ancestral em fungos e alguns animais são as estruturas formadas por **quitina**. Todos os organismos do Reino Fungi apresentam parede celular composta por este polissacarídeo, o que por sua vez transforma as hifas em células resistentes e flexíveis ao mesmo tempo. Isso aumenta a capacidade de nutrição por absorção e protege as células estruturalmente da pressão interna gerada pela osmose. Outra característica importante que esta rigidez celular das hifas permite é a formação de corpos reprodutivos macroscópicos eretos e capazes de se sustentar, como os cogumelos e basidiomas em geral.

A otimização do forrageamento, graças às múltiplas enzimas digestivas encontradas nos fungos, que permitem a exploração de uma variedade imensa de nichos e substratos não utilizados por outros organismos, assim como a capacidade de se reproduzir tanto sexual quanto assexuadamente, em um número prolífico de esporos, são algumas das características que fazem do Reino Fungi um dos grupos de organismos mais bem-sucedidos da atualidade.

Evolução dos fungos

Conhecendo o registro fóssil dos fungos

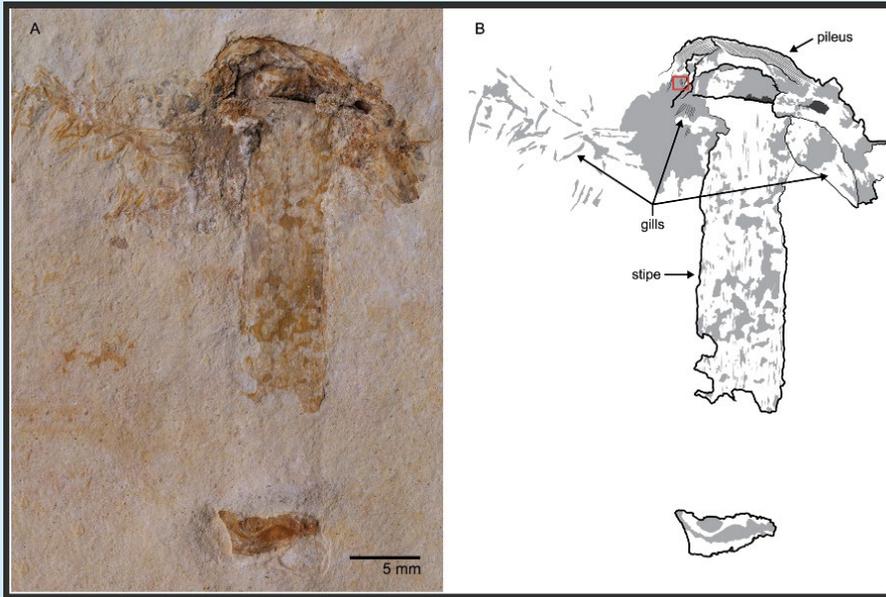
Sabe-se que os fungos possuem origens muito antigas na história geológica, com evidências indicando que eles habitam terra firme há pelo menos um bilhão de anos. Essa idade mínima foi obtida a partir do descobrimento de fósseis no Ártico, mais especificamente em território canadense (Loron et al., 2019). Embora fungos fósseis sejam especialmente difíceis de serem encontrados, devido à sua estrutura perecível e não-mineralizada, descobertas recentes, como o “Fungo de 1 bilhão de anos” no Canadá, nos ajudam a elucidar melhor a história evolutiva do grupo. Atualmente, encontramos na literatura 137 registros fósseis de fungos não-liquenizados e 182 liquenizados (Taylor, 2015), entre eles um cogumelo fossilizado: *Gondwanagaricites magnificus*, encontrado aqui no Brasil! Mais precisamente na Chapada do Araripe, no Ceará. Outro registro notável é *Prototaxites*, um fungo gigante que crescia até 8 metros de altura datado do período Siluriano tardio (há 443-416 milhões de anos atrás). A primeira vista, os paleontólogos acreditavam que se tratava de mais uma árvore fóssil, não obstante análises recentes indicaram características fúngicas. Outra descoberta importante foram os diversos fósseis preservados no “Cherte de Rhynie” que data de aproximadamente 400 milhões de anos. O cherte em questão foi encontrado na Escócia e seu conteúdo nos mostra pequenos fungos associados a algumas das primeiras plantas terrestres conhecidas na paleontologia (Taylor, 2015). Isso evidencia o papel essencial que o Reino Fungi teve, e continua tendo, na colonização do ambiente terrestre graças a estas relações formadas por micorrizas que abordaremos melhor quando falarmos de Glomeromycota.



Fotografias microscópicas do fóssil de fungo *Oursaphira giraldae* de 1 bilhão de anos no Canadá. Escala 30 μ m. Imagem retirada de Loron et al. (2019).



Fotografia do fóssil *Prototaxites* de 443-416 milhões de anos na Arábia Saudita. Escala 30 cm. Imagem retirada de Taylor (2015).



.Fotografia do cogumelo fóssil *Gondwanagaricites magnificus* de 113-120 milhões de anos na Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. Escala 5 mm. Imagem retirada de Heads et al. (2017).

Adicionalmente, os fungos também foram os organismos eucarióticos que mais obtiveram sucesso na Terra após extinções em massa de vários períodos da história geológica da Terra (e.g. Permiano-Triásico e Cretáceo-Paleogeno). Com o desaparecimento da maioria dos organismos durante essas grandes extinções, quantidades imensas de “alimento”, que no caso dos fungos vem a ser os restos mortais das espécies extintas, ficaram disponíveis para consumo, algo que é evidenciado pelos registros fósseis.

Referências

- HEADS, S.W. et al. The oldest fossil mushroom. **PLoS ONE** 12(6): e0178327, 2017.
- LORON C.C. et al. Early fungi from the Proterozoic era in Arctic Canada. **Nature** 570 (7760), p. 232-235, 2019.
- TAYLOR, T. N. et al. **Fossil Fungi**. Academic Press, London, 2015.

2. Histórico dos Grupos

Devido a essa imensa diversidade de espécies, a classificação dos fungos é fundamental para se conseguir estudar e entender esses organismos. Robert Whittaker, o mesmo pesquisador que propôs o Reino Fungi, também formulou, em 1969, um sistema de classificação do grupo em três sub-reinos: *Eumycota*, *Gymnomycota* e *Dimastigomycota*. Os últimos dois sub-reinos atualmente não pertencem ao Reino Fungi. Já o sub-reino Eumycota foi classificado em quatro grandes filos: *Chytridiomycota*, *Zygomycota*, *Ascomycota* e *Basidiomycota*. Este é apenas um dos muitos sistemas de classificação do Reino Fungi que existem, visto que, em função de classificá-lo de uma forma que reflita a história evolutiva dos grupos, mais recentemente, com a ajuda de técnicas e análises filogenéticas, têm sido propostos sistemas de classificação com oito (Spatafora et al., 2016; Willis 2018) e até 18 filos (Tedersoo et al., 2018).

Contudo, tantos nomes e filos podem confundir e afastar quem busca entender um pouco mais sobre este maravilhoso grupo de organismos. Portanto, para evitar cada vez mais essa compartimentalização da biologia, inclusive dentro do ensino dos fungos, sugerimos que o Reino Fungi seja subdividido em cinco principais grupos: **Quitridios**, **Zigomicetos**, **Glomeromycota**, **Ascomycota** e **Basidiomycota**. Os dois primeiros, apesar de não serem grupos naturais, apresentam algumas características que nos permitem agrupá-los e distingui-los separadamente, e por isso não possuem o terminal “mycota”, característico dos filos fúngicos. Esta classificação busca focar nas novidades evolutivas e/ou atributos de cada grupo para facilitar o entendimento e o ensino dos mesmos, principalmente nos âmbitos ambiental e ecológico. Os cinco também são os grupos que aparecem com mais frequência em livros e materiais didáticos, o que ajuda a evitar um maior estranhamento por parte de alunos e professores. Sendo assim, durante as próximas páginas deste capítulo, trataremos individualmente cada um dos grupos (figura 3), buscando abordá-los sob um aspecto ecológico-evolutivo.

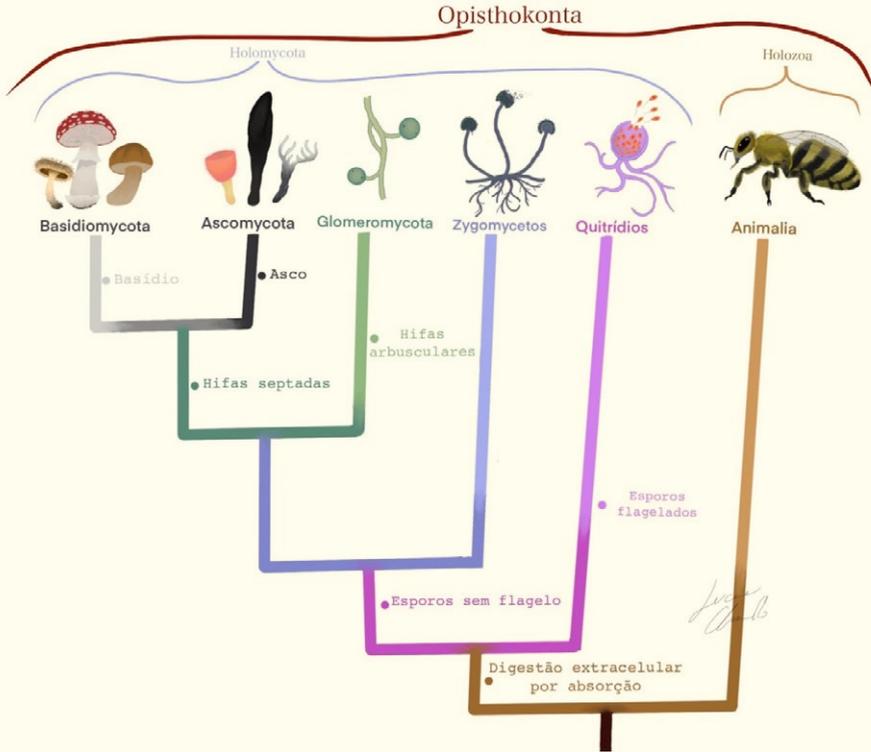
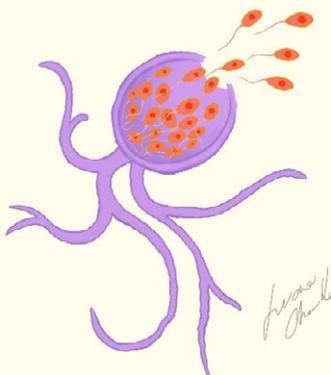


Figura 3. Árvore filogenética do Reino Fungi representando os cinco grupos: Quitrídios, Zigomicetos, Glomeromycota, Ascomycota e Basidiomycota, que junto com outros organismos formam o grupo Holomycota. E também representando Animalia, grupo irmão dos fungos, que junto com outros organismos formam Holozoa. Essas duas divisões pertencem ao grande grupo Opisthokonta.

3. Quitrídios no Antropoceno



No mundo inteiro, populações de anfíbios, que não mantêm contato direto entre si, têm perecido de maneira semelhante. Embora um dos motivos óbvios seja a crescente degradação do meio ambiente, outro, nem tão óbvio, envolve um certo fungo. Este, por sua vez, é um quitrídio, habitante de rios e lagos do leste asiático. Seu nome científico é *Batrachochytrium dendro-*

batidis, apelidado carinhosamente pelos cientistas de “Bd”. Mas afinal, o que anfíbios e um fungo asiático tem a ver com o ensino de fungos? Para entender melhor essa questão teremos que analisar o que de fato ocorre nestes locais.

Era uma vez um ambiente aquático localizado no continente asiático. Tudo lá funcionava como em qualquer outro ecossistema no mundo, mesmo que talvez não da forma mais harmoniosa e equilibrada que um cérebro humano consegue conceber. Apesar disso, lá viviam os mais diversos seres vivos, anfíbios e quitrídios inclusos. Humanos também se faziam presentes neste ambiente, exercendo o seu papel na cadeia alimentar. A carne de rã era uma das iguarias mais apreciadas por eles. Com o tempo, o tráfego humano a nível global sofreu um aumento abrupto, e com eles, foram levando consigo outros seres vivos juntos. As deliciosas rãs se tornaram um item de apreciação cultural e, com a mercantilização, passaram a ser transportadas para outras regiões.

Estas regiões, por sua vez, evoluíram de forma independente, com seus próprios seres vivos e suas próprias interações. O transporte de rãs era feito com animais vivos e apesar do intuito ser a comercialização para o consumo, alguns desses animais se espalharam pelos diferentes ambientes. Na carona deles foram alguns quitrídios, até então inofensivos, entre eles o Bd. O resultado desse intercâmbio de espécies, até o momento, foi a extinção de aproximadamente 200 espécies de anfíbios, sendo 15 delas no Brasil.

Desde então, o Bd ficou conhecido por fungo assassino e recebeu o título de “patógeno mais destrutivo do mundo”, em termos de diversidade. Acontece que, por não terem coevoluído, os anfíbios das outras partes do planeta não conseguiam conviver de forma saudável com este quitrídio, o que culminou em uma relação parasítica. Isto acabou por transformá-lo em um agente causador de quitridiomicose, letal para estes novos hospedeiros. Mas afinal, o que caracteriza um fungo como um quitrídio?

Os quitrídios apresentam esporos flagelados, denominados **zoósporos**. Esse atributo torna o grupo bem sucedido em ambientes aquáticos. O flagelo é considerado uma característica **plesiomórfica**, sendo

herdada do ancestral comum de fungos e animais, algo que foi perdido nos demais grupos fúngicos.

Eles são o único grupo de fungos que não forma micélio e, por isso, seus organismos são microscópicos. Sua estrutura corporal é constituída por hifas cenocíticas, que produzem uma estrutura multinucleada, esférica, denominada talo. O talo se ancora a materiais sólidos de origem orgânica através de hifas finas (como a pele úmida dos anfíbios, no caso do Bd). A alimentação ocorre por absorção do substrato onde o fungo está ancorado. Quando os nutrientes ficam limitados, o talo passa a se reproduzir por zoósporos, para a dispersão. Após a liberação, eles se locomovem a procura de um novo substrato. O flagelo, além da função de locomoção, também possui um papel muito importante na localização desse substrato.

Os quitrídios habitam principalmente ambientes aquáticos, muito devido a seus esporos flagelados. Eles desempenham o papel ecológico de decompositores de vida livre, em sua maioria, sendo o principal grupo responsável pela decomposição de matéria orgânica vegetal nesses locais. Pesquisas sugerem que o surgimento e evolução destes organismos deve ter ocorrido em água doce, e secundariamente evoluído para habitar outros ambientes.

Além das espécies aquáticas, os quitrídios também podem ocorrer em solos úmidos, sendo registrados em ambientes extremos, como em altitudes elevadas, próximos a fontes termais e em regiões glaciais. Algumas espécies também ocorrem dentro do trato digestivo de herbívoros, exercendo uma relação simbiótica e auxiliando na decomposição de celulose e hemicelulose. Outras espécies ainda possuem relação parasítica com diversos hospedeiros, como é o caso do Bd, que encontra na pele úmida dos anfíbios um ambiente propício para se desenvolver. Isto, em contrapartida, gera restrições na capacidade dos anfíbios de captar eletrólitos, o que leva os infectados à morte por ataque cardíaco.

Todos esses exemplos de modo de vida nos mostram a diversidade gigantesca que pode ser encontrada no Reino Fungi como um todo. Características como os zoósporos, exclusivos dos quitrídios, e outras que veremos ao longo do capítulo, nos contam mais sobre a evolução do Reino. Além disso, a quitridiomiose é um ótimo exemplo para ser

utilizado em sala de aula. Não simplesmente como mais uma doença ou um agente causador de extinções, mas como um fomentador de discussões a partir de diferentes perspectivas, levando em conta o seu contexto histórico, como fizemos acima.

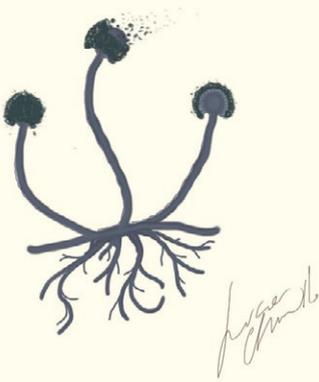
Possibilidades no ensino de Micologia I

A partir de uma doença, que está dizimando populações de anfíbios, entendemos como os fungos podem nos ajudar a elucidar o ensino de evolução, e como eles também estão inseridos neste contexto. Isto pode ser feito, por exemplo, ao levantar questionamentos como “De quem é a culpa? Do fungo que está ocupando novos nichos ou dos humanos que o introduziram no ambiente?”. Podemos discutir como as ações antrópicas influenciam processos evolutivos nos diferentes organismos e ecossistemas, chamando a atenção para um processo que especialistas têm chamado de “Nova Pangeia”, onde seres vivos dos mais diversos lugares do globo interagem como se não houvesse fronteiras para impedi-los.

Também podemos estender essa discussão a como a introdução de espécies em locais nos quais elas não evoluíram pode induzir perturbações no processo de adaptação (em que os organismos estão adaptados a determinado local e tempo); ou como ações antrópicas podem acarretar, mesmo que de forma indireta, na extinção de outras espécies, contribuindo para uma “sexta extinção em massa” que diversos cientistas acreditam estar acontecendo (Kolbert 2014.)

Por fim, pensar em quitrídios associando-os apenas a doenças, ignorando o fato de que existem mais espécies mutualistas do que patogênicas, é fruto da concepção pessimista sobre os fungos, presente na sociedade e inclusive no contexto de ensino. Repousar a culpa de um “anficídio” em massa em outro ser, que não nós mesmos, é uma forma de abnegar esta responsabilidade e continuar os negócios. Os mesmos que desde a modernidade destroem o meio ambiente e “fazem” o planeta girar. Bem vindos ao Antropoceno.

4. A importância oculta nos Zigomicetos



Diferentemente dos quitrídios, os demais grupos fúngicos perderam seus flagelos durante a evolução. Essa perda privou os esporos da capacidade de se locomover, mas possibilitou a conquista dos mais diversos habitats e o desenvolvimento de diferentes estratégias evolutivas de reprodução. Os zigomicetos representam, para os fungos, a independência do ambiente aquático.

O grupo inclui algumas das espécies que nos são mais familiares. Afinal, as encontramos diariamente crescendo em pães, frutas e até nas paredes e roupas. Alguns *mofos* e *bolores* são notórios representantes do grupo, os mesmos que também são os principais responsáveis pela concepção pessimista sobre o Reino Fungi na sociedade. Apesar disso, os zigomicetos apresentam uma diversidade gigantesca de modos de vida, estratégias ecológicas e adaptações importantes que podem ser abordadas num ensino desestigmatizado da micologia, como bem veremos a seguir.

Os zigomicetos, assim como os quitrídios, são formados por **hifas cenocíticas**. Contudo, eles possuem uma apomorfia interessante: apresentam **crescimento micelial**, algo tão importante que foi conservado em todos os demais grupos fúngicos. Essas características os levam a ter um rápido desenvolvimento, sendo inclusive considerados a primeira fase da sucessão ecológica no processo de decomposição. Outra característica importante é a imobilidade de seus esporos. Como não há mais o flagelo para auxiliar na locomoção, o grupo explora outras estratégias para a dispersão dos mesmos. Algumas são comuns, como pelo vento ou na carona de animais. No entanto, algumas são bem exóticas...

O gênero *Pilobolus*, por exemplo, apresenta hábito coprófilo, ou seja, se desenvolve em esterco, mais especificamente no esterco de animais

pastejadores. Contudo, este fungo necessita passar pelo trato digestivo destes herbívoros para só então completar seu ciclo reprodutivo nos excrementos do animal. Sendo assim, o gênero desenvolveu um atributo peculiar para dispersar seus esporos: fototropismo positivo, ou seja, apresenta crescimento em direção à luz. Este estímulo é importante porque, quando o corpo reprodutivo está completamente desenvolvido, uma massa de esporos é lançada a uma velocidade que pode atingir até 90km/h rumo ao pasto iluminado mais próximo, alcançando até 2,5 metros de distância do ponto de origem. Isso ocorre porque o seu corpo reprodutivo, que chega a medir no máximo 1cm, desenvolve uma vesícula de água que é capaz de armazenar uma pressão similar a cinco atmosferas. O desenvolvimento dessa dispersão ativa, por meio de um disparo, é algo notável para um organismo tão diminuto.

No geral, podemos encontrar duas formas de reprodução dos zigomicetos: sexual e assexual. Em ambos os tipos de reprodução, os esporos podem ser liberados na presença ou ausência de água, através de correntes de ar, contato com animais ou gotas de água da chuva. Também há exemplos de caso ativo de dispersão, onde a estrutura reprodutora emite os esporos em alguma direção específica, por exemplo, na direção da luz, como o *Pilobolus*. Na forma assexual, os esporos são produzidos por uma estrutura chamada **esporângio** e são dispersos, na maioria dos casos, por correntes de vento. Uma vez liberados, crescem assim que encontram um substrato propício.

A reprodução sexual dos fungos pode ocorrer a partir de diferentes estratégias, uma delas é o exótico exemplo do gênero *Pilobolus*. O corpo somático dos zigomicetos pode crescer da fusão de dois tipos diferentes de hifas somáticas, que crescem a partir de **zigósporos** (célula sexual que dá origem ao nome do grupo), comumente denominados esporo + e esporo - (figura 4). O crescimento a partir de duas hifas somáticas distintas gera uma maior diversidade genética para o fungo, visto que os zigósporos são produzidos por meiose.

O **zigosporângio**, estrutura sexual produtora de zigósporos, nos dá uma luz sobre como ocorreu a transição dos fungos para ambientes terrestres e com pouca disponibilidade de água. Essa estrutura pode se comportar como um esporo de resistência se enfrentar adversidades,

tornando-se inativa até que tenha condições favoráveis para a liberação dos zigósporos, perpetuando a reprodução do grupo.

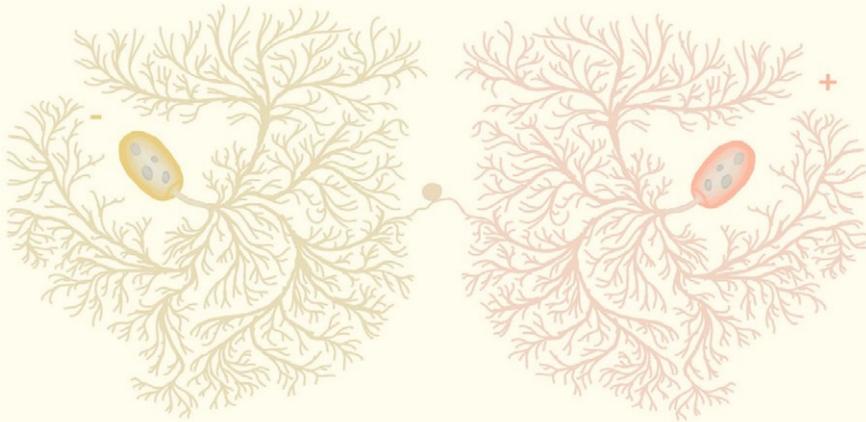


Figura 4. Dois esporos sexuais de diferentes composições genéticas (esporo + e esporo -) se encontrando e fundindo. Os tamanhos são meramente ilustrativos, não havendo representação real.

Possibilidades no ensino de Micologia II

Os zigomicetos nos permitem abordar as diferentes concepções apresentadas na introdução deste capítulo. Estimular um ensino que enfatiza apenas o lado antropocêntrico, onde o aluno associa os fungos ao apodrecimento de seus alimentos e às manchas em suas paredes, e ignora o fato destes organismos participarem da ciclagem dos nutrientes, exercendo um papel essencial na natureza, é perpetuar uma concepção pessimista dos fungos na sociedade. Em contrapartida, abandonar experimentos como a observação do crescimento de bolores em pães seria afastar o aluno de um estímulo visual importante para o aprendizado do conteúdo.

Sendo assim, estimulamos que experimentos como este sejam realizados em aula. Contudo, alertamos para que os ensinamentos sejam despidos de qualquer visão antropocêntrica. Ao acompanhar a decomposição de um alimento, devemos transformar este estímulo visual em uma conexão com o processo da ciclagem de nutrientes que ocorre na natureza, e muitas vezes não passa de um conceito abstrato para o aluno. Devemos dar ênfase à importância que os zigomicetos repre-

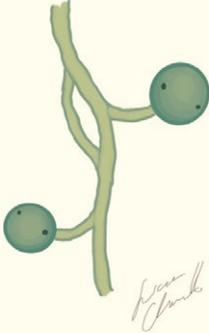
sentam para o desenvolvimento de ecossistemas, afinal, participam do primeiro estágio da sucessão ecológica em materiais orgânicos. Devemos contar aos alunos que este grupo não é formado apenas por espécies sapróbias, mas também por diversos modos de vida, cada qual com a suas características extraordinárias, como acompanhamos no exemplo de *Pilobolus*.

E por fim, devemos alertar que assim como outras formas de vida no planeta, os fungos evoluíram de ambientes aquáticos para terrestres, e os zigomicetos representam justamente a colonização de um ambiente que até então era inóspito e repleto de adversidades para a vida em si. Afinal, nenhum ser vivo teria evoluído da forma como os conhecemos se os fungos fossem restritos aos corpos d'água. Mas isso entenderemos melhor com a ajuda do próximo grupo.

Outra característica essencial para a sobrevivência e sucesso reprodutivo do grupo são os **feromônios**, que nada mais são do que metabólitos secundários produzidos pelos fungos. Estes metabólitos, também reconhecidos em seres humanos, têm uma função específica na reprodução de zigomicetos: encontrar hifas geneticamente diferentes para que ocorra a fusão e posterior produção do corpo reprodutivo.

Além disso, o grupo também apresenta variados modos de vida. A maioria das espécies de zigomicetos conhecidas pela ciência são sapróbias, sendo encontradas nos mais diversos substratos orgânicos, onde realizam a decomposição primária, se alimentando principalmente de açúcares com baixo peso molecular. No entanto, algumas espécies possuem hábito parasita, atingindo tanto vegetais quanto animais e até outros fungos. Elas são capazes de desenvolver uma hifa especializada, denominada haustório, para extrair nutrientes das células vivas do hospedeiro. Outro modo de vida presente são os chamados “fungos entomopatogênicos”, conhecidos por infectar diferentes espécies de artrópodes, matando-os, para completar seu ciclo de vida (para mais informações, veja a seção sobre Ascomycota).

5. A vida no ambiente terrestre: o legado de Glomeromycota



Você já parou para pensar sobre como começou a vida no ambiente terrestre? Como organismos ancestrais saíram dos ambientes aquáticos e conquistaram terra firme? Usualmente quando pensamos nisso, logo nos vem à mente o caso dos vertebrados, mas e se pensarmos nas plantas? Como foi essa conquista?

Bom, você deve estar imaginando porque estamos falando de plantas no capítulo de fungos, mas e se nós te dissemos que os fungos foram essenciais para essa colonização?

Há cerca de 500 milhões de anos começou uma relação simbiótica que mudou o mundo, literalmente. Algumas plantas aquáticas ancestrais começaram a tolerar que fungos habitassem suas “raízes” (entre aspas porque este órgão vegetal só surgiu um tempo depois desse processo; apesar disso, essas estruturas eram semelhantes a raízes, em termos funcionais). O fungo passou então a se hospedar e a depender da glicose da planta. Para as plantas, essa **relação micorrízica**, permitiu que elas vivessem no ambiente terrestre, até o momento habitado apenas por vertebrados, artrópodes, bactérias e outros fungos.

Esse evento é documentado por fósseis e, graças a isto, podemos voltar no tempo para tentar entender como esses grandes processos ocorreram. Nesse caso, temos o morfogênero vegetal *Aglaophyton*, encontrado no já citado “Cherte de Rhynie”, datado de 405 milhões de anos. Nele há evidências de relações micorrízicas muito semelhantes às encontradas atualmente em Glomeromycota. Estes registros sugerem que a íntima e benéfica relação entre fungos e plantas provavelmente existe desde os primórdios da colonização do ambiente terrestre. Os fungos foram essenciais nesse processo, uma vez que suas hifas finas conseguem penetrar pequenos espaços e absorvem água e minerais de maneira mais eficiente. Além disso, o crescimento dos micélios te-

ria permitido que solos muito mineralizados sofressem intemperismo, criando solos férteis e possibilitando o crescimento de novos organismos vegetais.

Essa relação micorrízica também permitiu que importantes mudanças globais acontecessem. Com o crescimento das plantas, os níveis de CO₂ na atmosfera foram diminuindo, enquanto o O₂ aumentava. Devido a esse aumento exacerbado nos níveis de oxigênio, surgiu a camada de ozônio e essa proteção contra raios ultravioletas também permitiu que outras formas de vida prosperassem nos continentes, agora habitáveis.

As espécies encontradas em simbiose com as plantas ancestrais provavelmente pertenciam a **Glomeromycota**. Esse é o grupo mais recente descrito no Reino Fungi, por isso, muitas vezes nem é apresentado nos livros didáticos. Sua diversidade ecológica e evolutiva estava oculta nos zigomicetos, porém, estudos moleculares recentes permitiram identificar esse importante grupo como uma linhagem fúngica distinta. Assim como nos zigomicetos, as **hifas são cenocíticas**, contudo, os glomeromicetos apresentam características próprias que nos permitem diferenciá-los, como veremos a seguir.

O grupo é formado majoritariamente por **espécies biotróficas**, ou seja, que se alimentam de células vivas dos hospedeiros que, neste caso, são plantas. Essa associação simbiótica mutualística, benéfica para ambos, é denominada **micorriza**, como bem vimos acima. Atualmente, as micorrizas desempenham um papel fundamental na manutenção da vida e estão presentes em cerca de 90% de todas as plantas, formando uma rede entrelaçada de raízes, fungos e bactérias nas florestas, algo que vem sendo amplamente estudado por diversos especialistas do mundo devido ao seu caráter essencial na manutenção de ecossistemas.

Essa associação íntima entre fungo e planta só é possível devido a algumas características morfológicas distintas. Um exemplo são as **hifas arbusculares**: células fúngicas especializadas em aumentar a superfície de absorção de nutrientes dentro das células vegetais hospedeiras. Este tipo de hifa só é encontrado nestes organismos, sendo, portanto, uma importante autapomorfia do grupo. Além disso, os glomeromicetos apresentam estruturas denominadas apressórios que auxiliam o

fungo a penetrar nas células da epiderme da planta em que se hospedam. Em estágios mais avançados de desenvolvimento, o fungo ainda possui a capacidade de formar vesículas armazenadoras de glicose.

O corpo somático dos glomeromicetos é formado por hifas emaranhadas entre e dentro das células vegetais. Quando o fungo adentra uma célula viva, as hifas arbusculares crescem para absorver os nutrientes e enviá-los ao restante do fungo. Já o corpo reprodutivo, responsável pela perpetuação da espécie, é na verdade um único esporo multinucleado (composto por dezenas ou até centenas de núcleos) com parede celular espessa, formada por várias camadas que cresce na região externa da raiz. Em algumas espécies, este esporo é tão grande (chegam a medir até 600 μm) que é visível a olho nu, algo considerado absurdo nos demais grupos fúngicos (a exceção de alguns líquens). A reprodução ocorre apenas de forma assexuada, e novos organismos podem nascer com a germinação de esporos liberados perto de outra planta, ou até mesmo a partir de hifas fragmentadas que encontram uma nova raiz para colonizar. Essa dispersão ocorre através das partículas de solo ou na carona de organismos que habitam esses locais.

Essa importante relação **endomicorrízica** passa a acontecer quando um fungo começa a crescer dentro da raiz da planta (“endo” = dentro). Para os fungos glomeromicetos, essa associação é obrigatória, já que eles não conseguem sobreviver sem a glicose que extraem da planta. Já estas conseguem sobreviver sem essa associação, mas ter um fungo em suas raízes permite que elas obtenham água e alguns minerais (como fósforo e potássio) de forma mais eficiente, aumentando sua capacidade de crescimento e até mesmo de proteção. Juntos, esses diferentes organismos formam uma associação tão benéfica, que **80% de todas as plantas terrestres possuem associações com os glomeromicetos** e suas micorrizas arbusculares. As micorrizas também podem ser encontradas em outros grupos como veremos a seguir, mas Glomeromycota é o mais frequente e importante nessas interações.

6. Do micro ao macro: a diversidade em Ascomycota



No decorrer da evolução das diferentes linhagens de fungos uma pequena, porém significativa, novidade permitiu uma explosão na diversidade do Reino. Até aqui, os grupos que vimos englobam apenas organismos microscópicos ou diminutos, muito devido ao compartilhamento do citoplasma pelas hifas, que acaba por limitar o crescimento dos indivíduos. Contudo, com o advento da citocinese na célula fúngica e consequentemente da separação celular, estruturas macroscópicas surgiram e possibilitaram o desenvolvimento de diversas estratégias evolutivas.

Desta forma, Ascomycota representa o grupo com a maior riqueza de espécies e conta com notáveis variedades de morfologia. Grande parte destas espécies são fungos **filamentosos** (constituídos por hifas), mas existem também organismos **leveduriformes** (unicelulares). No filo, encontramos diversos modos de vida, como fungos sapróbios, simbióticos, parasitas ou micorrízicos. Não obstante, o grupo conta com poucos micólogos especialistas no Brasil, e a verdadeira diversidade de Ascomycota em regiões neotropicais ainda é pouco conhecida.

Como vimos acima, a grande variedade de formas e hábitos de vida dos ascomicetos vem acompanhada de uma importante sinapomorfia compartilhada com Basidiomycota: são justamente as **hifas septadas**. Nos grupos vistos anteriormente, os fungos eram formados por hifas cenocíticas, onde o citoplasma é compartilhado por todas as células. Agora, com a presença de septos que individualizam o material genético e o citoplasma de cada hifa, o Reino Fungi consegue adentrar a esfera visual macroscópica da natureza. Diversas espécies de Ascomycota e de Basidiomycota produzem corpos reprodutivos sexuais que são

visíveis a olho nu, e, por isso, são comumente denominados “**macrofungos**”.

Cada morfologia desenvolvida pelos ascomicetos apresenta características próprias. Espécies leveduriformes, por exemplo, são consideradas formas derivadas de organização, pois tendo perdido grande parte das suas características e do seu genoma tornaram-se unicelulares. As leveduras habitam principalmente solos e fontes ricas em carboidratos, como frutas em decomposição. Sua habilidade de metabolizar glicose em condições anaeróbicas, produzindo dióxido de carbono e álcool como subprodutos, fez com que elas se tornassem velhas conhecidas da humanidade, pois permitem a produção de pães e a fabricação de cervejas, vinhos e outras bebidas alcoólicas fermentadas. A reprodução desses organismos ocorre principalmente por brotamento, onde o núcleo parental, após dividir-se por mitose, se posiciona em um pequeno broto que surge na superfície da célula mãe. Estes brotos destacam-se e se transformam em novas leveduras, que nada mais são do que clones da sua genitora.

Possibilidades no ensino de Micologia III

Com o estudo desse grupo, percebemos que todos os organismos evoluem de acordo com o ambiente e todas as interações nele estabelecidas. Sendo assim, é inegável que sem os glomeromicetos o processo de colonização do ambiente terrestre teria ocorrido de uma forma completamente diferente. Não obstante, os fungos são muitas vezes excluídos dessa história, algo que ainda acontece atualmente, principalmente quanto às práticas de conservação e manejo dos ambientes que visam a preservação de organismos separados e não das interações em si. Nesse contexto, tudo que possua algum caráter apelativo para a sociedade é priorizado devido a seus valores estéticos, deixando alguns organismos invisíveis (mas essenciais) de lado. Por isso, acreditamos que a importância das interações micorrízicas extrapola qualquer outro aspecto que possa ser abordado sobre os glomeromicetos e incentivamos o ensino dessas antigas e cruciais relações como a melhor forma de abordar este grupo em sala de aula.

A partir do ensinamento de grandes processos naturais, o aluno pode construir uma noção ecológico-evolutiva menos abstrata e mais factual de como a natureza funciona. E nada melhor do que uma rede interconectada que envolve a grande maioria das plantas para exemplificar isso. O mundo subterrâneo esconde relações imprescindíveis para a existência da biodiversidade atual. Façamos jus à influência que os fungos tiveram e ainda têm sobre a vida em terra firme para assim, quem sabe, eliminar este estigma de vilão que estes organismos ostentam perante o senso comum.

Já os ascomicetos filamentosos são aqueles formados por hifas septadas. As espécies vão desde sapróbias (decompositoras) a fungos manipuladores de comportamento de insetos (entomopatógenos). Sua ampla diversidade e ocorrência podem ser explicadas pela gigantesca produção de esporos, que pode ocorrer de forma assexuada ou sexuada. Como temos visto, os esporos são uma das características mais importantes do Reino como um todo. Cada grupo pode ser distinguido através das células formadoras de esporos ou pelas características que eles próprios carregam (o flagelo, no caso dos quitrídios).

A reprodução assexuada neste grupo ocorre com a produção de **conidióforos**, que são estruturas produtoras de **conídios** (nome dado aos esporos assexuais). Os conídios são produzidos a partir de mitose, sendo cópias do núcleo parental. Boa parte da produção de esporos durante o ciclo de vida dos ascomicetos é a partir deste tipo de reprodução. Uma vez dispersos, os conídios começam a crescer quando encontram um local adequado, perpetuando o ciclo da espécie.

A produção de esporos por reprodução sexual, em compensação, é mais complexa. Como nos zigomicetos, aqui também são necessárias células com diferentes composições genéticas para que o cruzamento ocorra. Os esporos sexuais, denominados **ascósporos**, são versões recombinadas dos genes de núcleos parentais que, por isso, carregam maior diversidade genética. Estes ascósporos são produzidos em células especializadas, denominadas **ascos**, em alusão ao seu formato de “saco”. Os ascos estão protegidos em estruturas muitas vezes macros-

cópicas, que chamamos de **ascoma**, e nada mais são do que o corpo reprodutivo dos ascomicetos. Depois de maturados nos ascos, os ascósporos são liberados e dispersos no ambiente.

A dispersão pode ocorrer de formas variadas, dependendo da espécie. Os ascósporos passam a crescer ao encontrarem um substrato propício, e a reprodução sexual só volta a ser possível quando diferentes corpos somáticos (com composições genéticas diferentes) encontram-se e se fundem. A partir dessa fusão, conhecida como **plasmogamia**, as hifas passam a apresentar dois núcleos, um de cada corpo somático. Logo após, forma-se o ascoma (corpo reprodutivo), e os ascos (células reprodutivas). Como as hifas possuem dois núcleos, é preciso ocorrer a fusão deles (chamada **cariogamia**) para que a célula volte a ter apenas um núcleo. Após isso, ocorre a **meiose** que é então seguida de mitose para a produção dos ascósporos. Por fim, eles são novamente liberados no ambiente, dando continuidade ao ciclo de vida.

As variadas formas de reprodução, em conjunto com a septação celular, resultaram, com o tempo, em uma grande diversidade de hábitos no grupo. Um exemplo clássico da variedade de fungos ascomicetos são os líquens. Compostos por uma associação simbiótica, eles não representam um organismo único, mas sim o que muitos cientistas chamam de “**superorganismo**”. Tradicionalmente aprendemos que os líquens são associações entre um ser fotossintetizante e um fungo, onde o fotossintetizante produz glicose e o fungo provê proteção, formando talos que são encontrados nos mais diversos substratos.

Pesquisas recentes sugerem que este superorganismo é, na verdade, formando por até três espécies de fungos (que podem ser filamentosas ou leveduriformes) associadas a algas filamentosas ou cianobactérias. Registros fósseis conservados desses organismos, que datam de pelo menos 600 milhões de anos, tornam essa uma das interações mais antigas já registradas. Essa associação parece ser bem sucedida para os fungos, já que cerca de 42% das espécies descritas dentro de Ascomycota são liquenizadas (ou seja, fazem essas associações simbióticas).

Outro exemplo de modo de vida nem tão convencional são os fungos associados a “formigas zumbis”, como o gênero *Ophiocordyceps*. São denominados entomopatógenos, devido a sua necessidade de pa-

rasitar insetos para completar seu ciclo de vida. Contudo, o mais interessante dessa relação de parasitismo é a capacidade que os fungos desenvolveram de manipular o comportamento dos hospedeiros, algo que Richard Dawkins (1982) identificou como “Fenótipo estendido do parasita”.

A transformação da formiga em “zumbi” começa quando os esporos de *Ophiocordyceps* infectam o hospedeiro. Inicialmente, eles se desenvolvem em forma de leveduras e procuram se alojar na região cerebral da formiga. Uma vez lá, essas leveduras começam a produzir feromônios que funcionalmente servem como um neurotransmissor para o inseto. É nessa hora que o animal passa a ter um comportamento errático e começa a procurar lugares altos, como árvores. Uma vez num ramo alto, o fungo se direciona para os músculos da mandíbula do animal e induz uma potente e interminável mordida na folha. Após isso, os músculos mandibulares são decompostos para que a formiga permaneça fixada no local, ao passo que o fungo começa a se desenvolver na forma filamentosa. As hifas crescem decompondo o corpo do hospedeiro até que formam um ascoma, responsável pela liberação de esporos que infectarão outras formigas, completando o ciclo da espécie (Fredericksen et al., 2017).

7. A evolução pela decomposição



No início deste capítulo questionamos se você conseguiria imaginar um mundo sem os fungos e esperamos ter elucidado um pouco da importância que estes organismos têm para a natureza. Agora que finalmente chegamos ao último filo do Reino Fungi que abordaremos por aqui, reformulamos um pouco a pergunta: você consegue imaginar um mundo sem os decompositores?

Talvez você não encontre isso nos livros didáticos, mas os fungos são imprescindíveis para a evolução e o bom funcionamento da natureza. Sem eles, e as suas contínuas contribuições ecológicas, a natureza conforme a conhecemos colapsaria. Sem o processo de decomposição, especificamente, os rios seriam intermináveis correntes de entulho biológico; as florestas seriam impenetráveis devido ao acúmulo de matéria orgânica vegetal morta; e, sem as micorrizas, essas florestas nem existiriam para começo de conversa. O imaginário, no entanto, é papel da ficção científica, cabe à ciência buscar entender como esses grandes processos se perpetuaram ao longo da história da vida na Terra.

Para tanto, é interessante focarmos nos fósseis. Vimos que, no caso dos fungos, eles são extremamente raros, mesmo assim é possível evidenciar um pouco dessa importância a partir do registro fóssilífero. O primeiro fóssil de um tronco sendo decomposto por um fungo data de 410 milhões de anos, no período Devoniano. Nele, é possível observar hifas septadas, sinapomorfia de Ascomycota e Basidiomycota, decompondo a celulose e a hemicelulose vegetal, deixando para trás um tronco formado por cubos de lignina.

Esse processo foi conservado até hoje, e o chamamos de “podridão marrom” ou “cúbica”. Após este período veio o Carbonífero, e é justamente dele que provém a maior parte das reservas de carvão e petróleo dos dias atuais. A incapacidade de degradar lignina certamente influenciou isso. Contudo, a partir do Permiano (mais precisamente há 286 milhões de anos) começam a ser encontrados registros de “podridão branca”, que nada mais é do que o nome dado ao processo responsável por decompor todos os componentes orgânicos vegetais, inclusive a lignina.

Os basidiomicetos foram os únicos organismos capazes de desenvolver essa importante ferramenta ecológica de decomposição da lignina. A partir disso, estudos nos mostram a ocorrência de uma grande irradiação morfológica, principalmente a partir do período Jurássico, há 208 milhões de anos. Graças a ela, somos capazes de observar a imensa diversidade de estratégias evolutivas, desenvolvidas pelos macrofungos, nestes dias. Justamente por isso, Basidiomycota é o grupo que encontramos com maior frequência e facilidade em florestas,

campos e parques. A grande variedade de formatos e cores dos corpos reprodutivos embeleza os solos e troncos dos mais variados ecossistemas, além do importante papel desempenhado na decomposição que auxilia a manutenção da vida como a conhecemos.

Possibilidades do ensino de Micologia IV

Não há dúvida de que os ascomicetos são muito valorizados. Na verdade, sem o gênero *Saccharomyces*, por exemplo, não teríamos o pão e algumas bebidas alcoólicas, insumos tão importantes na história da humanidade. Para se ter uma noção, com este fungo temos pelo menos 10.000 anos só de interação e domesticação (Garret, 2012; Sicard e Legras, 2011). A produção de pães é inclusive uma atividade escolar interessante para contextualizar este grupo, principalmente no ensino fundamental.

Outro grande exemplo é o gênero *Penicillium*, o grande responsável pelo desenvolvimento da penicilina e da indústria de antibióticos que mudou a forma como a medicina se relaciona com doenças bacterianas, a partir do século XX. Aqui é interessante ressaltar como grandes avanços científicos podem ser provenientes do acaso, já que a majestosa descoberta de Alexander Fleming ocorreu por acidente, não sendo, portanto, fruto de uma “genialidade inerente apenas aos grandes cientistas”. O exemplo da penicilina é uma excelente ferramenta para humanizar o ensino científico, desmistificando o estereótipo de que os cientistas são pessoas dotadas de um intelecto superior inalcançável ou que os avanços científicos são apenas alcançados a partir da vontade humana.

Apesar de tudo, a grande variedade de espécies e modos de vida que encontramos nos ascomicetos são as visões mais importantes do ponto de vista ecológico-evolutivo. Justamente por abranger praticamente todos os hábitos que um fungo pode ter, *Ascomycota* também é um bom modelo para a desestigmatização da micologia. Os líquens, por exemplo, representam uma importante relação mutualística e abrem espaço para a discussão e a compreensão de relações harmônicas e desarmônicas, imprescindíveis na natureza. Os fungos entomopatógenos,

como o *Ophiocordyceps*, são outro exemplo para relações de parasitismo, que usualmente destacam apenas doenças prejudiciais ao ser humano, sem exaltar os incríveis mecanismos que estes organismos desenvolveram para sobreviver no ambiente. Até relações de coevolução podem ser abordadas, haja vista que este processo de manipulação de comportamento é espécie-específico.

A grande irradiação morfológica e de hábitos de vida fazem dos ascomicetos um grupo rico e cheio de abordagens educacionais capazes de exaltar mais do que um viés pessimista ou antropocêntrico dos fungos. Muitas dessas características e possibilidades são compartilhadas com seu grupo irmão, Basidiomycota, como bem veremos a seguir.

A principal autapomorfia que os basidiomicetos apresentam são as suas células reprodutivas denominadas **basídios**, em referência ao seu formato de “pequeno pedestal”. Essa estrutura, que dá nome ao grupo, tem a função de produzir esporos sexuais chamados de **basidiósporos**. Diferentemente do seu grupo irmão, Ascomycota, os basidiomicetos se reproduzem majoritariamente por reprodução sexual, que ocorre quando duas hifas somáticas de basidiósporos diferentes se fundem e formam um novo indivíduo. Vale ressaltar que, apesar de serem reconhecidos como macrofungos, a estrutura somática desses fungos, ou seja, o micélio, ainda é majoritariamente microscópica e subterrânea.

Os basídios, por sua vez, estão localizados no corpo macroscópico que denominamos **basidioma**. Esses corpos reprodutivos variam em forma, tamanho e cor, de acordo com cada espécie. Além da reprodução, os basidiomas tem a função de proteger os basídios e dispersar seus esporos. Os basidiósporos podem soltar-se do basídio de duas formas: ativa, quando o basídio pressiona o esporo para ser disperso (como uma catapulta); ou passiva, quando a dispersão depende de forças externas, como o vento, a chuva e ou pequenos animais capazes de carregar esporos em seu corpo.

Por proverem proteção e serem responsáveis pela reprodução, os basidiomas evoluíram as mais diversas estratégias de dispersão. As di-

ferentes morfologias são o que mais nos chamam a atenção. Além dos tradicionais cogumelos com formato de guarda-chuva, o grupo também apresenta orelhas de pau (encontradas em madeira), fungos que lembram corais, basidiomas gelatinosos e com cores chamativas, fungos em formato de bola ou de estrela, cogumelos que brilham no escuro (bioluminescentes), fungos com aspecto faloide coberto por um véu, entre tantas outras formas. Cada formato possui sua especialidade própria para produzir grandes quantidades de basidiósporos e dispersá-los. Os cogumelos, por exemplo, produzem cerca de 3 bilhões de esporos por dia. Os fungos faloides possuem um cheiro forte responsável por chamar a atenção de moscas que irão dispersar seus esporos. E assim por diante.

Além da importância das cores e formatos dos basidiomas para a evolução das linhagens de Basidiomycota, também enfatizamos a importância das enzimas fúngicas, pois foram elas que permitiram aos basidiomicetos e demais fungos habitarem diferentes ecossistemas. Um exemplo são os fungos que realizam a podridão branca (como a maior das orelhas de pau), capazes de decompor celulose e lignina, como vimos no início do capítulo. Outro são os fungos sapróbios, com suas enzimas capazes de quebrar proteínas, lipídios e carboidratos disponíveis no solo; os fungos parasitas de plantas (como os carvões e as ferrugens) dispõem de várias enzimas para adentrar nas células do hospedeiro; e também os fungos ectomicorrízicos, que possuem diferentes enzimas responsáveis por estabelecer as relações simbióticas com as plantas.

As micorrizas já foram abordadas nos glomeromicetos, no entanto, a relação simbiótica que ocorre em Basidiomycota evoluiu de forma diferente. Mesmo possuindo a mesma função fisiológica que as endomicorrizas (presentes em Glomeromycota), aqui elas são chamadas de **ectomicorrizas**. A diferença está na forma de comunicação entre o fungo e a planta: nas micorrizas de Basidiomycota, as hifas não invadem as células do hospedeiro (crescem apenas entre os espaços intercelulares) e, por isso, é utilizado o prefixo “ecto”. Assim como os demais, os basidiomicetos que formam micorrizas também apresentam corpo reprodutivo macroscópico. Um exemplo clássico é a *Amanita*

muscaria (possivelmente o cogumelo mais famoso do mundo), encontrada no Brasil em associação com plantações exóticas de *Pinus* spp. e castanheiras.

Outra característica muito importante dessa relação são os micélios subterrâneos destes fungos micorrízicos, capazes de formar grandes emaranhados no solo que facilitam a absorção e o transporte de água e nutrientes. Esses emaranhados são responsáveis por formar uma rede extensa de comunicação entre diferentes organismos. Estudos apontam que a partir dessa rede fúngica, que interliga raízes de plantas próximas, ocorrem trocas de informação entre milhares de indivíduos diferentes. Além disso, registros nos mostram que as plantas podem trocar água e glicose entre si, ajudando assim no crescimento das mais jovens e até mesmo socorrendo as mais velhas que passam por alguma dificuldade. Também é possível se enviar sinais de alerta quando alguma planta sofre um ataque de herbivoria, por exemplo. Esses sinais, que nada mais são do que hormônios, viajam pela rede fúngica para induzir plantas próximas a produzirem metabólitos secundários, visando a sua proteção e, por conseguinte, da floresta como um todo.

As ectomicorrizas também se beneficiam dessa relação capaz de interligar florestas inteiras. Os estudos sobre essas relações, embora recentes, possuem uma importância gigantesca para a preservação das vegetações nativas. É como se o solo de uma floresta fosse uma matriz totalmente interconectada, onde se uma das partes da relação fosse comprometida, o ambiente como um todo seria prejudicado.

Possibilidades do ensino de Micologia V

Como vimos, os basidiomicetos apresentam uma grande variedade de morfologias e modos de vida. Pela frequência com que são encontrados em locais úmidos e após chuvas, eles se mostram uma importante ferramenta para ser usada em sala de aula. Os basidiomas costumam chamar muito a atenção das pessoas, principalmente crianças, e podem ser usados para demonstrar como os fungos reproduzem e dispersam seus esporos. Outro experimento possível é acompanhar

processos de decomposição, como o da madeira, facilmente encontrados em troncos e galhos podres.

Outro fato importante sobre as morfologias presentes no grupo é que elas não possuem uma origem única. Por exemplo, o próprio cogumelo: essa morfologia não surgiu uma única vez em Basidiomycota, na verdade encontramos diferentes origens dos cogumelos em diferentes linhagens. Assim também é com as orelhas de pau e demais morfologias. Esse processo é conhecido por convergência evolutiva, e os basidiomicetos também podem ser uma importante ferramenta para explicar esse conceito evolutivo.

A nossa pergunta inicial também pode ser uma interessante estratégia para instigar e surpreender o imaginário dos alunos. Aliás, voltando a ela, não é possível sabermos se outros microorganismos decompositores teriam ocupado este nicho, porém, sem a evolução de enzimas fúngicas capazes de decompor a matéria orgânica vegetal morta (em especial das lignases), o mundo contemporâneo seria muito diferente. Sendo assim, imaginar um mundo sem os fungos decompositores seria o mesmo que imaginar uma pilha interminável de entulho biológico incapaz de ser reciclado e esperando ser soterrado para transformar-se em combustível fóssil. Do ponto de vista capitalista, isso mais parece um sonho. No entanto, a abundância de petróleo certamente mudaria por completo o conceito de “globalização” como o concebemos hoje.

Acima de tudo, sem a ciclagem de nutrientes como a conhecemos, o crescimento e o desenvolvimento da natureza como um todo estaria comprometido. Portanto, não é possível saber se existiriam humanos, e tampouco o capitalismo, caso os fungos não existissem. A Funga é um dos principais componentes da microbiota de praticamente todos os ambientes, e isto é um pouco do tamanho da importância que os fungos possuem na evolução da vida na Terra.

Considerações finais

O Reino Fungi contempla uma ampla diversidade de organismos, formas e modos de vida, como bem vimos. Os fungos são encontrados em praticamente todos os ambientes que a mente pode imaginar, desde o solo até lagos de águas termais e geleiras. Isso pode ser devido a duas características que explicitamos durante o capítulo: a sua grande capacidade de produzir enzimas digestivas e sua prolífica e fácil dispersão através dos esporos. Isso os torna onipresentes e de extrema importância para os ambientes nos quais habitam.

Ao longo deste capítulo tentamos tornar o ensino de micologia mais acessível a partir de um viés ecológico-evolutivo. Os fungos foram historicamente negligenciados e o ensino baseado no utilitarismo apenas reforça essa visão. Em contrapartida, um ensino baseado na história evolutiva é capaz de tornar o assunto mais interessante e dá o devido valor ao grupo, além de finalmente incluir a Funga no contexto amplo da evolução.

À luz da evolução, os fungos se tornam um importante e admirável grupo, e também permitem que conceitos evolutivos e grandes processos sejam ensinados com os mais diversos exemplos. No decorrer do capítulo, vimos como os fungos moldaram e ainda moldam a evolução. Como no caso da quitridiomíose e a pressão seletiva que esta exerce sobre as espécies de anfíbios; ou nos diversos exemplos de irradiações e convergências evolutivas (como o caso dos cogumelos e das orelhas de pau); ou na coevolução com espécies de insetos (no caso dos fungos entomopatógenos), e assim por diante...

Os fungos, além de desempenharem um importante papel ecológico como decompositores, também interagem intimamente com os ecossistemas das mais diferentes formas. Não só moldando a evolução dos organismos, como também dos ambientes onde estão inseridos, como vimos na importância essencial das micorrizas para a conquista terrestre pelas plantas. Assim, esperamos ter reforçado e consolidado a ideia de que cada organismo é importante por si só e que todos merecem ser estudados e conservados, afinal, nenhum organismo evolui

sozinho, uma vez que vivemos em constantes interações ecológico-evolutivas. Viva à Funga e viva à Biologia Evolutiva!

Agradecimentos

Gostaríamos de deixar registrado o nosso profundo agradecimento ao Lucca Chemello, que desenhou todas as ilustrações utilizadas neste capítulo.

Sugestão de leitura

Abaixo, listamos uma série de materiais, desde livros até redes sociais de divulgação científica, que podem ser de grande ajuda para a construção de um ensino ecológico-evolutivo da funga e da ciência como um todo. Esperamos que gostem e aproveitem.

Livros:

CEPERO DE GARCÍA M.C. et al. **Biología de hongos**. Bogotá: Ediciones Uniandes, Universidad de los Andes, 2012.

*No capítulo 17, “Prácticas de laboratorio” (p. 419), encontramos diversas práticas para cada grupo de fungos, assim como um completo glossário.

OLIVEIRA, C.A.T. et al. **A descoberta nas pequenas coisas**. Florianópolis: Officio, 2020.

*Livro infantil que aborda o exemplo das “formigas zumbis” e dos fungos do gênero *Ophiocordyceps* nativos da Mata Atlântica de Santa Catarina.

Disponível em: <<https://repositorio.ufsc.br/handle/123456789/209072>>

REECE, J.B. et al. **Biologia de Campbell**. Porto Alegre: Artmed, 2015.

*No capítulo 31, “fungos” (p. 648), encontramos textos muito bons sobre os grupos que apresentamos aqui, além de outras informações que podem ser interessantes para o ensino dos fungos, como ciclos de vida e atividades.

Sanuma, O.I. et al. **Ana amopö – Cogumelos**. São Paulo: Enciclopédia dos alimentos Yanomami (Sanöma) e Instituto Socioambiental, 2016.

*Livro que resgata a cultura do cultivo e consumo de fungos comestíveis pelos povos Yanomami. Pode ser uma importante ferramenta de ensino do conhe-

cimento científico aliado ao conhecimento tradicional indígena da cultura Yanomami. Disponível em: <<https://acervo.socioambiental.org/sites/default/files/publications/YAL00024.pdf>>

Yanomami, F.C.P. et al. **Përisi: o fungo que as mulheres yanomami usam na cestaria**. São Paulo: Associação de Mulheres Yanomami Kumirãyôma e Instituto Socioambiental, 2019.

*Contado por mulheres, o livro explica como o fungo *Marasmius yanomami* é coletado e usado para a fabricação de cestas. Pode ser uma importante ferramenta de ensino do conhecimento científico aliado ao conhecimento tradicional indígena da cultura Yanomami.

Disponível em: <<https://acervo.socioambiental.org/acervo/publicacoes-isa/perisi-o-fungo-que-mulheres-yanomami-usam-na-cestaria>>

Mídias Digitais:

Divulga Funga. Instagram de divulgação científica da funga brasileira, realizado pelos autores desse capítulo. Disponível em: <<https://www.instagram.com/divulgafunga/>>.

IFungiLab: Instagram de divulgação científica do Laboratório de Micologia do Instituto Federal de São Paulo. Disponível em: <<https://www.instagram.com/ifungilab/>>

Micologia do Pampa: Instagram de divulgação científica da Universidade Federal do Pampa. Disponível em: <<https://www.instagram.com/micopampa/>>

MicolabUFSC: Instagram de divulgação científica da Laboratório de Micologia da Universidade Federal de Santa Catarina.

Disponível em: <<https://www.instagram.com/micolabufsc/>>

MIND. Funga: Projeto de estudos com ênfase na funga neotropical). Disponível em: <<https://www.youtube.com/channel/UCdRguL5ownbvH7Ax-jnpsFtQ/featured>>

Myco às 5: Instagram de divulgação científica da Funga da Amazônia. Disponível em: <<https://www.instagram.com/mycoas5/>>

Projeto Mykocosmos: Instagram de divulgação científica desenvolvido pelo micólogo Francisco Calaça. Disponível em: <<https://www.instagram.com/mykocosmos/>>

Referências bibliográficas

- DAWKINS, R. **The Extended Phenotype: The Gene as the Unit of Selection**. Oxford [Oxfordshire]: Freeman, 1982.
- FEIJEN, F.A.A. et al. Evolutionary dynamics of mycorrhizal symbiosis in land plant diversification. **Scientific reports**, v. 8, n. 10698, p. 1-7 2018.
- FRAGA, F. B. F. F. A biologia evolutiva e a compreensão do mundo microbiano. In: Araújo, L.A.L. (Org.). **Evolução Biológica da pesquisa ao ensino**. Porto Alegre: Editora Fi, 2017, p. 481-512.
- FREDERICKSEN, M.A. et al. Three-dimensional visualization and a deep-learning model reveal complex fungal parasite networks in behaviorally manipulated ants. **PNAS**, v. 114, n. 47, p. 12590-12595, 2017.
- GARRET, O. **A mesa do mestre cervejeiro**. Editora SENAC: São Paulo, 2012.
- HAWKSWORTH, D.L.; LÜCKING, R. Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species. **Microbiology Spectrum**, v. 5, n. 4, p. 1-17, 2017.
- HEADS S.W. et al. The oldest fossil mushroom. **PLoS ONE**, v. 12, n. 6, 2017.
- HONEGGER, R. et al. Fertile Prototaxites taiti: a basal ascomycete with inoperculate, polysporous asci lacking croziers. **Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.**, v. 373, n. 20170146, p. 1-14, 2018.
- HUGHES, D.P. et al. From So Simple a Beginning: The Evolution of Behavioral Manipulation by Fungi. **Advances in Genetics**, v. 94, p. 437-469, 2016.
- JENKINS, B.; RICHARDS, T.A. Symbiosis: Wolf Lichens Harbour a Choir of Fungi. **Current Biology**, v. 29, n. 3, p. 476-483, 2019.
- KINDEL, E. **A docência em ciências naturais: construindo um currículo para o aluno e para a vida**. Erechim: Edelbra, 2012.
- KOLBERT, E. **The sixth extinction: An unnatural history**. London: Bloomsbury Publishing Plc, 2014.
- KUHAR, F. et al. Delimitation of Funga as a Valid Term for the Diversity of Fungal Communities: The Fauna, Flora & Funga Proposal (FF & F). **IMA Fungus**, v. 9, n. 2, p. 71-74, 2018.
- LINNAEUS, C. **Species Plantarum, exhibentes plantas rite cognitae ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas**. Stockholm: Laurentius Salvius, 1753.

- LORON C.C. et al. Early fungi from the Proterozoic era in Arctic Canada. **Nature**, v. 570, n. 7760, p. 232-235, 2019.
- LUTZONI, F.; PAGEL, M.; REEB, V. Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors. **Nature**, v. 411, n. 6840, p. 937-940, 2001.
- MCLAUGHLIN, D.J.; SPATAFORA, J.W. **The Mycota: Systematics and evolution**. VII, Part A, 2ª Edição. Berlin: Springer-Verlag, 2014.
- MONEY, N.P. Spore production, discharge, and dispersal. In: WATKINSON, S.C.; BODDY, L.; MONEY, N.P. (Ed.). **The Fungi**. 3ª Edição. Boston: Academic Press, 2016, p. 67-97.
- O'HANLON, S.J. et al. Recent Asian Origin of Chytrid Fungi Causing Global Amphibian Declines. **Science**, v. 360, n. 6389, p. 621-27, 2018.
- POWELL, M.J.; LETCHER, P.M. Chytridiomycota, Monoblepharidomycota, and Neocallimastigomycota. In: MCLAUGHLIN, D.J.; SPATAFORA, J.W. (Ed.). **The Mycota: Systematics and evolution**. VII, Part A, 2ª Edição. Berlin: Springer-Verlag, 2014, p. 141-176.
- TAYLOR, T.N. et al. Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian. **Mycologia**, v. 87, n. 4, p. 560-573, 1995.
- TAYLOR, T.N. et al. **Fossil Fungi**. London: Academic Press, 2015.
- RAMPINO, M.R.; ESHET, Y. The fungal and acritarch events as time markers for the latest Permian mass extinction: An update. **Geoscience Frontiers**, v. 9, n. 1, p. 147-154, 2018.
- REECE, J.B. et al. **Biologia de Campbell**. 10ª Edição. Porto Alegre: Artmed, 2015.
- ROBLEDO, G.; URCELAY, C. **Hongos de la madera en árboles nativos del centro de Argentina**. Córdoba: Editorial Universitaria, Universidad Nacional de Córdoba, 2009.
- SCHEELE, B.C. et al. Amphibian Fungal Panzootic Causes Catastrophic and Ongoing Loss of Biodiversity. **Science**, v. 363, n. 6434, p. 1459-1463, 2019.
- SPATAFORA J.W. et al. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. **Mycologia**, v. 108, n. 5, p. 1028-1046, 2016.
- SPRIBILLE, T. Relative symbiont input and the lichen symbiotic outcome. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 44, p. 57-63, 2018.

- STRULLU-DERRIEN, C. et al. The origin and evolution of mycorrhizal symbioses: from palaeomycology to phylogenomics. **New Phytologist**, v. 220, n. 4, p. 1012–1030, 2018.
- TEDERSOO, L. et al. High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. **Fungal Diversity**, v. 90, n. 1, p. 135-159, 2018.
- VARGA, T. et al. Megaphylogeny Resolves Global Patterns of Mushroom Evolution. **Nature Ecology & Evolution**, v. 3, n. 4, p. 668–678, 2019.
- WATKINSON, S.C.; BODDY, L.; MONEY, N.P. **The Fungi**. 3ª edição. Boston: Academic Press, 2016.
- WILLIS, K.J. (Ed). **State of the World's Fungi 2018**. Richmond: Royal Botanic Gardens, Kew, 2018.
- WHITTAKER, R.H. New concepts of kingdoms or organisms. Evolutionary relations are better represented by new classifications than by the traditional two kingdoms in Avantika. **Science**, v. 163, n. 3863, p. 150-194, 1969.

8

AS PLANTAS SÃO UM SUCESSO (EVOLUTIVO) – E NÓS PODEMOS PROVAR!

*Giovanna Câmara Giudicelli
Ana Laura de Wallau John
Mariane Paludette Dorneles*

I. As plantas são organismos essenciais, mas também negligenciadas

Há cerca de um bilhão de anos atrás uma cianobactéria fotossintetizante foi engolfada por um eucarioto primitivo, levando à formação do cloroplasto. Esse evento evolutivo foi fundamental não apenas para o surgimento e evolução das plantas, mas também de todas as formas de vidas terrestres. Apesar do papel essencial no surgimento da diversidade terrestre, as plantas são comumente negligenciadas quando estudamos evolução. Este tema costuma ser apresentado em sala de aula através de exemplos de evolução animal, como os tentilhões de Darwin, ou temas relacionados a doenças, como o surgimento de linhagens de bactérias resistentes a antibióticos.

As plantas costumam ser lembradas em papéis coadjuvantes, como em casos de coevolução com espécies animais ou de seleção artificial. Essa visão de que as plantas são o plano de fundo e não as protagonistas se repete nos livros de Educação Básica, que costumam conter muitos capítulos dedicados a temas relacionados aos animais, enquanto as plantas são superficialmente abordadas. Uma maneira simples de perceber essa negligência e suas consequências é questionar quantos

alunos possuem animais domésticos e quantos possuem plantas, ou então quantos já foram a um Zoológico e quantos conhecem um Jardim Botânico.

Esse distanciamento em relação às plantas pode ter origem em diferentes motivos. As plantas compõem o **Reino Plantae** (ou Metaphyta), enquanto os animais, incluindo o ser humano, fazem parte do Reino Animalia (ou Metazoa). A grande distância evolutiva entre estes grupos (figura 1) torna mais fácil para o aluno perceber as semelhanças entre ele próprio e outro animal. Além disso, é possível interagir com os animais, acompanhando seu desenvolvimento, enquanto as plantas são organismos sésseis cujo crescimento pode ser difícil de perceber.

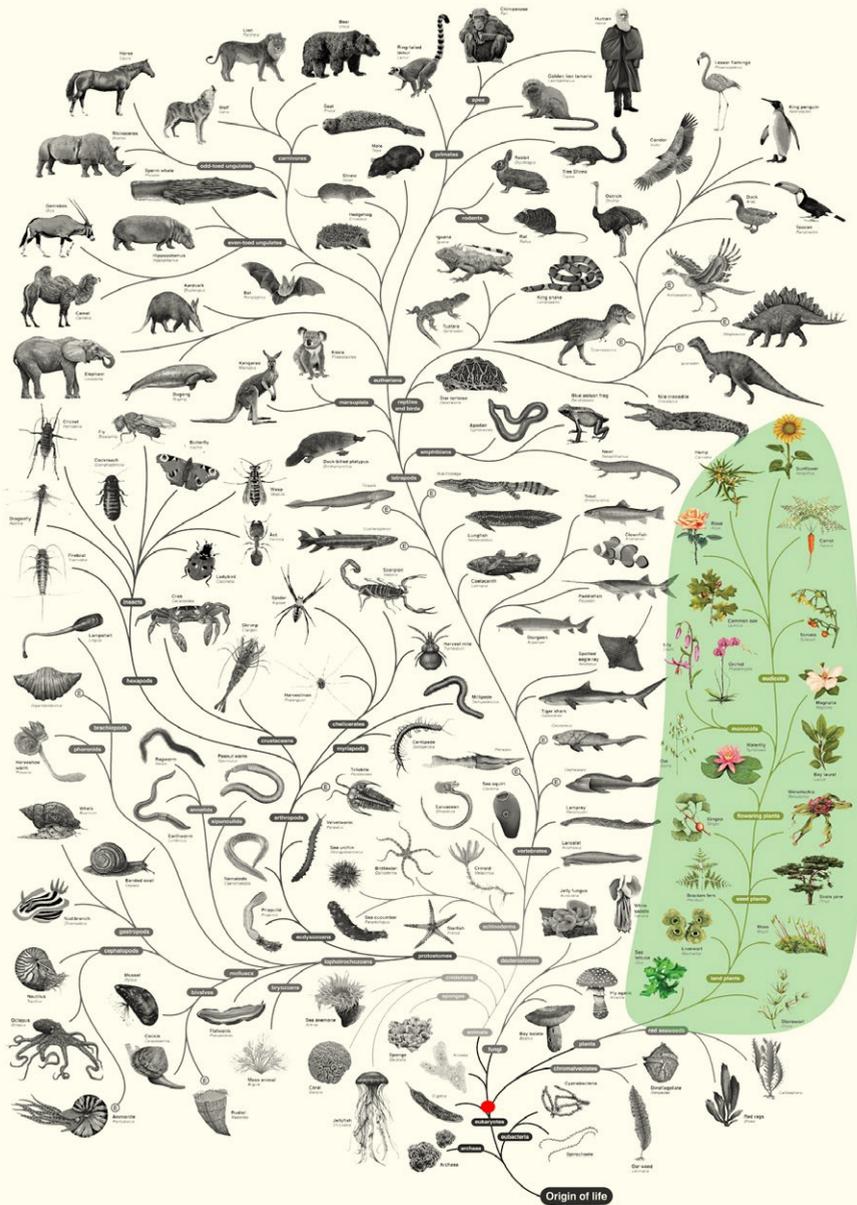


Figura 1. Distância evolutiva entre os grupos das plantas (verde) e dos animais. Pela figura, é possível observar que o último ancestral comum entre esses grupos de organismos (vermelho) foi a muito tempo atrás. Adaptada a partir de imagem disponível no Pinterest.

A diferença da nomenclatura Botânica, quando comparada à Zoológica, também é motivo frequente de desgosto entre os alunos. Ao

estudarmos os animais, nos deparamos com termos conhecidos, ao contrário das plantas: aprendemos que células vegetais são diferentes e possuem **cloroplastos** e **parede celular**, que a reprodução das plantas está relacionada ao **esporófito** e ao **gametófito**, que a condução da água em alguns grupos vegetais ocorre através do **xilema** e do **floema**. Embora a nomenclatura distinta seja necessária justamente pelas grandes diferenças entre os grupos, ela acaba sendo mais difícil de relacionar, o que torna o aprendizado cansativo para o aluno e para o professor.

Esses fatores contribuem para o que chamamos de **cegueira botânica**. Esse conceito foi usado pela primeira vez pelos autores James H. Wandersee e Elisabeth E. Schussler em 1999, no artigo científico *Preventing Plant Blindness* (Prevenindo a Cegueira Botânica). Neste estudo, os autores usam o termo para se referir à falta de capacidade de muitas pessoas em notar a presença das plantas em seu cotidiano, o que leva à incompreensão da importância das plantas e incapacidade de admirá-las, bem como ao pensamento errôneo de que elas são inferiores aos animais. A cegueira botânica pode ser provocada pelo fato de muitos professores de Ciências e/ou Biologia terem mais afinidade pela Zoologia do que pela Botânica, o que leva a uma maior frequência de exemplos animais para explicação de conceitos biológicos. Como consequência, aos poucos os alunos vão se distanciando das plantas a ponto de muitas vezes não saberem o básico sobre as plantas da sua região. Isso tem um impacto direto e negativo nas políticas públicas de preservação ambiental.

Apesar das dificuldades, a compreensão da Biologia Vegetal é essencial e está diretamente relacionada à saúde e ao bem estar dos seres humanos, bem como às decisões de políticas públicas relacionadas à conservação da biodiversidade. Dessa forma, é crucial enfatizar a importância das plantas para a sociedade. Através da **educação ambiental**, por exemplo, é possível levar às escolas projetos que integram as biologias vegetal e evolutiva, mostrando assim importância da preservação e conservação da biodiversidade vegetal.

Neste capítulo, vamos abordar diferentes aspectos da Biologia Vegetal através de uma perspectiva evolutiva, enfatizando como essas duas

áreas são profundamente relacionadas. Nossa intenção é mostrar como a Biologia Evolutiva pode contribuir para que o ensino da Botânica seja mais agradável para alunos e professores. Dessa forma, esperamos que as plantas tenham mais destaque e que os alunos não odeiem *tanto* assim estudar plantas!

2. Como a evolução pode facilitar o aprendizado das plantas?

Na maioria dos livros didáticos do ensino fundamental e médio vemos os grupos vegetais serem apresentados separadamente. Primeiro conhecemos as Briófitas, seguidas das Pteridófitas, Gimnospermas e, por fim, Angiospermas. As algas são comumente esquecidas, sendo pouco falado sobre como esses grupos surgiram a partir dos primeiros organismos fotossintetizantes. Dentro desse contexto, trazer uma **abordagem evolutiva dos grupos de plantas antes de falar especificamente de cada um deles** pode ser uma boa estratégia de ensino. Assim, os grupos seriam primeiro apresentados simultaneamente, de preferência com auxílio de uma figura simples, como a apresentada na figura 2, **evitando dessa forma a ideia de que um grupo é mais evoluído do que outro.**

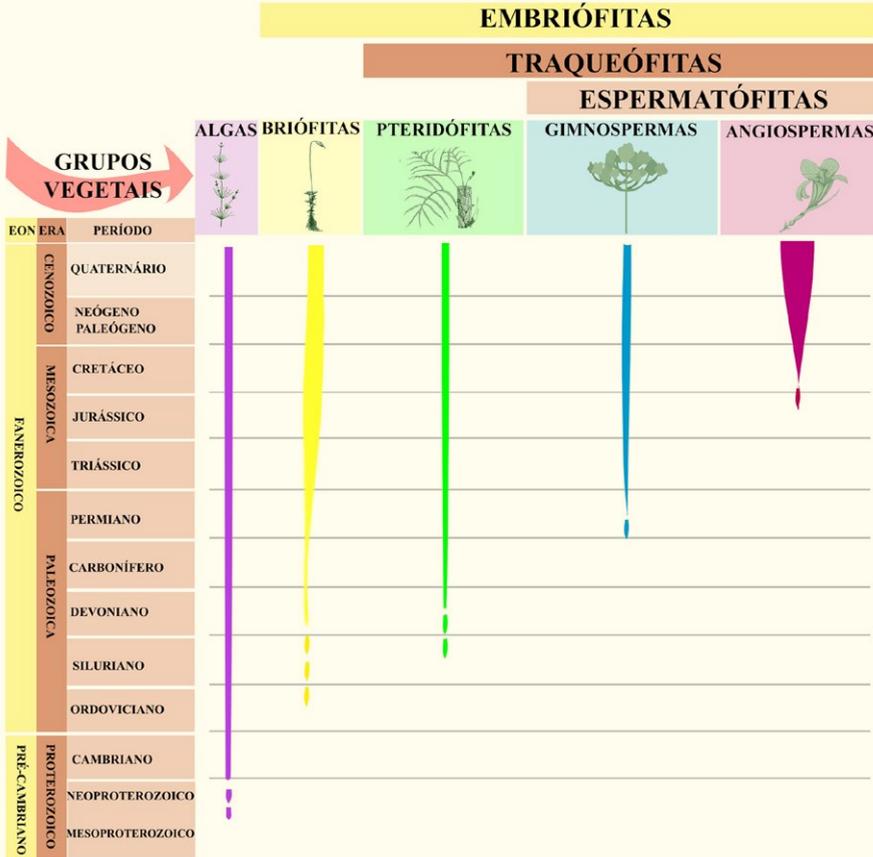


Figura 2. Diversificação dos principais grupos vegetais. Adaptada de Bresinsky et al. (2012).

A forma como as plantas são tradicionalmente ensinadas passa a errada impressão de que as Angiospermas são mais evoluídas do que os outros grupos – como se elas fossem um “*Homo sapiens vegetal*”. Assim como a visão antropocêntrica de que a espécie humana é mais evoluída do que os outros animais está errada, pensar que as Angiospermas são mais evoluídas do que os outros grupos também é errado, uma vez que **todos esses grupos vegetais coexistem atualmente**. Ao apresentar os grupos vegetais ao mesmo tempo, é importante falar **em qual período geológico eles surgiram**. Assim é possível compreender como era o ambiente terrestre naquele momento e quais alterações este meio sofreu ao longo do tempo. Ao falar sobre plantas, é necessário primeiro abordar como surgiram os primeiros organismos fotos-

sintetizantes, uma vez que esse evento possibilitou o surgimento de organismos mais complexos, incluindo as próprias plantas.

3. Fotossíntese e primeiros organismos fotossintetizantes

Dentre as muitas características que diferenciam as plantas, a mais importante é sem dúvida a capacidade das células vegetais de realizar **fotossíntese**. Este fenômeno é o único processo biológico capaz de aproveitar a energia luminosa vinda do sol, e grande parte dos recursos energéticos do planeta são oriundos de atividades fotossintéticas de épocas recentes ou passadas (através dos combustíveis fósseis). A fotossíntese consiste na utilização de energia solar para realizar a síntese de carboidratos complexos ($C_6H_{12}O_6$) com consequente liberação de oxigênio (O_2), a partir da água (H_2O) e dióxido de carbono (CO_2), conforme a seguinte equação balanceada: $6 CO_2 + 6 H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6 O_2$.

Há cerca de 2,5 bilhões de anos, durante o Pré-Cambriano, surgiram organismos procariotos capazes de realizar fotossíntese, as **cianobactérias**. Essas bactérias, que viviam em ambiente aquático, possuíam um sistema de membrana interna com as moléculas necessárias para realizar a fotossíntese. Embora os primeiros seres vivos muito provavelmente fossem heterótrofos, eles realizavam processos simples de obtenção de energia, como a fermentação. **O surgimento da fotossíntese e dos primeiros organismos autótrofos mudou completamente o ambiente terrestre**, uma vez que possibilitou o aumento da concentração de O_2 na atmosfera, o que permitiu a evolução de organismos complexos. Os organismos fotossintetizantes primitivos, embora fossem muito simples quando comparados às plantas atuais, eram bem mais complexos do que os primeiros heterótrofos, pois a capacidade de captar energia luminosa exige um sistema complexo de pigmentos, assim como a habilidade de armazenar energia em uma molécula orgânica.

O engolfamento de uma cianobactéria fotossintetizante por uma célula eucariótica ancestral possibilitou o surgimento do **cloroplasto**.

Este evento evolutivo, denominado **endossimbiose primária** (figura 3), foi a etapa pioneira do surgimento dos eucariotos fotossintetizantes e deu origem aos cloroplastos dos grupos das algas vermelhas (rodófitas), algas verdes (clorófitas) e plantas terrestres (embriófitas). A cianobactéria engolfada tinha duas membranas, uma mais interna e outra externa, o que significa que o cloroplasto ancestral ingerido também possuiria essas membranas. O grupo de algas glaucófitas, formado pelos primeiros eucariotos a se ramificar após a endossimbiose primária, possui resquícios da parede celular contendo peptideoglicano entre as membranas dos seus cloroplastos, uma característica observada em bactérias. Assim, de acordo com a **teoria da endossimbiose**, a cianobactéria teria perdido a maioria do seu material genético (e, portanto, sua autonomia) para o núcleo da célula hospedeira, mas mantido a capacidade de realizar a fotossíntese.

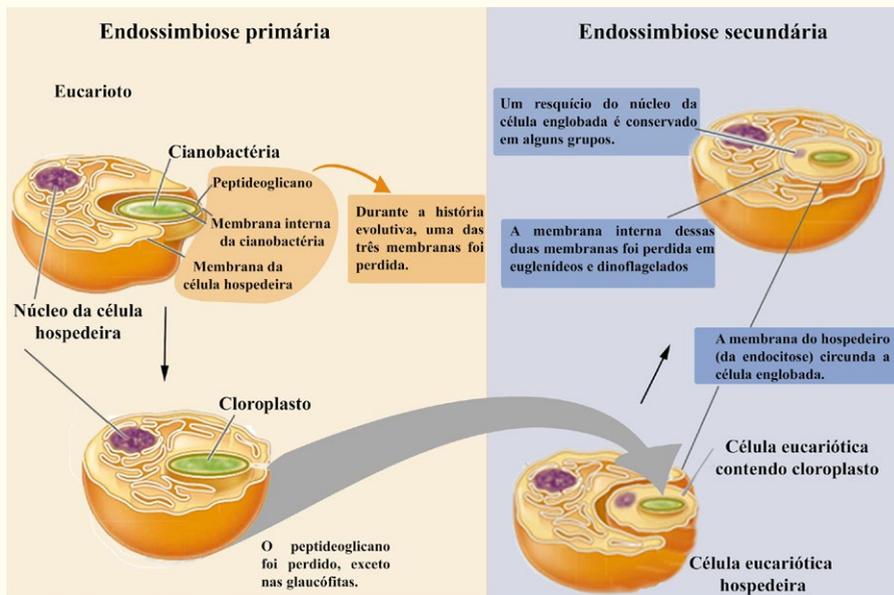


Figura 3. Endossimbiose primária e secundária relacionadas ao surgimento e evolução do cloroplasto. Adaptada a partir de imagem disponível em Sadava et al. (2020, v. 2, p. 555).

Outros grupos de eucariotos fotossintetizantes surgiram a partir de uma **endossimbiose secundária** (figura 3), como o das algas euglenófitas. Nesse processo, a célula eucariótica contendo cloroplasto de uma alga verde unicelular foi engolfada por outra célula eucariótica

ancestral, que manteve o cloroplasto e, ao longo dos anos, perdeu os demais constituintes celulares da alga. Esse evento justifica a presença dos mesmos pigmentos fotossintetizantes das euglenófitas nas algas verdes e nas plantas terrestres.

Ainda durante o Pré-Cambriano teve início a diversificação das principais linhagens de eucariotos (figura 4). O surgimento de organismos capazes de realizar fotossíntese provocou mudanças no ambiente físico terrestre, afetando a evolução da vida e permitindo a diversificação de organismos mais complexos – entre eles, os diferentes grupos vegetais.

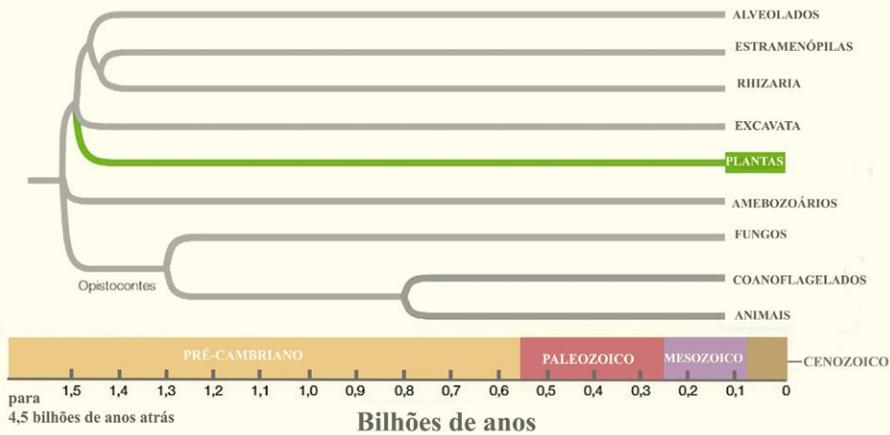


Figura 4. Diversificação das principais linhagens de eucariotos. Adaptada a partir de Sada-va et al. (2020. v. 2, p. 557).

4. Uma abordagem evolutiva dos grandes grupos vegetais

O surgimento dos primeiros eucariotos fotossintetizantes a partir da endossimbiose primária foi um grande passo evolutivo para a colonização do ambiente terrestre. Foram necessários centenas de milhões de anos até o surgimento dos demais grupos de eucariotos, que ocorreu quando houve aumento da concentração do nível de O_2 atmosférico. As várias outras adaptações necessárias para essa conquista foram

sendo adquiridas e positivamente selecionadas ao longo da evolução e diversificação dos grupos.

A abordagem das diferentes linhagens de plantas apresentadas a seguir pretende explicar brevemente cada grupo sob uma perspectiva evolutiva, pensando nas grandes novidades evolutivas que diferenciam e caracterizam os grupos, assim como em qual período geológico eles surgiram e como era o ambiente terrestre naquele momento. Dessa forma, se torna mais fácil compreender quais processos levaram as plantas a se adaptarem a novas situações, promovendo a diversificação dos grupos vegetais hoje observados.

Neste tópico estão incluídos os quatro principais grupos vegetais pertencentes ao Reino Plantae, abordados no Ensino Básico e previamente apresentado na figura 2: **Briófitas**, **Pteridófitas**, **Gimnospermas** e **Angiospermas**. Apesar do grupo das **Algas**, que é evolutivamente bastante complexo e confuso, não estar incluído no Reino Plantae, ele envolve organismos fundamentais para a evolução e diversificação das plantas e, portanto, foi também incluído aqui. A seguir, quadros explicativos entre estes cinco grupos apresentam as **Embriófitas**, **Traqueófitas** e **Espermatófitas**, divisão também abordada na figura 2. Essa separação, bastante conhecida e usada na Botânica, auxilia na compreensão das novidades evolutivas ocorridos nestes cinco grupos.

4.1 Algas

O grupo das algas é constituído por uma grande variedade de organismos fotossintetizantes muito distintos e que pertencem a diferentes linhagens evolutivas que não são diretamente relacionadas entre si, ou seja, **o grupo das algas é parafilético**. As algas apresentam grande importância biológica, pois iniciam diversas cadeias alimentares. São também de interesse humano tanto por sua utilização na alimentação e fertilizantes quanto pela capacidade de produzir desastres ambientais, como quando ocorre sua proliferação e consequente liberação de toxinas no ambiente aquático. Do ponto de vista evolutivo, esse grupo é fundamental para compreender a origem e evolução dos seres vivos. As algas constituem um grupo bastante complexo e, apesar de sua re-

levância, pouco se fala sobre elas quando abordamos o tema evolução em sala de aula.

As algas não possuem tecidos condutores, ou seja, são **avasculares**. Embora não sejam organizadas em raízes, caule e folhas, sua capacidade de realizar fotossíntese foi a grande vantagem adaptativa em relação aos outros grupos, na época em que surgiram. Essa habilidade foi fundamental não apenas para a sobrevivência das algas, mas também para o surgimento de organismos mais complexos ao longo da história evolutiva. A classificação das algas é bastante confusa, com poucos dados sobre as datas de divergência entre as linhagens dos grupos. Atualmente, um dos grupos de organismos caracterizados como algas é procarionte: as cianobactérias. Todos os demais 10 grupos de algas são eucariontes.

Os primeiros clados a ramificar na árvore da vida após a endossimbiose primária estavam restritos aos oceanos e ambientes de água doce. Nesse período, havia pouco recurso no ambiente terrestre que permitisse a sustentação das plantas e/ou outros organismos. Os clados do Reino Plantae compartilham a endossimbiose primária como **sinapomorfia**, ou seja, essa característica é um traço derivado compartilhado pelo ancestral comum do grupo e todos os seus descendentes. Nem todos os grupos de algas pertencem a este reino, como mostra a figura 5. Nesta figura, percebemos que o Reino Plantae inclui diferentes grupos de algas: as **glaucófitas**, as **algas vermelhas** e diferentes linhagens de **algas verdes**.

As glaucófitas atuais constituem um grupo de algas unicelulares provavelmente semelhante às linhagens primitivas do Reino Plantae. Estas algas possuem coloração verde-azulada devido à presença dos pigmentos clorofila *a* e ficobilinas azuis. Os cloroplastos das glaucófitas conservaram uma camada de peptidoglicano, como visto nas cianobactérias, e essa característica diferencia o cloroplasto das glaucófitas dos presentes em outras linhagens de Plantae: os eucariotos fotossintetizantes seguintes não possuem essa característica.

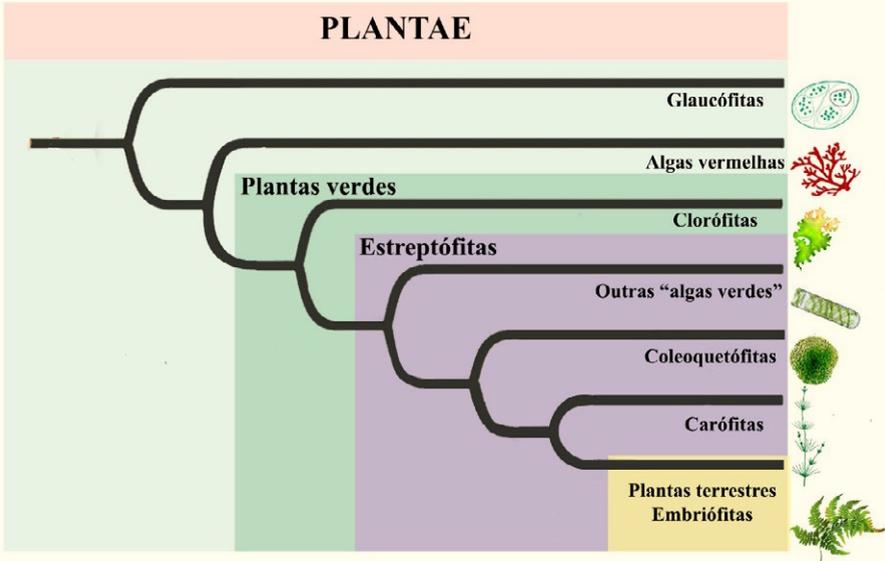


Figura 5. Diversificação de algumas das linhagens de algas, até seu ancestral comum mais recente com as plantas terrestres. Adaptada de Sadava et al. (2020, v. 2, p. 573).

As algas vermelhas são comumente multicelulares e se caracterizam pela presença de ficoeritrina, um pigmento fotossintetizante acessório que contribui para a coloração avermelhada observada em muitas dessas algas. Porém, nem todas as algas vermelhas são, de fato, vermelhas: sua coloração está relacionada à razão entre os pigmentos ficoeritrina (vermelho) e clorofila *a* (verde), e depende da quantidade de luz que alga recebe. As espécies que vivem em água profundas recebem menor intensidade de luz, acumulam ficoeritrina e são avermelhadas, enquanto as espécies que vivem próximas à superfície possuem maior concentração de clorofila *a* e, portanto, são esverdeadas.

O grupo formado pelas diferentes linhagens de algas verdes é **parafilético**, como é apresentado na figura 5. Somado às plantas terrestres, as algas verdes formam o grupo monofilético conhecido como **plantas verdes** (Viridófitas). O grupo recebe este nome por apresentar dois pigmentos fotossintéticos de coloração esverdeada, as clorofilas *a* e *b*. Outra importante novidade evolutiva desse grupo é a capacidade de armazenar amido nos cloroplastos. As algas verdes primitivas viviam formando uma espécie de tapete verde próximo às margens de ambientes aquáticos. Foi a partir deste ambiente que plantas primitivas

iniciaram a transição para o ambiente terrestre. Evidências de diferentes estudos indicam que **o grupo de algas verdes das carófitas é o parente mais próximo das plantas terrestres.**

Embriófitas

O Reino Plantae inclui as plantas terrestres, ou **Embriófitas** (figura 5). O termo *plantas terrestre*, embora muito usado, não é o mais adequado, pois algumas linhagens de algas também colonizaram o ambiente terrestre, embora não de forma tão notável. O grupo das Embriófitas é formado por **Briófitas, Pteridófitas, Gimnospermas e Angiospermas**. Dentre as vantagens adaptativas das Embriófitas em relação às algas podemos destacar a **presença de cutícula** como uma das mais importantes durante a transição do ambiente aquático para o terrestre. Além disso, as Embriófitas se desenvolvem a partir de um embrião (*esporófito jovem*), que é protegido por tecidos da planta parental.

4.2 Briófitas

As Briófitas são formadas por três linhagens que formam um grupo **parafilético** (figura 6): hepáticas, musgos e antóceros. As algas que habitavam as margens de ambientes aquáticos estavam sujeitas a períodos de escassez de água. Nesses ambientes, portanto, a seleção natural favoreceu **indivíduos capazes de sobreviver à dessecação provocada pela falta de água** que, aos poucos, iniciaram a transição para o ambiente terrestre, por volta do período Ordoviciano (figura 2).

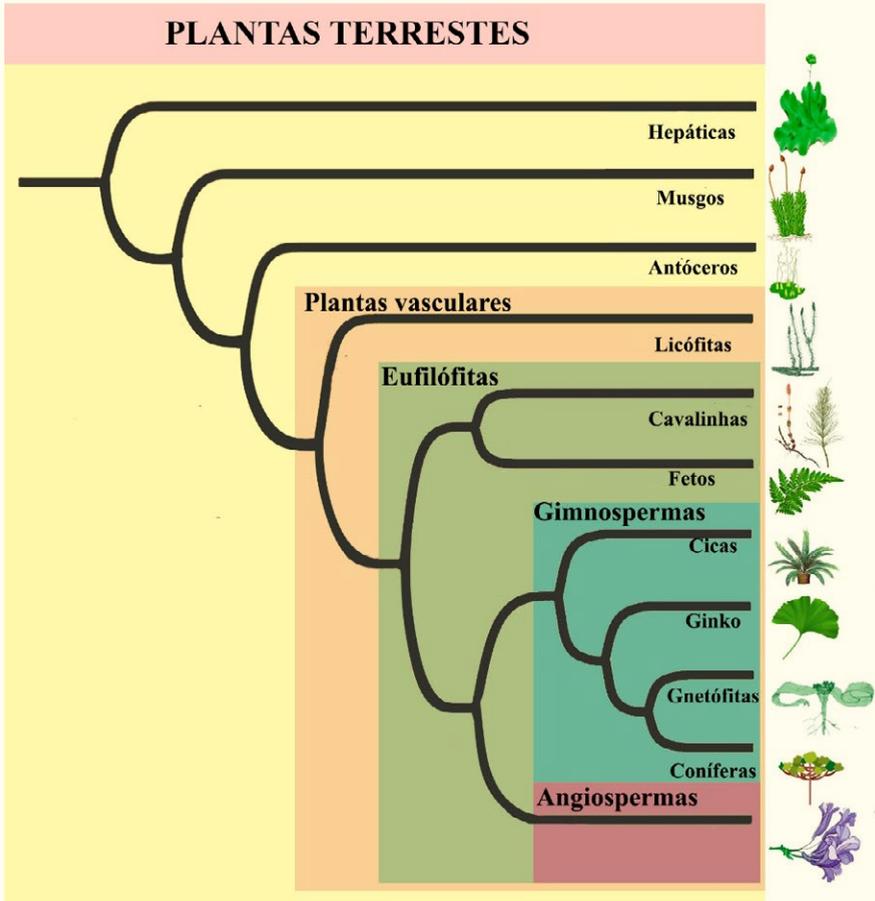


Figura 6. Diversificação das Embriófitas. Adaptada a partir de Sadava et al. (2020, v. II, p. 573).

A presença de cutícula e **esporopolenina** (substância também existente em alguns grupos de alga) foram adaptações evolutivas que contribuíram para uma menor dessecação das plantas e consequente sobrevivência no ambiente terrestre. O conjunto dessas diferentes características tornou as Briófitas aptas a sobreviver no ambiente terrestre. A colonização deste hábitat ofereceu grandes vantagens em relação ao aquático, como a ausência de turbidez da água e de competição por luz com o plâncton, o que proporcionou maior eficiência da fotossíntese. Além disso, o CO_2 é mais abundante na terra do que na água, assim como o solo é mais rico em nutrientes. Apesar da importância na sua colonização, as Briófitas não possuem a estrutura resis-

tente à gravidade necessária ao ambiente terrestre: elas são, como as algas, **avasculares**. A ausência de vasos condutores de nutrientes faz com que a água absorvida do ambiente seja transportada de célula para célula, um processo lento e que limita o porte das Briófitas. A adaptação relacionada a este problema, que permitiu uma maior colonização do ambiente terrestre, veio muito tempo depois com as Traqueófitas.

Traqueófitas

As primeiras plantas terrestres eram pequenas, estruturalmente simples, e precisavam estar próximas de ambientes aquáticos para sobreviver. Duas características foram essenciais para modificar essa situação: a presença de **traqueídes** e **elementos de vasos** (células condutoras de água), assim como o fato de o **esporófito passar a ser a fase dominante e independente** em seus ciclos de vida, contrário ao observado nas Briófitas. As vantagens evolutivas dessas características é que um esporófito mais complexo permite uma independência maior da água e os traqueídes garantem a distribuição de água para as células vegetais. Além disso, células alongadas, mortas na maturidade e lignificadas possibilitaram maior resistência, inclusive a fungos e bactérias, permitindo que a água e os nutrientes chegassem a todas as partes das plantas. Essas conquistas permitiram às traqueófitas atingirem tamanhos maiores do que linhagens antecessoras e definiu a invasão completa do continente pelas plantas. As primeiras plantas terrestres dotadas de feixes vasculares e estômatos são chamadas de Psilófitas (fósseis), e existiram a cerca de 400 milhões de anos, entre o Siluriano e o Devoniano.

4.3 Pteridófitas

Grupo tradicionalmente citado nos livros didáticos, **as Pteridófitas são um grupo parafilético**. Elas são formadas por grupos distintos que apenas compartilham o fato de possuírem xilema com traqueí-

des e esporófito ramificado e independente – características que são compartilhadas por todas as traqueófitas. O que faz com que elas ainda sejam trabalhadas de forma conjunta é a **necessidade da água no momento da fecundação**. As Pteridófitas são formadas por duas linhagens distintas (figura 6): as **licófitas** e as **monilófilas**. A separação dessas linhagens está relacionada ao processo de evolução da folha: as licófitas apresentam micrófilos (pequenas folhas com apenas uma nervura) e as monilófitas possuem megáfilos (folhas grandes e com nervura ramificada encontradas em todos os demais grupos de traqueófitas). As licófitas possuem poucos representantes atualmente, enquanto as monilófitas são formadas pelas cavalinhas, que também possuem poucas espécies atuais, e samambaias, as Pteridófitas mais conhecidas.

Nas Pteridófitas encontramos linhagens de plantas homosporadas (produzem um único tipo de esporo) e heterosporadas (produzem dois tipos de esporos). A heterosporia é uma característica importante presente em diferentes linhagens de plantas, como as Gimnospermas e Angiospermas. A proliferação das Pteridófitas tornou o continente atrativo para os animais, que só se atreveram a desbravar esse ambiente depois de já habitado pelas plantas. As Pteridófitas foram as primeiras tropicais do mundo e no Carbonífero formavam importantes florestas em regiões pantanosas, responsáveis pelas reservas de carvão utilizadas pelos seres humanos hoje em dia. Com a união dos continentes no Permiano, o interior do continente se tornou mais seco e quente, o que fez com que essas florestas perdessem espaço para as primeiras Gimnospermas.

Espermatófitas

As Espermatófitas constituem a linhagem de planta mais diversificada atualmente, caracterizada pela **presença de semente e câmbio bifacial**. Os primeiros fósseis são do Devoniano, a cerca de 370 milhões de anos. Entender a origem evolutiva das sementes nos ajuda a compreender todo esse sucesso. A heterosporia é uma condição essencial para a evolução da semente e surgiu várias vezes, em linhagens diferentes, antes do surgimento da semente propriamente dita. Nas

Progimnospermas (fósseis), linhagem que precede as plantas com sementes, temos o desenvolvimento do câmbio bifacial e espécies com heterosporia, mas elas ainda não apresentam a semente. Os próximos passos para a formação da semente são a redução do número de megásporos para apenas um. Depois, a retenção do megasporângio na planta mãe, em torno do qual irá crescer o tegumento (“casca da semente”). Uma redução na fase gametofítica também está associada à evolução da semente. As Briófitas e Pteridófitas (e poucas Gimnospermas) possuem anterozóides flagelados e natantes, sendo a evolução da sifonogamia (formação de tubo polínico) uma oportunidade de colonizar ambientes mais secos, como por exemplo desertos, por dar uma independência maior da água durante o processo reprodutivo. A sifonogamia evoluiu de forma convergente nas Gimnospermas e Angiospermas. Atualmente temos cinco principais linhagens de Embriófitas (figura 6): as cicas, ginkgos, gnetófitas e coníferas formam o grupo das Gimnospermas, enquanto a quinta linhagem é constituída pelas plantas com flores, as Angiospermas.

4.4 Gimnospermas

Chamadas de **plantas com sementes nuas**, as Gimnospermas atuais são consideradas um **grupo monofilético**, de acordo com estudos moleculares. Entretanto, sua monofilia é controversa e a grande diversidade morfológica encontrada entre os grupos de gimnospermas dificulta a identificação de **sinapomorfias** claras: em estudos onde fósseis de samambaias com sementes são inseridos ao grupo, assim como os trabalhos que posicionam as gnetófitas como grupo irmão das Angiospermas, as Gimnospermas se tornam um grupo parafilético.

As Gimnospermas são em sua maioria de hábito lenhoso, com poucas espécies epífitas e nenhuma aquática. São **encontradas em quase todos os biomas, sendo dominantes em regiões frias e árticas**. Entre seus representantes temos os pinheiros, cicas, ciprestes, sequoias e araucárias. Muitas dessas espécies são utilizadas como ornamentais

e como símbolos culturais. São plantas mais altas e duradouras, com **longos ciclos de vida**.

Os grupos atuais que formam as Gimnospermas são morfologicamente diversos. As cicas evoluíram no Carbonífero, cerca de 280 milhões de anos, e ainda possuem microgametófitos. Outra característica interessante desse grupo é a presença de compostos tóxicos, que podem ter auxiliado em sua evolução, por afastar fungos e bactérias. Algumas espécies têm suas sementes envolvidas por **sarcotesta**, um tecido brilhante e colorido, para atrair dispersores como morcegos, aves e mamíferos. Os ginkgos possuem as folhas largas e decíduas, muito diferentes das folhas dos outros grupos. Evoluíram a cerca de 200 milhões de anos, no Triássico, e compartilham com as cicas o fato de ainda ter microgametófitos, assim como não formar o tubo polínico. A espécie mais conhecida do grupo, *Ginkgo biloba*, pode viver até mil anos.

As coníferas formam o grupo com mais representantes, que evoluiu no Carbonífero, cerca de 300 milhões de anos atrás. Estão entre os representantes pinus, araucárias, ciprestes, abetos e sequoias. Possuem **estróbilos** (ou cones), **estruturas que protegem os óvulos e as sementes, além de ajudar no processo de polinização e dispersão**. A polinização nesse grupo é feita pelo vento. As gnetófitas não possuem fósseis muito bem documentados. Grãos de pólen relacionados a esse grupo são conhecidos a partir do Triássico superior, mas é no Jurássico inferior que aparecem os macrofósseis. O grupo possui elementos de vaso no lenho, dupla fecundação e estruturas reprodutivas que lembram flores, ao mesmo tempo que possui a semente nua como as outras Gimnospermas. Esse grupo é interessante, pois exemplifica para os alunos como **a evolução não ocorre de maneira linear**, já que mesmo possuindo características das Angiospermas, esse grupo é considerado mais próximo das coníferas.

4.5 Angiospermas

Grupo mais abundante, diversificado e amplamente distribuído de todas as plantas terrestres. As Angiospermas são apaixonantes para mamíferos como nós, por possuírem flores coloridas e perfumadas,

assim como frutos saborosos e nutritivos. Mas elas não estão restritas apenas a flores e frutos atraentes para os nossos olhos: uma variedade enorme de formas, tamanhos e estratégias dispersivas encantam e as tornam ainda mais espetaculares.

Os primeiros fósseis datam de 201,6 milhões de anos no Jurássico, sendo no Cretáceo o período de grande diversificação do grupo, com linhagens atuais já presentes a cerca de 125 milhões de anos. **A origem da flor ainda é desconhecida.** A maioria dos autores aceita a **Teoria dos Euântios**, que sugere que o ancestral das Angiospermas já possuía uma flor monóica (apresenta órgãos reprodutores de ambos os sexos, masculino e feminino).

Entre as sinapomorfias do grupo podemos citar a origem comum dos elementos de vaso e tubo crivado (mesma célula-mãe), microgametófitos com três núcleos e redução do megagametófitos para sete células e oito núcleos (geralmente), sementes formadas no interior de carpelos com estilete e estigma, dupla fecundação e endosperma triploide (tecido nutritivo). As angiospermas atualmente encontram-se divididas em duas ordem basais: **monocotiledôneas e eudicotiledôneas.**

Mas a que devemos tamanha diversificação? Existem alguns motivos que podem nos ajudar a entender. Com relação ao transporte de água temos a presença de **elementos de vaso**, muito mais eficientes do que os traqueídes. A ocorrência recorrente de **poliploidia** que está muito associada a hibridização e pode levar a especiação. A **redução no ciclo de vida** é outro importante fator. Nas Gimnospermas temos espécies que podem levar até um ano para completar o processo de formação da semente, já nas angiospermas algumas espécies anuais podem completar todo seu ciclo de vida nesse mesmo período. Essa característica permite que as Angiospermas se adaptem a variadas situações climáticas e contribuam para a diversificação e evolução de suas linhagens.

A **proteção da semente por um carpelo** que pode desenvolver tecidos coloridos e nutritivos, ou estruturas para a dispersão, também ajudam a explicar essa diversificação. A morfologia do fruto está ligada diretamente às formas de dispersão adotadas pela espécie. Sua função

é garantir que as sementes cheguem a longas distâncias. Grãos de pólen ornamentados e com gotículas de óleo ajudam na fixação do corpo do polinizador e garantem que seja transportado a longas distâncias, mantendo sua fertilidade. Essa interação com os animais na dispersão das sementes e durante a polinização já ocorre há muito tempo e com os mais variados tipos de animais, em diferentes formas de **coevolução**.

5. Como as plantas contribuem para estudos de Biologia Evolutiva?

O estudo da Evolução como o conhecemos atualmente é indissociável da Genética. Desde o final do século XIX e começo do século XX, muitos cientistas passaram a explorar a ligação entre o material genético e as alterações e características dos seres vivos, e como essa ligação contribui para explicar o surgimento de novas espécies e suas modificações através do tempo.

Em diferentes momentos do estudo da Evolução e da Genética **plantas foram observadas e utilizadas como modelos experimentais**. Aproximadamente em 1850, o monge austríaco **Gregor Johan Mendel** utilizou plantas de ervilha de cheiro (*Pisum sativum* L.) para investigar a hereditariedade, mais tarde publicando o que ficou conhecido como as **Leis de Mendel**, as quais são utilizadas para prever como se comportam, entre gerações, certas características herdáveis.

Na primeira década do século XX, o botânico **Hugo Marie de Vries**, baseado em experimentos com uma espécie de primula (*Oenothera lamarckiana* Ser.), propôs uma teoria alternativa para explicar o surgimento das espécies, a **Teoria das Mutações**. A teoria do botânico holandês não se provou totalmente correta, pois a variação observada nas primulas não se devia a mutações pontuais (alterações no material genético, como entendemos hoje), mas sim a rearranjos dos cromossomos. Embora equivocado segundo nossa ciência contemporânea, de Vries não estava de todo incorreto ao sugerir que mudanças cromossômicas pudessem originar novas espécies. Atualmente sabemos que modificações na ploidia (quantidade de cromossomos) das células, em

diferentes grupos de plantas, são responsáveis pelo surgimento de espécies novas devido ao isolamento reprodutivo, tendo, portanto, seu papel na evolução dos vegetais.

Algumas décadas após a publicação dos trabalhos de Vries, uma cientista americana desenvolveu uma pesquisa pioneira na área de Genética, com novamente uma planta servindo de modelo experimental. Os **transposons** foram descobertos na década de 1940 por **Barbara McClintock**, que trabalhava com recombinação e separação cromossômica no milho (*Zea mays* L.). Transposons, ou elementos transponíveis, são regiões móveis do DNA que podem trocar de lugar dentro do cromossomo de origem ou migrar para outros cromossomos. Embora a descoberta de McClintock não tenha sido prontamente abraçada pela comunidade científica, na década de 1970 foram encontrados transposons em bactérias e vírus, e atualmente sabemos que tais elementos compõem mais da metade do genoma humano. Os transposons podem estar envolvidos no desenvolvimento de doenças, no silenciamento (suspensão da expressão) de genes, no reparo de quebras nas fitas do DNA, além de potencialmente apresentar um papel na evolução: os elementos transponíveis aumentam a variabilidade genética.

Barbara McClintock também investigou os mecanismos de regulação dos transposons, e tais pesquisas mais tarde foram reinterpretadas dentro da **Epigenética**, uma área que recentemente vem ganhando maior projeção (veja o capítulo 5 do volume I). A Epigenética estuda alterações na superfície do DNA (não na sequência de nucleotídeos) e como essas modificações controlam o funcionamento de genes e outras regiões do genoma. Os mecanismos epigenéticos podem aumentar a expressão ou silenciar genes através de marcações bioquímicas nos nucleotídeos que constituem a sequência do gene ou nas proteínas associadas ao DNA. Tais marcações podem ser passadas de uma geração para outra (em função das divisões celulares), com algumas marcas sendo mais estáveis ou reversíveis que outras. Alterações epigenéticas acontecem em resposta a estímulos ambientais, a doenças e agentes patogênicos, a estresse, a experiências traumáticas, e outros fatores. A expressão diferenciada de genes explica como diferentes tipos celulares e suas múltiplas funções podem ter como base o mesmo genoma. Al-

terações epigenéticas programam e reprogramam as células, permitindo não só a diferenciação e reversão de linhagens de células, mas que esses processos sejam realizados em momentos específicos do ciclo de vida dos organismos. Eventos corriqueiros, para nós humanos, como **a floração e a germinação de plantas, são mediados por marcações epigenéticas** controladas por fatores como o clima.

O entendimento dos ciclos das plantas já nos possibilitou, por mais de 12 mil anos, domesticar e melhorar diferentes espécies vegetais. Esse melhoramento começou de forma simples, com o cruzamento de variedades de interesse para obter plantas híbridas com frutos maiores, mais sementes e/ou resistência a pragas, dentre outros exemplos. Cultivos e variedades criadas e selecionadas artificialmente pelos seres humanos figuram inclusive nos escritos de Darwin, e contribuíram para a elaboração da Teoria da Evolução por Seleção Natural.

O melhoramento de espécies vegetais de interesse econômico foi revolucionado a partir de 1980, pela utilização de técnicas de Biotecnologia. A criação de **plantas transgênicas** (que contém genes de outras espécies) resistentes a insetos, utilizando bactérias como *mensageiras* que entregaram os genes de interesse às células das plantas, foi a semente para o desenvolvimento de variedades de milho com vitaminas e arroz com beta-caroteno. A Biotecnologia pode alterar ou mesmo construir e montar o genoma de organismos de acordo com o interesse humano, e essas modificações alteram o curso da evolução. A resistência a herbicidas ou a insetos que atacam lavouras, são características artificialmente adicionadas a várias culturas, mas que por sua vez acabaram atuando como pressões seletivas na natureza, direcionando a evolução de plantas, parasitas e predadores indesejados nas lavouras.

As plantas indesejadas, também chamadas de *ervas-daninhas*, podem ser excelentes modelos de estudo para mudanças evolutivas em curtos espaços de tempo. Muitas vezes as ervas-daninhas são espécies próximas daquelas cultivadas, ou ainda, podem ser resultado do cruzamento natural entre espécies nativas e as encontradas nas lavouras. Alguns híbridos de plantas de girassol (*Helianthus annuus* L.) e de beterraba (*Beta vulgaris* L.) apresentam misturas de características selvagens (vindas de reservatórios naturais de variabilidade genética, como

as plantas nativas) e artificialmente selecionadas, e nos possibilitam estudar fenômenos evolutivos como a deriva genética, o fluxo gênico, a introgressão, entre outros.

As interferências humanas possibilitaram fartas colheitas, mas também desencadearam pragas de gafanhotos. Frequentemente cultivares agrícolas e plantas modificadas sofrem perda de variabilidade genética devido a seleção artificial. Um caso brasileiro é o cacau (*Theobroma cacao* L.) e sua susceptibilidade a um fungo conhecido como vassoura-de-bruxa. Uma grande parte das árvores em plantações de cacauzeiros são mudas feitas por enxertia ou estaquia, o que faz delas clones de certos indivíduos. Se os *originais* podem ser afetados pelo fungo, suas cópias genéticas também serão. O estudo da genética e do surgimento do cacau podem reescrever o futuro dessa planta.

Ao analisar cacauzeiros com potencial adaptativo reduzido pela baixa variabilidade, estamos olhando para a evolução de dentro das plantas. Quando estudamos a relação entre girassóis cultivados e as espécies *daninhas* próximas, construindo seu parentesco em filogenias, estamos olhando para a história evolutiva de um grupo. E quando testemunhamos as próprias plantas, sejam elas variedade transgênicas ou populações selvagens, como agentes que modificam gerações de outros seres vivos, enxergamos as profundas raízes da Botânica na Evolução.

6. O ensino de Botânica: problemática e práticas

O desagrado manifestado por alunos e professores com relação a área de Botânica e a consequente negligência com as plantas no contexto de ensino apresentam diferentes origens e causas. A escolha dos professores, dentro de sua prática docente, de enfatizar a memorização de termos e conceitos botânicos, com tais informações transmitidas aos alunos em aulas de formato tradicional, se somam à descontextualização da Botânica na vida dos estudantes e à falta de contexto histórico, tornando o ensino desestimulante. A abordagem adotada pelos professores durante as aulas de Botânica muitas vezes tem raízes na

insegurança dos profissionais, que pode ter se originado na formação inicial dos professores e acaba perpetuada pela pequena oferta de formações continuadas na área.

Muitas vezes as aulas que tratariam de plantas deixam de ser ministradas, com os alunos não tendo contato com esta temática durante o ensino básico, sob a justificativa de professores de Ciências e/ou Biologia de que não sobra tempo para o ensino da Botânica. Com uma formação insuficiente e/ou desestimulante, tanto de professores como de alunos, o desinteresse pela Botânica pode ser compreendido como um ciclo, existindo e se estendendo das escolas aos cursos de graduação e de volta às escolas.

A formação docente também faz parte do cerne das problemáticas do ensino da Botânica sob um enfoque evolutivo. As concepções errôneas de professores e alunos de graduação sobre o que é e como acontece o processo evolutivo são também dificuldades a serem enfrentadas se buscamos uma forma diferenciada de compreender e apresentar as plantas para os estudantes. A noção de que organismos em processo evolutivo sofrem transformações lineares, com um grupo de plantas originando outro, e que a evolução segue na direção de um aumento de complexidade nos seres vivos e “fornece” aos seres vivos as adaptações de que precisam para sobreviver, são erros grosseiros que comprometem a apresentação das plantas dentro de um contexto evolutivo.

A investigação de conhecimentos prévio, que serve como forma de levantar dados e descobrir possíveis falhas no processo ensino-aprendizagem, é um importante ponto de partida para diferentes estratégias de ensino. A contextualização de assuntos em sala de aula se apresenta como uma solução para enfrentar os diferentes problemas do ensino de Botânica, e se beneficia da indagação do que os alunos já conhecem sobre um determinado tema.

Além da contextualização como forma de aproximação entre as vivências dos alunos e os temas apresentados pelos professores, ela também deve surgir em sala de aula como forma de integrar os diferentes temas. No caso, é possível contextualizar a Botânica dentro das outras áreas da Ciência e das Ciências Biológicas, como proposto por Gordon E. Uno em 2009, no artigo científico *Botanical literacy: What and*

how should students learn about plants? (Alfabetização botânica: o que e como os alunos devem aprender sobre plantas?). Neste trabalho, o autor sugere que os professores **pensem botanicamente**. Ao tratar de citologia, metabolismo e evolução, **por que não utilizar plantas como exemplos?**

Acessar os conhecimentos dos alunos e contextualizar a Botânica, tornando-a protagonista dentro de outras áreas nas Ciências e/ou na Biologia, são sugestões que aqui figuram na intenção de induzir o questionamento na prática docente dos leitores. Reconhecendo o papel central que uma formação adequada de professores tem na construção e compreensão correta de conhecimentos por parte dos alunos, **gostaríamos de propor atividades didáticas voltadas para o ensino de Botânica sob um enfoque evolutivo**, além de todas as informações já apresentadas neste capítulo. Algumas das práticas apresentadas são originais, concebidas pelas próprias autoras, enquanto outras constam em artigos publicados. Das práticas publicadas, citamos:

1. **Projeto Planta Pet:** ideia proposta por Shawn E. Krosnick, Julie C. Baker e Kelly R. Moore, no artigo científico *The Pet Plant Project: Treating Plant Blindness by Making Plants Personal* (Projeto Planta Pet: tratando a cegueira botânica tornando as plantas pessoais). Conforme o título do artigo, o projeto objetiva lidar com a cegueira botânica ao transformar as plantas em organismos pessoais. A proposta desenvolvida com os alunos foi o acompanhamento de uma planta, criada em casa pelos estudantes, desde sua forma de semente até a floração, com os alunos fazendo registro da vida da planta sob seus cuidados.

2. **Circuito Florístico:** estratégia para o ensino de Botânica, proposta por Dayana F. Abdalla e Moemy G. de Moraes. A ideia desta prática é o professor explorar as plantas encontradas no pátio da escola para ensinar sobre habitats, adaptações, grupos de plantas e outros temas relacionados à Botânica.

3. **Ensino de Botânica nos primeiros anos do Ensino Fundamental utilizando desenhos e herbários.** Jerônimo O. Loureiro e Rossano A. Dal-Farra utilizam a montagem de exsicatas como forma de aproximar a Botânica. Acrescentamos ainda que tal atividade pode ser aplicada

para aproximar os estudantes do fazer científico, considerando que pesquisas em Botânica necessitam de coleta de material-testemunho.

Como prática original, escrita por uma das autoras deste capítulo, trazemos a seguir a atividade **Evolução das plantas terrestre**, que busca classificar as plantas de uma maneira que reflita sua evolução, esquematizando uma árvore filogenética baseada no sistema APG IV (2016) de taxonomia vegetal. Nessa atividade são utilizados exemplos de plantas conhecidas, mas que podem ser trocadas pelo professor para atender a realidade de cada região. São necessários alguns conhecimentos prévios dos grupos e da terminologia botânica, embora a prática possa ser adaptada para ser mais introdutória, se o tempo para a pesquisa e discussão for ofertado aos alunos.

Evolução das plantas terrestres

Objetivo: Compreender como são posicionadas as plantas terrestres em uma árvore filogenética, baseada em características-chaves dos diferentes grupos.

Público-alvo: Ensino Médio

Modalidade: Atividade em dupla.

Tempo de execução: 50 min.

Material: Cópias com a lista de características-chave, tabela e árvore filogenética.

Procedimento: Observe a lista de características derivadas abaixo e determine qual(is) dela(s) cada planta da tabela a seguir apresenta. **Na tabela**, preencha os espaços correspondentes, se a planta possuir a característica-chave. Essa tabela pronta servirá de base para você completar a árvore filogenética. **Na árvore filogenética**, utilize pontos para indicar na árvore onde cada uma das características-chave aparece. Ao lado de cada ponto, indique o número da característica. Para finalizar, identifique na árvore filogenética as Briófitas, Pteridófitas, Gimnospermas e Angiospermas. Sugerimos que os alunos discutam suas respostas antes do professor realizar a correção. A discussão pode envolver os conceitos de monofilia e parafia, tempo geológico, convergência evolutiva, e outros tópicos que o professor julgue adequados. As tabe-

las e figuras necessárias para realizar a atividade estão disponíveis nas próximas páginas.

Tabela 1. Lista de características chaves das plantas terrestres.

1	Embrião, gametângios (estrutura no interior da qual se diferenciam os gametas), esporófito multicelular (geração produtora de esporos), esporângio (estrutura que contém os esporos) e cutícula.
2	Estômatos
3	Esporófito fotossintetizante e persistente
4	Vasos condutores de seiva, xilema com traqueídes, esporófito ramificado e independente.
5	Microfilos
6	Megafilos
7	Xilema secundário, semente e ramificação axilar
8	Sifonogamia (formação do tubo polínico)
9	Flores, frutos, dupla fecundação, endosperma $3n$, gametófito (geração produtora de gametas) reduzido
10	Cotilédone único e raízes adventícias
11	Pólen tricolpado e perda dos óleos aromáticos
12	Fixação de nitrogênio
13	Endosperma escasso.
14	No início da formação as pétalas estão separadas, depois se unem formatando um tubo.
15	No início da formação a pétalas já estão unidas em forma de anel, formando um tubo.

Tabela 2. Lista dos grupos de plantas terrestres.

Característica chave	Hepática	Musgo	Antóceros	Licopódio	Samambaia	Cycas	Araucária	Magnólia	Trigo	Feijão	Hibisco	Manjeriço	Camomila
1													
2													
3													
4													
5													
6													
7													
8													
9													
10													
11													
12													
13													
14													
15													

Tabela 3. Tabela da lista dos grupos de plantas terrestres resolvida. As quadrículas pintadas representam a presença da característica chave no exemplo da planta terrestre.

Característica chave	Hepática	Musgo	Antóceros	Licopódio	Samambaia	Cycas	Araucária	Magnólia	Trigo	Feijão	Hibisco	Manjeriço	Camomila
1													
2													
3													
4													
5													
6													
7													
8													
9													
10													
11													
12													
13													
14													
15													

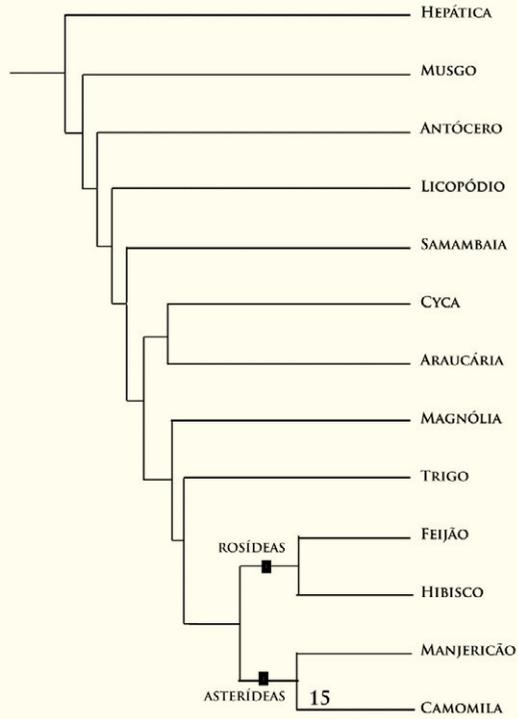


Figura 7. Exemplo de árvore filogenética com as plantas amostradas.

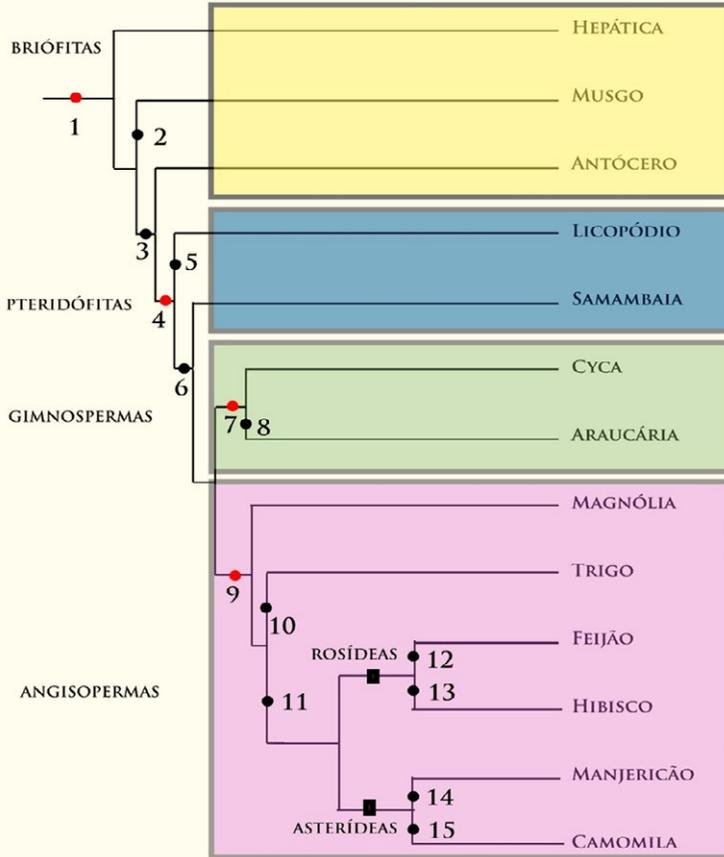


Figura 8. Árvore filogenética resolvida. Os pontos vermelhos indicam as características-chaves que separam os grupos de plantas terrestres. Os quadrados separam as linhagens que fazem parte de cada um dos grupos.

7. A importância da consciência Botânica

Acordamos e vestimos uma roupa, tomamos nosso café com um pão saboroso, com frutas e geleias deliciosas, não nos damos conta que todas essas ações envolvem de forma direta e indireta as plantas. Nosso cotidiano é rodeado de exemplos de nossa relação com elas, mas dentro das salas de aulas elas ficam restritas a nomes complexos. Em que momento perdemos a conexão que nossas avós e avôs tinham com elas? Quando esquecemos quais nos ajudam quando temos febre, quais são boas para um chá para relaxar ou a importância de se sentar na sombra de uma árvore para pensar ou ler um livro.

Voltando nosso olhar para a escola, vemos o grande círculo vicioso no qual estamos mergulhados. Nossos primeiros anos, nos quais somos apresentados para a ciência, são ministrados por professores que tem apenas uma ou duas disciplinas para discutir todos os temas que envolvem a Biologia. Questões evolutivas que precisam de tempo e discussão muitas vezes nem são exploradas. E a ciência acaba ficando restrita a uma enorme nomenclatura. A alfabetização e o letramento científico ficam distantes das práticas desses profissionais, dificultando que se trabalhe com temas mais complexos em sala. Desta forma, a Botânica que não é nem priorizada nos cursos específicos de Biologia acaba ocupando um lugar coadjuvante na Educação Infantil e anos iniciais do Ensino Fundamental. Às vezes restritas a quadras de cimento pintadas de verde nos pátios.

Quando ingressam nos anos finais do Ensino Fundamental as crianças geralmente entram em contato com a Botânica de uma forma descontextualizada, com poucas práticas e atividades em pátios ou parques. O que faz com que elas “torçam o nariz” para a temática. Situação que continua até a graduação em Biologia, onde os alunos chegam normalmente com pouco conhecimento sobre o assunto e sem vínculos afetivos. Então esses professores se formam e o ciclo recomeça.

Aqui trazemos através da abordagem evolutiva uma forma de minimizar essas questões. Mas sabemos que é preciso investir na formação inicial e continuada dos professores, incentivar a botânica na educação infantil e anos iniciais. Não apenas para introduzir conceitos e sim para construir vínculos afetivos das crianças com as plantas. Trabalhando em todos os níveis escolares de forma realista com uma abordagem voltada para questões culturais e políticas em que as plantas estão presentes.

Sugestão de leitura

CABRAL, Luiz Mors. **Plantas e civilização: fascinantes histórias da etnobotânica**. Rio de Janeiro: Edições de Janeiro, 2016.

LAWS, Bill. **50 Plantas que Mudaram o Rumo da História**. Rio de Janeiro: Sextante, 2013.

QUEIRÓS, Bartolomeu Campos. **Á árvore**. 4. ed. São Paulo: Global, 2018.

SALATINO, Antonio; BUCKERIDGE, Marcos. **Mas de que te serve saber botânica?** Estudos avançados, v. 30, n. 87, p. 177-196, 2016.

URSI, Suzana; BARBOSA Pércia Paiva; SANO Paulo Takeo; BERCHEZ Flávio Augusto de Souza. **Ensino de Botânica: conhecimento e encantamento na educação científica**. Estudos Avançados, v. 32, n. 94, p. 7-24, 2018.

WOHLLEBEN, Peter. **A vida secreta das árvores – o que elas sentem e como se comunicam**. Rio de Janeiro: Sextante, 2017.

Referências bibliográficas

ABDALLA, Dayana Figueiredo; MORAES, Moemy Gomes de. Circuito florístico: uma estratégia para o ensino de botânica. **Enciclopédia Biosfera**, v. 10, p. 3547-3558, 2014.

BEGON, Michael; TOWNSEND, Colin R.; HARPER, John L. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. Porto Alegre: Artmed, 2009.

BELL, Peter Robert; HEMSLEY, Alan. **Green plants: their origin and diversity**. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.

BIZOTTO, Fernanda Marisca; GHILARDI-LOPES, Natalia Pirani; SANTOS, Charles Morphy D. A vida desconhecida das plantas: concepções de alunos do Ensino Superior sobre evolução e diversidade das plantas. **Revista Eletrônica de Enseñanza de las Ciencias**, v. 15, n. 3, p. 394-411, 2016.

BRESINSKY, Andreas; KÖRNER, Christian; KADEREIT, Joachim W.; NEUHAUS, Gunther; SONNEWALD, Uwe. **Tratado de botânica de Strasburger**. Porto Alegre: Artmed, 2012.

COCUCCI, Alfredo Elio; MARIATH, José Ernesto Augusto. Sexualidade das plantas. **Ciência Hoje**, v. 18, n. 106, p. 51-61, 1995.

COLE, Theodor C. H.; HILGER, Hartmut H.; STEVENS, Peter; CARVALHO, Fernanda Antunes. Filogenia das Angiospermas - Sistemática das plantas com Flores. Portuguese version of COLE, HILGER, STEVENS. **Angiosperm Phylogeny Poster - Flowering Plant Systematics**, 2016.

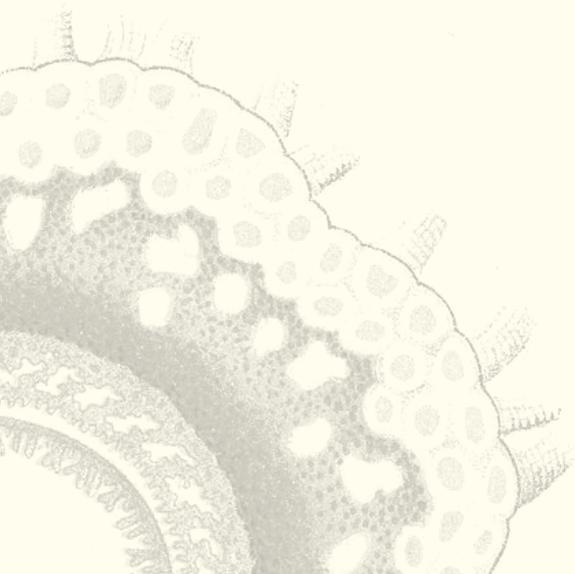
- COPETTI, Camila; CANTO-DOROW, Thaís Scotti do. Botany Teaching: An Overview of Academic Research in Brazil from 2002 to 2017. **Acta Scientiae**, v. 21, n. 3, p. 155-169, 2019.
- CHRISTOU, Paul. Plant genetic engineering and agricultural biotechnology 1983–2013. **Trends in Biotechnology**, v. 31, n. 3, p. 125-127, 2013.
- EVERT, Ray F.; EICHHORN, Susan E. **Biologia vegetal**. 8. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2014.
- FEDOROFF, Nina V. Transposable Elements, Epigenetics, and Genome Evolution. **Science**, v. 338, n. 6, p. 758-767, 2012.
- FRANCESCHINI, Iara Maria; BURLIGA, Ana Luiza; REVIERS, Bruno de; PRADO, João Fernando; RÉZIG, Sarima Hamlaoui. **Algas: uma abordagem filogenética, taxonômica e ecológica**. Porto Alegre: Artmed, 2010.
- GUREVITCH, Jessica; SCHEINER, Samuel M.; FOX, Gordon A. **Ecologia vegetal**. 2. ed. Porto Alegre: Artmed, 2009.
- JUDD, Walter S.; CAMPBELL, Christopher S.; KELLOGG, Elisabeth A.; STEVENS, Peter F.; DONOGHUE, Michael J. **Sistemática vegetal: um enfoque filogenético**. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2009.
- KROSNICK, Shawn E.; BAKER, Julie C; MOORE, Kelly R. The Pet Plant Project: Treating Plant Blindness by Making Plants Personal. **The American Biology Teacher**, v. 80, n. 5, p. 339-345, 2018.
- LIU, Wusheng; YUAN, Joshua S.; STEWART, C. Neal Jr. Advanced genetic tools for plant biotechnology. **Nature Reviews Genetics**, v. 14, p. 781-793, 2013.
- LOUREIRO, Jerônimo de Oliveira; DAL-FARRA, Rossano André. **O ensino de botânica nos primeiros anos do Ensino Fundamental utilizando desenhos e herbários**. In. X Encontro Nacional de Pesquisa em Educação em Ciências, Águas de Lindóia. Anais eletrônicos da ABRAPEC, 2015.
- NEI, Masatoshi; NOZAWA, Masafumi. Roles of Mutation and Selection in Speciation: From Hugo de Vries to the Modern Genomic Era. **Genome Biology and Evolution**, v. 3, p. 812–829, 2011.
- NEVES, Amanda; BÜNDCHEN, Márcia; LISBOA, Cassiano Pamplona. Cegueira botânica: é possível superá-la a partir da educação? **Ciência & Educação**, v. 25, n. 3, p. 745-762, 2019.
- PRAY, Leslie A. Transposons: The jumping genes. **Nature Education**, v. 1, n. 1, p. 204, 2008.

- RAVINDRAN, Sandeep. Barbara McClintock and the discovery of jumping genes. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 109, n. 50, p. 20198-20199, 2012.
- REVIERS, Bruno de. **Biologia e filogenia das algas**. Porto Alegre: Artmed, 2008.
- RIVAS, Maria Prates; TEIXEIRA, Anne Caroline Barbosa; KREPISCHI, Ana Cristina Victorino. Epigenética: conceito, mecanismos e impacto em doenças humanas. **Genética na Escola**, v. 14, n. 1, p. 14-25, 2019.
- SADAVA, David; HILLIS, David M.; HELLER, H. Craig; HACKER, Sally D. **Vida: a ciência da Biologia. Volume 1: Constituintes químicos da vida, células e genética**. 11. ed. Porto Alegre: Artmed, 2020.
- SADAVA, David; HILLIS, David M.; HELLER, H. Craig; HACKER, Sally D. **Vida: a ciência da Biologia. Volume 2: Evolução, diversidade e ecologia**. 11. ed. Porto Alegre: Artmed, 2020.
- SADAVA, David; HILLIS, David M.; HELLER, H. Craig; HACKER, Sally D. **Vida: a ciência da Biologia. Volume 3: Forma e função de plantas e animais**. 11. ed. Porto Alegre: Artmed, 2020.
- Serviço Nacional de Aprendizagem Rural (SENAR). **Cacau: produção, manejo e colheita**. Brasília: Senar, 2018.
- SILVA, Juliana Nascimento; GHILARDI-LOPES, Natalia Pirani. Botânica no Ensino Fundamental: diagnósticos de dificuldades no ensino e da percepção e representação da biodiversidade vegetal por estudantes. **Revista Electrónica de Enseñanza de las Ciencias**, v. 13, n. 2, p. 115-136, 2014.
- STEVENS, Peter Francis. **Angiosperm Phylogeny Website**, versão 14. Disponível em: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb>. Acesso em: 12/07/2020.
- TAIZ, Lincoln; ZEIGER, Eduardo; MOLLER, Ian Max; MURPHY, Angus. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 2017.
- UNO, Gordon E. Botanical Literacy: What and how should students learn about plants? **American Journal of Botany**, v. 96, n. 10, p. 1753-1759, 2009.
- URSI, Suzana; BARBOSA, Pércia Paiva; SANO, Paulo Takeo; BERCHEZ Flávio Augusto de Souza. Ensino de Botânica: conhecimento e encantamento na educação científica. **Estudos Avançados**, v. 32, n. 94, p. 7-24, 2018.

VIGUEIRA, Cindy; OLSEN, Kenneth M.; CAICEDO, Ana L. The red queen in the corn: agricultural weeds as models of rapid adaptive evolution. **Heredity**, v. 110, n. 4, p. 303-311, 2013.

WANDERSEE, James H.; SCHUSSLER, Elisabeth E. Preventing plant blindness. The **American Biology Teacher**, v. 61, n. 2, p. 82-86, 1999.

WANDERSEE, James H.; SCHUSSLER, Elisabeth E. Toward a theory of plant blindness. **Plant Science Bulletin**, v. 47, n. 1, p. 2-9, 2001.



9

VÍRUS

AS PARTÍCULAS UBÍQUAS DA EVOLUÇÃO

*Rúbia Marília de Medeiros
Leonardo Augusto Luvison Araújo
Fernando Bueno Ferreira Fonseca de Fraga*

Introdução

Antes de iniciarmos nossa jornada pelo mundo dos vírus gostaríamos de lhe fazer uma pergunta: *você já imaginou viver em um planeta dominado por vírus?* Certamente o ano de 2020 transformou a maneira como você responderia a esta questão. Contudo, não estamos nos referindo a esse momento marcante da história, no qual o mundo inteiro parou em função de uma pandemia causada por um tipo específico de vírus. Estamos falando de milhares de espécies distintas de vírus que, aparentemente, habitam e dominam o planeta há bilhões de anos. Devido a sua abundância e ampla distribuição, as partículas virais presentes na Terra não nos permitem outra interpretação da realidade a não ser a de que vivemos em um **Mundo dos Vírus**.

Embora essa informação pareça assustadora, não é preciso entrar em pânico. Grande parte desses vírus sequer entra em contato com seres humanos e, ainda que o faça, não reconhece nossa espécie como hospedeira. Em outras palavras, isso quer dizer que a esmagadora maioria dos vírus existentes não nos causa problemas. Agora você deve estar curioso para saber o que fazem tantos vírus por aqui, se não é para nos causar doenças, não é mesmo?

Ao longo deste capítulo, diversas questões sobre a natureza dos vírus serão abordadas. Entre elas, o indispensável papel dos vírus na complexa e maravilhosa história da vida na Terra, bem como a sua participação fundamental nos processos evolutivos que atuam sobre os seres vivos. Atualmente, os cientistas estimam que existam cerca de 10^{32} partículas virais espalhadas no planeta, o que coletivamente é denominado como **virofera**. Esse número é significativamente maior que a quantidade de organismos celulares da biosfera. As espécies virais ainda ocupam os mais diversos habitats onde existem seres vivos - do fundo dos oceanos às grandes metrópoles. Se pudéssemos pesar toda essa massa da virofera, teríamos o equivalente a milhões de elefantes.

Estudos recentes têm demonstrado que os vírus desempenham importantes papéis nos ecossistemas. Estima-se que exista cerca de 100 milhões de vírus em 1ml de água do mar. As diversas espécies de vírus nos oceanos interagem especialmente com micro-organismos que compõem o fitoplâncton e o zooplâncton, podendo infectar células dessas comunidades. Nesse processo, os vírus transformam a biomassa microbiana em toneladas de matéria orgânica dissolvida no ambiente e, assim, influenciam as teias alimentares oceânicas. Além disso, ao regular o tamanho das populações de organismos autotróficos, como cianobactérias e algas, os vírus indiretamente alteram as taxas de fixação de carbono. Esses exemplos demonstram uma importante contribuição dos vírus para a regulação dos ciclos biogeoquímicos da Terra.

Além dos oceanos, os vírus também prevalecem nos ambientes terrestres. Eles podem ser encontrados associados a organismos presentes em muitos ecossistemas, desde florestas tropicais a ambientes desérticos. Apesar dessa interação contínua com uma imensidão de vírus, parece curioso constatar que as espécies presentes nesses ambientes não estão constantemente doentes. Isso fez os cientistas recentemente proporem que vírus apresentam uma variedade de formas de se relacionar com seus hospedeiros, as quais vão além daquelas que resultam em prejuízo ou doenças.

Desde sua descoberta no século XIX, a compreensão da ciência sobre os vírus e seu papel sobre a biodiversidade tem se modificado.

Neste capítulo, serão discutidas ideias já consolidadas sobre os vírus, mas também algumas inovadoras. Vamos abordar como a diversidade dos genomas virais e de seus processos replicativos faz com que eles sejam verdadeiros laboratórios naturais para os processos evolutivos. Além disso, vamos evidenciar como a diversidade viral impõe desafios na busca por uma classificação universal, que permita uma melhor compreensão das relações evolutivas entre as espécies virais. Também serão discutidas as interações entre vírus e células, desde suas possíveis origens até os desfechos e implicações de processos coevolutivos. Nesse sentido, serão abordadas as relações entre vírus e seus hospedeiros em uma perspectiva ecológica, onde diversas interações simbióticas são demonstradas. Por fim, serão apresentados dois estudos de caso envolvendo vírus de grande importância global. Junto aos mesmos, será discutido como a biologia evolutiva pode auxiliar a compreender as origens e os possíveis desfechos de eventos de pandemia, tanto no passado quanto no presente.

Ao longo de todo o capítulo são apresentadas sugestões de atividades e discussões que promovam o ensino de virologia a partir de uma perspectiva evolutiva. Desse modo, espera-se que professores e estudantes sejam estimulados a repensar conceitos e ampliar sua visão sobre os vírus e sobre a evolução. Afinal, todos nós vivemos em um “Mundo dos Vírus”.

I. Conhecendo os vírus: da diversidade morfológica à organização genômica

Vírus são **agentes intracelulares obrigatórios**. Eles são capazes de manipular o complexo enzimático da célula hospedeira para a síntese de seus componentes - esta é a estratégia para multiplicar-se e garantir a perpetuação no ambiente. Fora de uma célula viva o vírus é incapaz de se reproduzir, podendo ficar inerte ou ser destruído por fatores ambientais, dependendo de suas características físico-químicas.

Os vírus geralmente são muito pequenos, a maioria deles tem entre 20 a 400 nanômetros (nm) de diâmetro, sendo visíveis apenas através

do microscópio eletrônico. Contudo, a descrição dos vírus chamados “gigantes” (com 0,6 a 1,5 μm e até mais) vem crescendo nos últimos anos. Por geralmente serem muito menores que os organismos celulares, sua descoberta e caracterização foi um desafio para os cientistas (veja o quadro “Ciência, Porcelana e Tabaco: uma história sobre a descoberta dos vírus”).

A grande particularidade dos vírus é a sua **organização genômica**. Enquanto bactérias, arqueias e eucariotos utilizam o DNA para armazenar a informação genética, os vírus podem utilizar DNA ou RNA. Dessa forma, com relação ao seu genoma, os vírus são divididos em dois grandes grupos: aqueles que têm RNA como material genético (chamados de vírus de RNA) e aqueles que têm DNA como material genético (chamados vírus de DNA). O DNA ou RNA viral pode estar disposto de diversas formas dentro do capsídeo viral: circular, linear, segmentado; fita simples ou dupla; de leitura positiva ou negativa; etc. O **capsídeo viral** nada mais é que um invólucro proteico cuja principal função é armazenar o genoma, isolando-o do meio externo. Ele pode assumir diferentes simetrias: esférica, helicoidal, icosaédrica, complexa, etc. Além do capsídeo, alguns vírus podem apresentar uma estrutura adicional mais externa, chamada **envelope viral**. Esse envelope é formado por lipoproteínas, geralmente provenientes de membranas plasmáticas obtidas da célula hospedeira (figura 1).

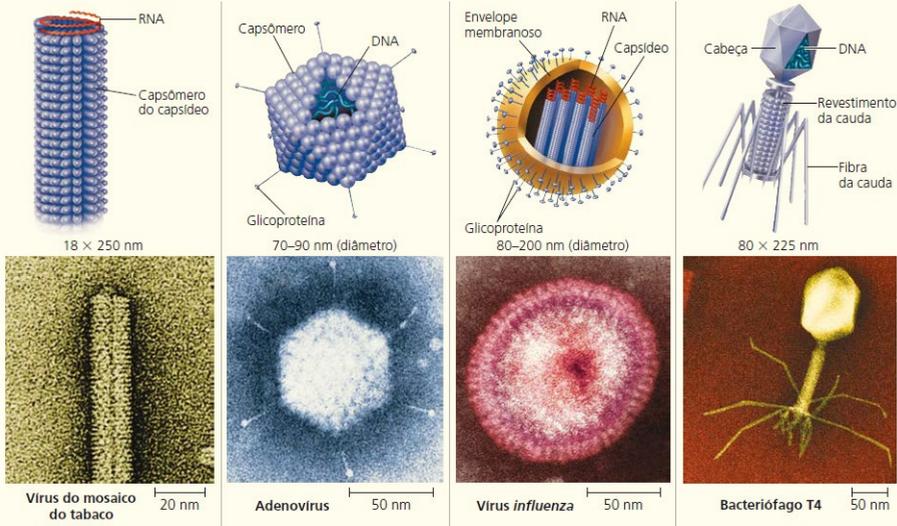


Figura 1. Diversidade morfológica dos vírus. Adaptado de: <http://www.bio.utexas.edu/faculty/sjasper/bio212/microbial.html>.

O primeiro passo de uma invasão viral é a interação do vírus com as camadas mais externas das células alvo. Esta interação visa a penetração do vírus e é dependente da célula hospedeira. Isso quer dizer que as interações com uma bactéria, um fungo ou ainda uma célula vegetal ou animal exigem mecanismos diferentes por parte dos vírus. Por vezes a invasão do espaço celular pode ocorrer através da fagocitose, outras, através da ligação entre estruturas presentes na membrana celular e no envelope viral.

Após invadir a célula hospedeira, o genoma viral é liberado no meio intracelular e a síntese de proteínas virais é iniciada. Primeiro, são sintetizadas as proteínas que asseguram a replicação do genoma viral, como polimerases (responsáveis por gerar cópias do material genético), em seguida as proteínas responsáveis pelo surgimento de novos vírus, como as proteínas que compõem os capsídeos e, por fim, as proteínas capazes de alterar a estrutura e função da célula hospedeira, para facilitar seu processo de perpetuação. Simplificadamente, as fases da **biossíntese viral** são divididas em: adsorção, entrada, replicação e expressão gênica, montagem e liberação (figura 2).

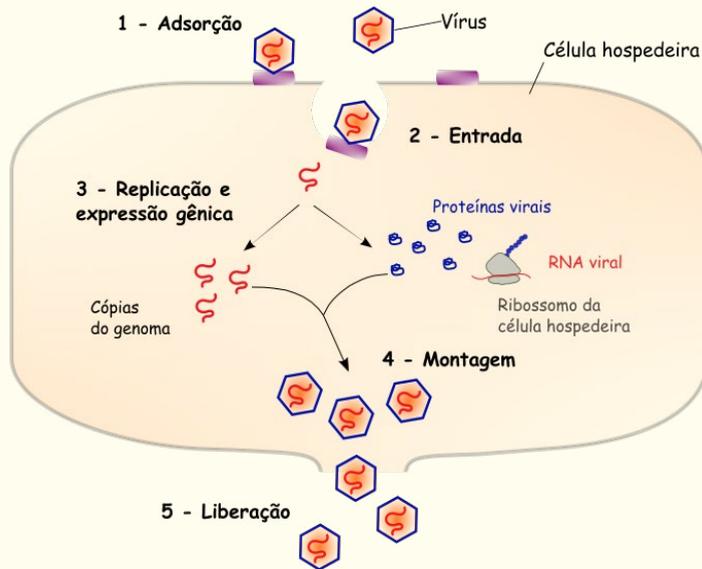


Figura 2. Biossíntese viral.

Vale destacar que os vírus são capazes de criar locais reservados dentro da célula para seus processos replicativos, comumente chamados de “**fábrica de vírus**”. Nas células eucarióticas, as fábricas de vírus podem ser interpretadas como pequenas “**organelas virais**”, criadas a partir de componentes virais e componentes celulares sequestrados, como membranas celulares e nucleares, elementos do citoesqueleto e organelas propriamente ditas, como mitocôndrias, cloroplastos e retículo endoplasmático.

Como mencionado anteriormente, podemos dividir os vírus em dois tipos: vírus de RNA e de DNA. Os vírus de RNA podem apresentar um ciclo de replicação genômica que envolve apenas moléculas de RNA (RNA → RNA), sendo chamados de **ribovírus**. Além deles, temos os **retrovírus**, vírus de RNA que possuem uma molécula de DNA como intermediário replicativo (RNA → DNA → RNA). Os ribovírus possuem uma RNA polimerase dependente do RNA codificada no genoma viral. Nos retrovírus, o ciclo de replicação exige uma retro transcrição RNA-DNA, que é catalisada pela enzima **transcriptase reversa**, uma DNA polimerase dependente de RNA. Os retrovírus incluem o estágio de pró-vírus, no qual o DNA viral é integrado ao DNA do hos-

pedreiro e, a partir daí, o genoma viral se comporta como um gene celular.

Ciência, Porcelana e Tabaco: uma história sobre a descoberta dos vírus

No presente momento parece algo trivial sabermos da existência dos vírus e que eles estão presentes por toda a natureza. No entanto, para entender como os cientistas notaram a existência dos vírus, é preciso voltar há mais de 100 anos, quando as primeiras ideias sobre eles foram propostas. Como toda boa história sobre ciência, a descoberta dos vírus é repleta de personagens renegados, cientistas pioneiros e experimentos inovadores.

Na Europa do século XIX, as plantações de tabaco estavam entre os cultivos mais importantes para a agricultura e sofriam com uma doença até então desconhecida. As folhas da planta doente apresentavam manchas e pontos de descoloração, o que mais tarde inspirou o nome de “mosaico do tabaco” para essa doença. Por volta de 1880, o cientista alemão Adolf Mayer (1843-1942) se interessou pela doença e começou a estudá-la em plantações na Holanda. Durante seus experimentos, Mayer descobriu que plantas de tabaco doentes podiam contaminar as plantas saudáveis, ou seja, tratava-se de uma doença infecciosa.

Influenciado pela recente “Teoria do Germe e da Doença” defendida por nomes como Robert Koch (1843-1910) e Louis Pasteur (1822-1895), Mayer tenta identificar o agente causador da doença utilizando técnicas de bacteriologia. Sem sucesso em isolar uma bactéria em laboratório e relacioná-la com a doença, ele especula que o agente deve ser demasiado pequeno a ponto de não ser visível ao microscópio ou, até mesmo, de natureza química como uma “enzima”. Anos mais tarde, o cientista russo Dimitri Ivanovsky (1864-1920) passa a investigar a mesma doença em outras regiões da Europa e a busca pelo causador da doença do tabaco ganha novos elementos.

Intrigado pela ideia de uma bactéria diminuta, Ivanovsky teve a brilhante ideia de utilizar filtros de porcelana com poros minúsculos

(capazes de reter as bactérias de uma solução) para tentar determinar a natureza do agente infeccioso. Os experimentos de filtração baseavam-se em retirar fluido contaminado de uma planta de tabaco doente, filtrar o fluido para remover as bactérias e então reinserir o fluido livre de bactérias em uma planta sadia. Para surpresa do cientista, mesmo o fluido filtrado (livre de bactérias) foi capaz de transmitir a doença às plantas sadias. Em 1892, Ivanovsky apresentou seus resultados e, seguindo a visão bacteriológica predominante da época, especulou sobre a possibilidade de formas de bactérias muito pequenas ou até mesmo toxinas terem passado pelos filtros de porcelana e causarem a doença. Desse modo, coube a outro cientista desafiar a visão de que toda infecção seria causada por bactérias e propor a existência dos vírus. Depois de anos estudando botânica e microbiologia, o holandês Martinus Beijerinck (1851-1931) resolveu se debruçar sobre a misteriosa doença do mosaico do tabaco.

Na virada do século XX, Beijerinck conduziu uma série de experimentos de filtração/reinfecção e, além da constatação de que os fluidos extraídos de plantas doentes continuavam infecciosos após a filtração, ele fez novas descobertas. Beijerinck percebeu que o causador da doença não perdia sua capacidade infecciosa mesmo após ser extraído, filtrado e re-injetado em várias plantas sucessivamente

Ele então especulou que o agente ganhava força quando em contato com uma nova planta, possivelmente se multiplicando dentro do hospedeiro, descartando com isso a ideia de uma enzima ou toxina. Como também não encontrou células bacterianas no fluido, Beijerinck propôs que se tratava de uma entidade não celular, que dependia do metabolismo do hospedeiro e usava suas células para se multiplicar. Em 1898, ele apresenta seus resultados e explica que a doença do tabaco era causada pelo o que ele denominou de “*contagium vivum fluidum*”.

Neste trabalho ele utiliza pela primeira vez a palavra vírus com o sentido que conhecemos hoje, ou seja, para se referir a agentes infecciosos acelulares. Embora Martinus Beijerinck atualmente seja considerado por muitos o “pai da virologia”, seu trabalho só foi reconhecido anos depois. Muitos de seus colegas da microbiologia estavam presos às ideias de que agentes celulares (como bactérias e fungos) eram a

causa das doenças infecciosas. De fato, somente após 40 anos, cientistas desenvolveram a tecnologia e os métodos necessários para visualizar o enigmático vírus do mosaico do tabaco em detalhes ao microscópio e, assim, tornaram a virologia uma área científica independente, ressuscitando o legado de Beijerinck.

Já os vírus de DNA apresentam um ciclo de replicação genômica que envolve predominantemente moléculas de DNA (DNA → DNA). Sua replicação é catalisada por uma DNA polimerase dependente de DNA, que pode ser codificada pelo genoma viral ou pelo genoma do hospedeiro. Porém, algumas famílias de vírus de DNA (chamadas de hepadnavirus e caulimovirus) apresentam um intermediário replicativo de RNA (DNA → RNA → DNA). Neste caso, eles codificam em seu genoma uma transcriptase reversa que, como vimos, trata-se de uma DNA polimerase dependente de RNA.

Devemos ter em mente que os ciclos replicativos dos vírus variam de acordo com a composição do seu genoma. Porém, a síntese das proteínas virais ocorre sempre da mesma forma, através de uma molécula de RNA mensageiro (RNAm), afinal, a maquinaria das células hospedeiras funciona a partir desta molécula. Para uma visão mais abrangente dos mecanismos de replicação e síntese proteica, veja o quadro “Classificação de Baltimore”.

Classificação de Baltimore

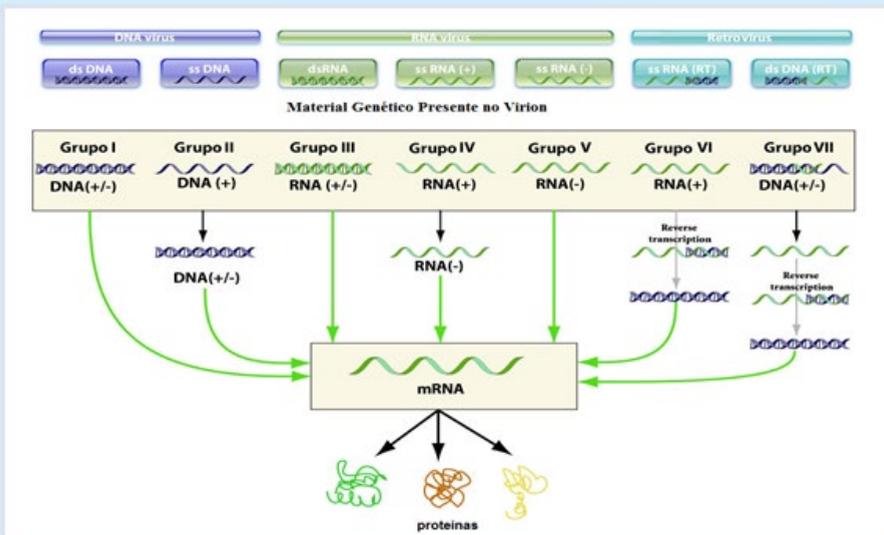
David Baltimore criou, em 1971, uma forma bastante didática de classificar os vírus. Amplamente utilizada até os dias de hoje, a Classificação de Baltimore agrupa os vírus em sete classes distintas, baseadas no tipo de genoma viral, na forma de transmissão da informação genética (genoma viral e síntese viral de RNA mensageiro) e na síntese proteica. Porém, é importante ressaltar que esta classificação não tem intenção de representar quaisquer relações evolutivas entre os vírus.

Grupo I: Vírus de DNA fita dupla (dsDNA) gera diretamente o RNAm. Exemplo: Adenovirus, Herpesvirus, Poxvirus.

Grupo II: Vírus de DNA de fita simples (ssDNA). Esta classe pode ser subdividida em duas: vírus de DNA de fita simples positiva e vírus de DNA de fita simples negativa. Ambos utilizam um intermediário de DNA fita dupla (dsDNA) para sintetizar o mRNA. Exemplo: Parvovirus.

Grupo III: Vírus de RNA fita dupla (dsRNA) produz o mRNA diretamente. Exemplo: Reovirus.

Grupo IV: Vírus de RNA fita simples positivo [(+)ssRNA]. Exemplo: Picornavirus, Togavirus.



Grupo V: Vírus de RNA fita simples negativo [(-)ssRNA]. Nesta classe o RNA é complementar ao mRNA, servindo para a síntese das várias moléculas de RNA(+). Exemplo: Orthomyxovirus, Rhabdovirus.

Classe VI: Vírus de RNA fita simples (ssRNA) com intermediário de DNA fita dupla (dsDNA). A transcriptase reversa viral forma uma molécula de DNA que, então, sofre o processo de transcrição por ação das enzimas do hospedeiro. Exemplo: Retrovírus.

Classe VII: Vírus de DNA de fita dupla (dsDNA) com intermediário de RNA fita simples e ação de uma transcriptase reversa para gerar uma nova fita de DNA fita dupla (dsDNA). Exemplo: Hepadnavirus e os Caulimovirus.

2. A classificação dos vírus: da organização da diversidade viral às investigações sobre as relações evolutivas

Com o invento do microscópio eletrônico, em 1931, a composição estrutural dos vírus foi conhecida. Nesse período, houve um *boom* na descrição e caracterização de vírus, o que tornou imprescindível estabelecer uma classificação e nomenclatura comum. Assim, em 1966, nasceu o Comitê Internacional de Nomenclatura de Vírus, o qual, em 1977, foi renomeado como Comitê Internacional de Taxonomia de Vírus (*International Committee on Taxonomy of Viruses - ICTV*). Desde então, o ICTV é o responsável por organizar os vírus em um sistema de classificação particular.

Em suas primeiras versões, a classificação do ICTV reconhecia apenas gêneros e famílias para agrupar os vírus descritos. Alguns anos depois o esquema foi ampliado, gerando uma hierarquia com cinco categorias: espécies, gênero, subfamília (raramente usada), família e ordem. Esta classificação se manteve inalterada ao longo dos últimos anos e o seu objetivo principal era categorizar a multiplicidade de vírus conhecidos, de modo a maximizar a organização e gerar previsibilidade.

Passados 50 anos das primeiras tentativas de organizar os vírus, o advento da metagenômica levou a uma verdadeira revolução na virologia. Além disso, a necessidade de investigar as relações evolutivas entre os vírus tornou-se urgente. Em 2019, o ICTV propôs, então, um novo sistema de classificação, mais robusto e que pretende ampliar a representação de relações entre vírus. A nova hierarquia estabelece 15 níveis, incluindo oito classificações principais e sete derivadas (figura 3).

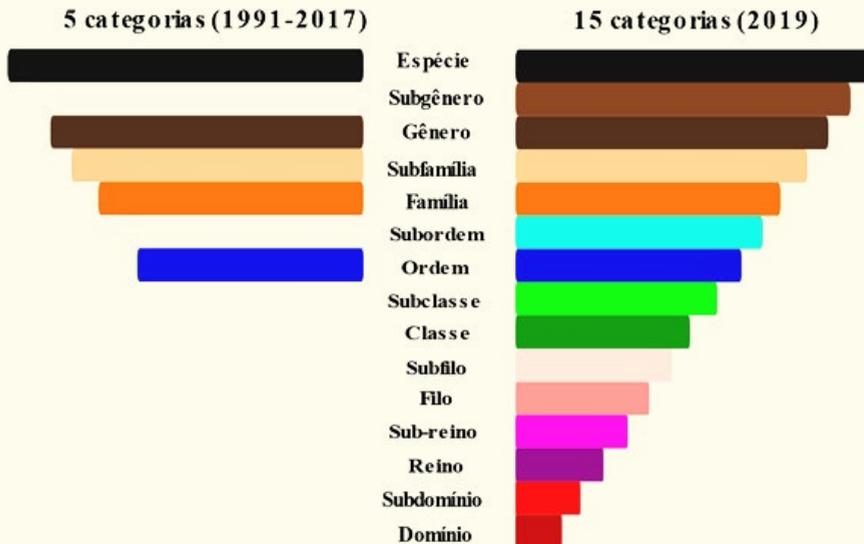


Figura 3. Sistema de classificação dos vírus entre 1991-2017, e a atual (2019), proposta pela ICTV.

Esta taxonomia pretende acomodar todos os vírus descritos em uma árvore (ou árvores no caso de uma *polifilia* ser confirmada), desde as raízes (reinos) até as pontas dos galhos (espécies) e, assim, ampliar o conhecimento da história evolutiva dos vírus. É importante ressaltar que a árvore dos vírus pretende esclarecer as relações entre eles e não a inclusão dos vírus na árvore da vida, a qual agrupa os seres vivos em três domínios (saiba mais sobre a árvore da vida no capítulo 1). No presente momento, a inclusão dos vírus na árvore da vida não é aceita por boa parte da comunidade científica. Diante das características únicas dos vírus, há ainda muitas discussões sobre como representá-los na biologia (veja o quadro “vírus são seres vivos?”).

Com relação ao conceito de espécie, em 1991 o ICTV assumia que “espécie de vírus tem uma definição politética, ou seja, trata-se de um grupo que constitui uma linhagem replicante e ocupa um determinado nicho ecológico”. Em julho de 2013, a definição mudou para: “Uma espécie é um grupo monofilético de vírus cujas propriedades podem ser distinguidas de outras espécies por múltiplos critérios”. Embora estas definições tenham vantagens, pois conseguem acomodar a grande diversidade de vírus encontrados na natureza, na prática, são ambí-

guas e de difícil aplicação. Atualmente, os critérios de semelhanças e divergências entre vírus, que determinam serem considerados membros de novas espécies ou não, varia consideravelmente entre os diferentes grupos.

Vírus são seres vivos?

- *Todos os seres vivos são formados por células.*

Essa frase é repetida por quase todos os professores de biologia, sendo encontrada na maioria dos livros didáticos. Outra frase frequente é a de que os *vírus são seres acelulares*. As duas frases às vezes são ditas em uma mesma aula.

Afinal, vírus são seres vivos ou não? Como os vírus podem ser acelulares e vivos ao mesmo tempo? Isso depende, é claro, dos critérios que adotamos para definir vida. Abordar estes critérios é uma oportunidade para propor que os alunos discutam autonomamente tal questão a partir de pesquisas próprias. O professor pode orientá-los, por exemplo, para que anotem no caderno possíveis critérios para a definição de vida. Promover a socialização das respostas dos alunos em discussão coletiva e aprofundar os conceitos trabalhados também é desejável

Por exemplo, a noção de **indivíduo biológico** é importante nas discussões sobre definição de vida. Em geral, perguntar o que é um indivíduo biológico significa indagar o que constitui uma unidade relativamente bem delineada e coesa no mundo vivo. Existem muitos casos, no entanto, em que não é possível decidir onde começa e onde termina um indivíduo. E os vírus são um conhecido caso.

Quais critérios de individualidade valeriam? Seriam as partículas virais indivíduos biológicos? Alguém poderia argumentar que os vírus não possuem um metabolismo independente do hospedeiro para a sua reprodução e manutenção. Então, um vírus ativo em uma célula infectada do hospedeiro seria um indivíduo? Nesse caso, a célula hospedeira também faria parte desse indivíduo? Conforme estas indagações surgem, começamos a ver que não é uma tarefa simples determinar um limite claro e coeso entre o vírus e seu hospedeiro.

Mais recentemente, alguns autores estão chamando a atenção para as estreitas associações simbióticas entre o hospedeiro e os seus microrganismos associados. Uma nova unidade biológica emerge dessa relação – chamado de **holobionte** - que engloba os processos genéticos e metabólicos do hospedeiro e dos simbiontes, incluindo os vírus. Muitos biólogos argumentam que não é possível entender as características de cada um deles de modo independente. E tal dependência também ocorreria em um nível evolutivo: organismos com uma relação simbiótica muito estreita evoluem em conjunto e não de maneira independente.

Tais discussões lançam dúvidas sobre as visões tradicionais de individualidade biológica, o que pode orientar não apenas os critérios sobre a definição de vida, mas também os debates sobre a evolução viral e a relação entre simbiontes e hospedeiros.

As dificuldades em implementar uma classificação natural para os vírus - que seja capaz de suportar as relações de ancestralidade e definir um conceito de espécie -, estão intimamente relacionadas às próprias características evolutivas dos vírus, como a rápida taxa evolutiva, genoma ultracompacto e a presença constante de transferência horizontal de genes. Estas características tão peculiares desafiam a lógica utilizada para a classificação filogenética dos seres vivos e esbarram em nossas limitações metodológicas. Contudo, o que todos concordam é que os vírus são entidades reais produtos da evolução biológica, enquanto os sistemas de classificação são conceitos abstratos produzidos pelo pensamento humano e podem ser aprimorados de forma a melhor representar o conhecimento científico.

Em 2020, o ICTV reconheceu oficialmente 4 domínios, 9 reinos, 16 filos, 2 subfilos, 36 classes, 55 ordens, 8 subordens, 168 famílias, 103 subfamílias, 1421 gêneros, 68 subgêneros e 6590 espécies de vírus. Porém, não devemos esquecer que essa é só a ponta do iceberg. Como apresentado anteriormente, modelos matemáticos indicam que existam cerca de 10^{32} **partículas virais** espalhadas pelo planeta, constituindo o

que atualmente é chamado de **viroesfera**. Na verdade, os vírus parecem ser as entidades biológicas mais abundantes em nosso ambiente, superando substancialmente o número de organismos celulares.

3. Genoma viral: um campo fértil para a evolução biológica

A variabilidade é uma característica inerente a todas as espécies do nosso planeta. Como acabamos de discutir, os vírus não são exceção no que diz respeito à diversidade - pelo contrário - acredita-se que sejam os seres geneticamente mais diversos da natureza. Eles utilizam os mesmos mecanismos moleculares de variação genética descritos para bactérias, arqueias e eucariotos: mutação (que abrange mutações pontuais e inserções-deleções pontuais ou de segmentos); vários tipos de recombinação; e rearranjos de segmentos genômicos. Contudo, algumas particularidades permitem um potencial de variação enorme às populações virais.

As mutações nos genomas virais podem ser geradas por agentes mutagênicos externos ou por ações de enzimas celulares (algumas são especializadas em gerar hipermutação em genomas virais). Porém, acredita-se que a maioria das mutações resulta de **erros durante o processo de replicação viral**. Podemos destacar três fatores que impactam fortemente a taxa de mutação dos vírus: 1) composição química do genoma viral. RNA ou DNA podem gerar maior ou menor instabilidade para o processo de replicação; 2) maior ou menor eficiência da enzima responsável pelo processo de replicação; e 3) presença ou ausência de mecanismos de revisão-reparo e pós-reparo durante o processo de replicação. Assim, as taxas de mutação variam em muitas ordens de grandeza entre os vírus. Os vírus de DNA, por exemplo, mostram taxas de mutação de 10^{-8} a 10^{-3} substituições por nucleotídeo a cada infecção celular, enquanto os retrovírus possuem taxas médias de 10^{-6} a 10^{-4} , e os ribovírus mostram taxas médias de 10^{-5} a 10^{-3} . Para fins de comparação, o DNA celular apresenta taxas médias de 10^{-9} a 10^{-11} mutações.

A recombinação gênica também pode variar muito entre os vírus a depender da disposição do genoma viral. Por exemplo, um tipo particular de recombinação - também conhecido como embaralhamento ou **rearranjo** - ocorre em alguns vírus com genomas segmentados, como o vírus influenza, que pode trocar segmentos completos do genoma, dando origem a novas combinações de segmentos. Já os vírus que contêm duas cópias do genoma em um mesmo capsídeo frequentemente recombina seus materiais genéticos durante o processo de replicação - mecanismo similar ao que ocorre em reproduções sexuais.

Outro mecanismo que sabidamente gera variabilidade genética em vírus é a **velocidade da replicação**, que reflete no tamanho populacional após a invasão celular. Pouco depois da invasão de um hospedeiro multicelular, é possível encontrar um número muito grande de genomas virais ligeiramente diferentes circulantes no meio extracelular (o que é chamado de *quasispécie viral*).

Então, se somarmos as elevadas taxas de erros, a rápida taxa de replicação e os grandes tamanhos populacionais virais, teremos uma geração de diversidade sem precedentes. E é esta diversidade que será a matéria-prima para processos evolutivos como a seleção natural, mas também para processos aleatórios, como a deriva genética.

A evolução do vírus é fortemente impactada por processos de seleção natural que ocorrem em diferentes escalas. A seleção atua constantemente através dos mecanismos de defesa do hospedeiro (intra-hospedeiro), mas também durante o evento de transmissão entre hospedeiros (inter-hospedeiro). Diferentes resultados evolutivos são esperados após transmissões que ocorrem através de uma pequena ou uma grande quantidade de vírus (também chamada de **carga viral**). Não apenas a probabilidade de infecção é maior quando um indivíduo suscetível é exposto a uma grande quantidade de vírus, mas uma grande quantidade de vírus inicial facilita que mais variantes tenham sucesso de replicação no hospedeiro receptor, alterando também o percurso da seleção natural intra-hospedeiro.

Além disso, nos últimos anos muitos pesquisadores têm tentado desvendar os efeitos dos eventos de **gargalos de garrafa** gerados du-

rante a transmissão viral de um hospedeiro infectado para um hospedeiro suscetível. Um estudo com um grupo de indivíduos HIV+ demonstrou que cerca de 75% das infecções foram originadas a partir de um único genoma fundador; os outros 25% das infecções tornaram-se efetivas a partir de dois a cinco genomas – ainda assim um número bastante pequeno se comparado ao número de vírus presentes nos fluidos corporais infectantes. Pesquisadores acreditam que os hospedeiros possuem de fato barreiras altamente eficientes contra infecções virais, o que torna uma infecção efetiva um evento raro.

4. Vírus e a relação parasita-hospedeiro: adaptações, coevolução entre célula-vírus e a eterna luta pela coexistência

Como discutido anteriormente, uma partícula viral é inerte no ambiente, sendo necessário o encontro com uma célula alvo para tornar-se ativa, invadir e manipular sua maquinaria. Por esta razão, não é surpreendente que possamos observar uma enorme gama de adaptações nas estruturas físicas dos vírus que facilitam suas interações com as células alvo. A forma complexa do capsídeo de um bacteriófago, por exemplo, facilita a penetração do genoma viral através de uma resistente parede celular bacteriana. Já os vírus de células animais comumente apresentam proteínas de superfície no envelope viral, capazes de interagir com receptores da célula alvo, otimizando a invasão.

Contudo, as dificuldades dos vírus não param por aí. Após a invasão, e seu desempacotamento, o vírus precisa subverter a célula hospedeira para suprir suas necessidades de energia e materiais de construção para a replicação e montagem dos novos vírions. Isso não é uma tarefa simples, pois a célula apresenta diversas barreiras à presença do vírus. Nas células existem proteínas (chamadas de endonucleases ou DNAses e RNAses) especializadas em cortar sequências de DNA e RNA desconhecidas no seu interior. Esse mecanismo de degradação pode ser encontrado em diferentes versões, mas está presente em todos os seres

vivos (Bacteria, Archaea e Eukarya), o que nos faz questionar se nossos ancestrais mais remotos já eram perturbados por algo semelhante aos vírus. Uma das prováveis razões para os vírus criarem suas “fábricas de vírus”, compartimentalizando sua replicação, é justamente escapar da ação dessas enzimas.

Nas últimas décadas, muitos mecanismos antivirais complexos vêm sendo descritos. Um sistema recentemente compreendido em procarionotos é o CRISPR (*Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats*) ou “Conjunto de Repetições Palindrômicas Curtas Regularmente Espaçadas”. O CRISPR é uma região do genoma de bactérias e arqueias, caracterizada pela presença de sequências nucleotídicas curtas e repetidas. Após uma invasão viral, pedaços de DNA de vírus podem ser inseridos entre essas repetições. Quando uma nova infecção ocorre, os procarionotos produzem enzimas que são capazes de reconhecer o vírus pela similaridade com a sequência presente nas repetições, possibilitando sua degradação. O sistema não é apenas específico, mas também herdável e adaptável, pois é possível gerar novos espaçadores (inserção de novas sequências específicas curtas) e sequências virais (inseridos entre as sequências repetidas após a infecção por um novo vírus).

Um mecanismo análogo ao CRISPR, encontrado em todos os organismos eucariotos, é conhecido como RNA de interferência (iRNA). Neste caso, sequências exógenas derivadas de vírus - ou outros elementos genéticos móveis inseridos no DNA dos eucariotos - dão origem a um longo RNA de fita dupla (dsRNA). Após ser processado, o dsRNA dá origem a pequenos RNAs de fita simples (siRNAs) - os quais são os RNAs de interferência propriamente ditos. Os siRNAs são capazes de reconhecer por similaridade as sequências virais circulantes e acionar mecanismos enzimáticos que irão degradar o complexo “siRNA + mRNA viral”. Para fugir do silenciamento por RNA de interferência, os vírus possuem uma variedade de mecanismos de contra-defesa que interferem na geração de iRNAs, na sua amplificação ou translocação, evitando uma resistência a sua presença de forma sistêmica. Além disso, temos também alguns iRNAs derivados de vírus que compartilham

complementaridade com as transcrições do hospedeiro, para promover seu silenciamento.

Em última instância, toda essa relação molecular foi originada por processos de **coevolução parasita-hospedeiro**, uma vez que os mecanismos virais evoluíram de forma dependente de seu hospedeiro, e vice-versa. O que ocorre em abundância até o estabelecimento de um equilíbrio entre vírus e hospedeiro é a morte de vírus e/ou das células infectadas. Não à toa, para descrever este cenário, diversos autores utilizam a metáfora de uma **guerra armamentista**, na qual vírus e células lutam para “desenvolver” mecanismos que garantam sua sobrevivência. Na relação vírus-hospedeiros, podemos descrever a coevolução como um processo evolutivo que envolve uma série de mudanças recíprocas em populações que são agentes de seleção natural uma em relação à outra.

A ciência tem mostrado cada vez mais evidências que a história da vida em nosso planeta é profundamente marcada pela coevolução entre células e vírus, resultando nas interações extremamente complexas descritas acima. Nesse sentido, uma pergunta que naturalmente surge é: como essa relação tão íntima começou?

5. De volta para o passado: investigando a origem dos vírus no planeta

Conforme discutido anteriormente, a evolução dos genomas celulares é muito influenciada pelos genomas virais, enquanto a replicação dos vírus é extremamente dependente da maquinaria celular. Devido a estes fatos, duas perguntas são de particular interesse para a biologia evolutiva: (1) Poderiam os genomas das primeiras células da Terra terem evoluído na ausência dos vírus? (2) Poderiam os primeiros vírus terem surgido na Terra na ausência de células? Colocando de forma mais simples, podemos resumir essas perguntas na questão mais fundamental sobre a origem dos vírus: quem surgiu primeiro, os vírus ou as células?

Embora essa seja uma questão fundamental, traçar as origens dos vírus em nosso planeta não tem sido uma tarefa simples para os virologistas. Entre as muitas limitações em determinar como se deu a origem dos vírus no planeta está o fato de que ela se entrelaça com a origem dos primeiros organismos celulares. Sendo assim, essa questão se insere em um cenário ainda pouco resolvido, o da origem da própria vida na Terra. Além disso, estudos sobre a evolução dos vírus apresentam outros desafios, entre os quais estão a variabilidade morfológica e a grande diversidade genômica dos vírus atuais (como já discutido neste capítulo). Por último, podemos citar a ausência de sequências conservadas entre todas as linhagens de vírus, as quais possam ser utilizadas como relógios moleculares (a exemplo do que ocorre com sequências codificantes de rRNA em organismos celulares).

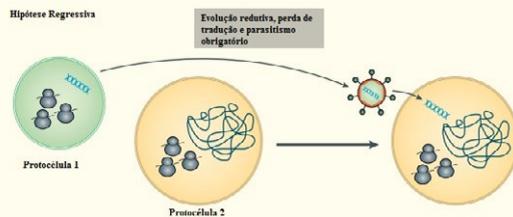
Devido a essas dificuldades, a origem e a evolução dos primeiros vírus continuam sendo alvo de intensa pesquisa e frutíferos debates entre os virologistas, dos quais emergem 3 hipóteses clássicas para a origem dos vírus, discutidas a seguir.

5.1 Hipótese Regressiva

Neste cenário, os primeiros vírus teriam evoluído de protocélulas ancestrais que perderam sua autonomia metabólica e replicativa ao se tornarem

parasitas de outras protocélulas ancestrais. Aqui, portanto, as células deram origem aos vírus, que evoluíram por um processo regressivo.

A principal linha de evidência usada para sustentar essa hipótese é que a **evolução regressiva** não parece ser um processo tão raro entre os seres vivos. De fato, ela está envolvida em diversos eventos evolutivos para explicar a perda gênica e a ocorrência de **genomas extremamente reduzidos** em organismos de vida parasitária. A **teoria endossimbionte**, que explica a origem das mitocôndrias e cloroplastos a



partir de ancestrais procariotos é um exemplo baseado neste processo amplamente aceito.

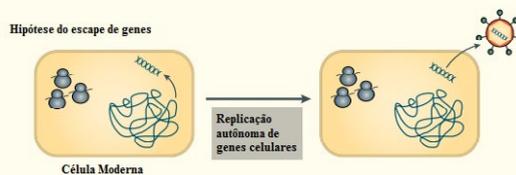
Um dos argumentos contrários a essa hipótese é o de que a grande diversidade de estratégias genômicas encontradas nas linhagens virais contrasta profundamente com a uniformidade dos genomas celulares, que se baseiam em DNA de fita dupla. Sendo assim, informações adicionais devem ser apresentadas para explicar essa diversificação de estratégias genômicas a partir de protocélulas ancestrais. Contudo, a hipótese regressiva ganhou certo fôlego nos últimos anos, especialmente com a descrição dos vírus de DNA gigantes, pertencentes ao grupo dos NCLDV's (*Nucleo-Cytoplasmic Large DNA Viruses*). Esses vírus apresentam genomas de DNA bastante complexos, incluindo genes que possuem homologia com genes eucarióticos ligados ao reparo de DNA e processamento de proteínas. Os NCLDV's necessitam apenas dos ribossomos de sua célula hospedeira o que os tornam vírus bastante autônomos. No caso de a hipótese regressiva estar correta, os NCLDV's poderiam ser considerados modelos para etapas intermediárias do processo regressivo.

5.2 Hipótese do escape de genes

Neste cenário, os vírus teriam sua origem em sequências genéticas de células modernas que “escaparam” do genoma das

mesmas e passaram a transitar entre organismos. Aqui, portanto, as células antecederam os vírus, que evoluíram por um processo progressivo, com ganho de novas funções relacionadas à replicação e à mobilidade entre organismos.

A principal linha de evidência usada para sustentar essa hipótese é a ampla ocorrência de elementos genéticos móveis associados a diferentes linhagens de células modernas. Os vírus de DNA teriam evoluído a partir de elementos genéticos móveis conhecidos como **transposons**,



enquanto a origem de alguns vírus de RNA estaria relacionada a elementos genéticos móveis denominados **retrotransposons**.

Embora a hipótese do “escape” consiga apresentar um cenário consistente com a diversidade de estratégias genômicas das linhagens de vírus atuais, ao recorrer a origens independentes, ela apresenta outros problemas. Apesar da similaridade de sequências genéticas e/ou de modos de replicação entre os elementos genéticos móveis e os vírus, em muitos casos, senão em todos, a direcionalidade do fluxo genético ainda é questionável. Em determinados casos, é fortemente sugerido que as linhagens virais tenham dado origem aos elementos genéticos móveis, e não o oposto.

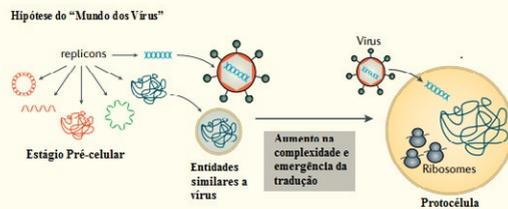
5.3 Hipótese do “Mundo dos Vírus”

Neste cenário, os vírus teriam sua origem em um estágio que precede os organismos celulares e emergiram de grupos de **elementos replicadores**

primitivos. Esses replicadores teriam estabelecido as bases da informação genética, há bilhões de anos, nas etapas iniciais necessárias para a emergência da vida na terra.

Diferentes cenários são especulados para a origem da vida, mas é amplamente aceito que a complexidade da vida necessitou de vários estágios sucessivos que envolvem uma grande transição entre entidades químicas e entidades biológicas. Algumas décadas atrás, parte do quebra-cabeça da origem da vida ganhou novos elementos com a descoberta de moléculas de RNA com capacidade catalítica (Ribozimas). Essas moléculas possuem a capacidade tanto de armazenar informação genética, quanto de catalisar reações químicas, o que as coloca como atores principais de um cenário pré-biótico conhecido como “**mundo de RNA**”.

Neste período anterior às primeiras células, diferentes tipos de estruturas e estratégias de replicação rudimentares podem ter tomado



lugar, formando um conjunto de elementos replicadores primordiais. A variabilidade de estratégias entre os replicadores e o fato de serem herdáveis satisfaz as condições básicas para que a evolução biológica ocorra. Neste cenário, entidades pré-virais (ainda não consideradas verdadeiros vírus) podem ter evoluído e diversificado suas estratégias de armazenamento de informação genética e de replicação. A partir da emergência da maquinaria básica de transcrição e tradução, e da aquisição de membranas, pode ter se originado um conjunto diverso de protocélulas. E nesse cenário de protocélulas e partículas pré-virais, a intrincada relação entre vírus e células pode ter se estabelecido.

6. Quando vírus são parceiros para a vida: a história não contada das interações benéficas entre os organismos e seus vírus

Apesar da percepção prevalente de que os vírus causam prejuízos aos seus hospedeiros, o fato de que as populações de organismos conseguem lidar com seus vírus e, em muitos casos tolerá-los, parece evidente. Se não fosse assim, não teríamos essa grande diversidade de espécies que habitam o planeta. Mas e se os vírus não fossem somente tolerados por seus hospedeiros e sim um componente fundamental para sua sobrevivência e sucesso evolutivo? De fato, evidências recentes têm demonstrado que os vírus podem interagir com seus hospedeiros de diferentes maneiras, sendo que uma relação prejudicial é apenas uma das possibilidades nesse imenso universo.

A ecologia nos mostra que as formas de vida celulares podem interagir de muitas maneiras, em relações que podem ser harmônicas ou desarmônicas. Os vírus, enquanto entidades capazes de evolução e interação com o mundo celular, parecem seguir os mesmos padrões de interações ecológicas. A interação entre vírus e células pode ser entendida como um processo de **simbiose**, uma vez que eles são entidades distintas que estabelecem uma relação muito íntima de coexistência.

As relações simbióticas podem ser categorizadas de diferentes maneiras, podendo ser mutualísticas (quando ambos envolvidos se beneficiam), comensais (quando um envolvido se beneficia e o outro não, mas também não é prejudicado) e antagônicas (quando um envolvido se beneficia e o outro é prejudicado).

Os vírus são amplamente conhecidos por suas relações antagônicas com os hospedeiros. Entretanto, é bem aceito que essas relações mudam ao longo do processo de coevolução e acredita-se que a maioria dos vírus acaba por exibir uma relação de **comensalismo** com as populações hospedeiras. Todavia, pesquisas recentes têm demonstrado que alguns vírus estabelecem relações benéficas com seus hospedeiros, sendo responsáveis por novas adaptações e até mesmo por sua sobrevivência em diferentes ambientes.

Um grupo de organismos nos quais essas diferentes relações com vírus são bem estudadas é o das bactérias. Há muito tempo os cientistas investigam a infecção de bactérias por bacteriófagos (ou simplesmente fagos). O estudo de diferentes espécies de fagos demonstrou que eles são importantes fornecedores de novidades genéticas aos procariotos, pois possibilitam a transferência horizontal de genes em um processo conhecido como **transdução**. Em geral, a infecção por um fago pode ter dois desfechos: a) ocorre a lise da célula bacteriana após a replicação do fago (**ciclo lítico**); ou b) parte do genoma do fago é incorporado ao genoma bacteriano (**ciclo lisogênico**) e, após ciclos de divisão celular, pode trazer novas propriedades à população bacteriana.

Essa alteração de fenótipo em função da lisogenia é conhecida como **conversão fágica** e alguns casos têm sido relacionados a adaptações e à sobrevivência de espécies bacterianas. Em cepas patogênicas das espécies *Corynebacterium diphtheriae*, *Escherichia coli* e *Vibrio cholerae*, a produção de diferentes toxinas, que conferem vantagem na colonização do hospedeiro, parece estar relacionada a genes provenientes de fagos. Atualmente acredita-se que a lisogenia envolvendo bacteriófagos tem papel fundamental na evolução bacteriana, podendo fornecer novos genes de resistência a antimicrobianos, fatores de virulência e, também, ajudar na conquista de novos territórios. Para conhecer mais

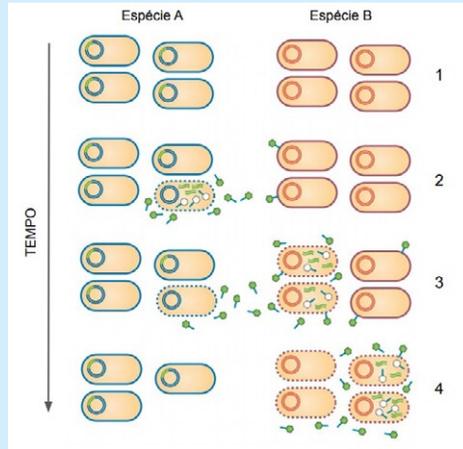
sobre esses processos, veja o quadro “Vírus que trazem benefícios aos hospedeiros”.

Vírus que trazem benefícios aos hospedeiros

Bacteriófagos: inimigos ou aliados das bactérias?

Bacteriófagos podem ajudar bactérias a na expansão por novos nichos.

No exemplo ao lado, a Espécie A carrega um genoma viral (verde) integrado no seu próprio genoma (azul), proveniente de um processo de lisogenia (1). Isso torna essas bactérias imunes a novas infecções por este vírus, enquanto a Espécie B, não portadora do genoma viral, é suscetível a novas infecções. Se este vírus escapar do genoma



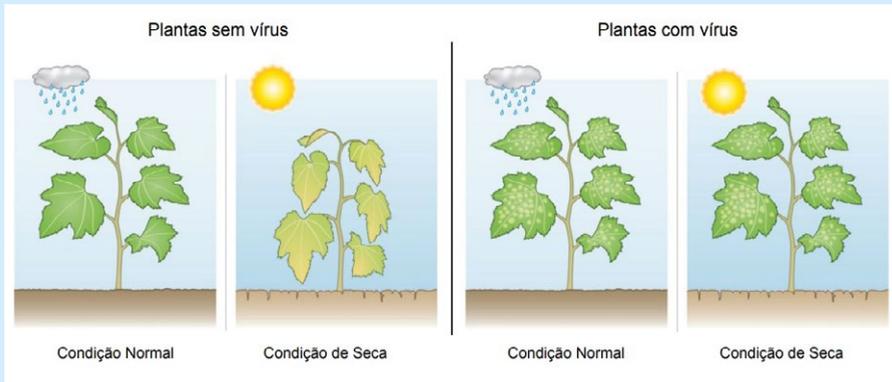
ele pode gerar novas partículas rapidamente (2), que podem infectar bactérias competidoras que não estão imunes (3).

Ao final do processo, os indivíduos da Espécie B são dizimados pelo ciclo lítico do vírus, enquanto a Espécie A ganha a vantagem para colonizar o novo ambiente (4). Nesse sentido, o bacteriófago pode ser visto como um aliado da espécie A e como um inimigo da espécie B, mostrando que na natureza benefício ou prejuízo dependem do contexto!

Quando “estar doente” pode salvar a própria vida!

Em geral, os vírus são reconhecidos por causar doenças em plantas cultivadas, levando a perdas econômicas. Porém, estudos recentes têm demonstrado que algumas plantas hospedeiras podem se beneficiar com a infecção aguda por vírus em condições de estresse. Em condições ambientais normais a relação das plantas estudadas com cer-

tos vírus de RNA foi antagônica, causando doença à planta. Todavia, quando colocadas em condições de estresse abiótico (como seca ou frio), a presença do vírus beneficiou as plantas infectadas, as quais conseguiram sobreviver na nova condição. Esse é um exemplo de mutualismo condicional, uma vez que a relação benéfica entre vírus e plantas ocorre somente em determinadas condições.



Interações não prejudiciais entre vírus e hospedeiros eucarióticos também são conhecidas. Nas plantas, por exemplo, vírus associados a diversas espécies são encontrados em amostragens ambientais. Porém, sintomas de doenças não são evidentes na maioria das espécies de plantas das quais esses vírus foram isolados. Essa observação leva os pesquisadores a pensar que os vírus exibem uma série de relações harmônicas com plantas e, de fato, em alguns casos essa relação já está sendo evidenciada.

Alguns vírus conhecidos por causar doenças em plantas em condições normais são capazes de beneficiar suas plantas hospedeiras em situações adversas, tais como seca ou frio intenso. Plantas de *Nicotiana benthamiana* (espécie relacionada ao fumo) foram infectadas com diferentes vírus de RNA, entre os quais o vírus do mosaico do tabaco (TMV), e suportaram melhor o estresse da seca quando comparadas a plantas não infectadas pelos vírus. Em outro experimento, plantas de beterraba (*Beta vulgaris*) infectadas com vírus do mosaico do pepino (CMV) suportaram tratamentos de baixas temperaturas aos quais in-

divíduos não infectados não resistiram. Esse fenômeno tem sido considerado como um **mutualismo condicional**, uma vez que os vírus somente beneficiam as plantas hospedeiras em condições ambientais específicas.

Os mecanismos que fazem as plantas infectadas resistirem a condições adversas ainda estão em investigação, mas muitos metabólitos envolvidos com osmoproteção e crioproteção estavam elevados nas plantas infectadas com vírus. Um caso particular foi demonstrado na espécie *Dichanthelium lanuginosum*, uma gramínea nativa da América do Norte. Variedades desta planta que ocorre em solos de regiões termais conseguem crescer bem em temperaturas superiores 50°C quando associadas ao fungo endofítico *Curvularia protuberata*. Cientistas especularam que a simbiose com o fungo estava relacionada à resistência dessa gramínea ao calor. Em análises mais detalhadas sobre o fungo *Curvularia protuberata*, os cientistas notaram a presença de um vírus sem o qual o fungo não consegue se desenvolver em ambientes de temperatura elevada. Esse é um caso de **simbiose tripla**, pois a planta necessita da presença do fungo para se desenvolver, que por sua vez precisa estar infectado pelo vírus para sobreviver em altas temperaturas.

Animais também apresentam uma imensa variedade de associações com vírus. A maioria dos casos conhecidos apresenta relações antagônicas, contudo, provavelmente, isso se deve ao maior enfoque da pesquisa científica na cura e prevenção de doenças humanas, de animais e de plantas de interesse econômico. No entanto, interações mutualísticas com vírus têm sido descritas em diversos hospedeiros animais. Insetos são reconhecidos por suas diversas interações com vírus e em muitos casos por sua atuação como vetores para disseminação viral. Essa ampla associação entre insetos e vírus têm impulsionado as pesquisas para desvendar possíveis associações benéficas nessas associações simbióticas.

Um caso amplamente estudado é o papel dos vírus no sucesso reprodutivo de vespas parasitoides. Algumas espécies de vespas parasitoides (Hymenoptera) depositam seus ovos em larvas de borboletas (Lepidoptera), onde elas devem se desenvolver e posteriormente eclodir, em muitos casos causando a morte da larva hospedeira. Porém, os

lepidópteros podem perceber o parasitismo e como forma de defesa seu sistema imune pode encapsular os ovos da vespa e impedir seu desenvolvimento. Foi demonstrado que, ao longo do processo evolutivo, muitas vespas parasíticas incorporaram em seu genoma sequências virais relacionadas à família *Polydnaviridae*. Estas sequências virais carregam genes que estão envolvidos na supressão do sistema imune das larvas dos lepidópteros e, conseqüentemente, promovem o desenvolvimento dos ovos. Em outras palavras, as vespas parasitoides exibem uma **simbiose obrigatória** com membros da família *Polydnaviridae* e a prole desses himenópteros depende da presença dessas partículas virais para sobreviver.

Curiosamente, acredita-se que outras espécies de vírus possam estar envolvidas em situações contrárias, onde eles promovem a proteção de insetos hospedeiros contra vespas parasitoides. É o que acontece com espécies de pulgões (Hemiptera), que exibem uma variedade de interações simbióticas com bactérias e, em alguns casos, com vírus. Os pulgões da ervilha carregam uma bactéria simbiote denominada *Hamiltonella defensa*, que foi reconhecida por fornecer proteção aos pulgões, evitando o desenvolvimento de ovos de vespas parasíticas. Recentemente, foi demonstrado que essa proteção está relacionada a uma toxina produzida por um bacteriófago associado à bactéria simbiote *H. defensa*. Essa é mais uma simbiose tripla, onde os vírus são fundamentais para garantir a sobrevivência dos organismos hospedeiros.

Nos vertebrados, estudos recentes demonstraram que a presença de alguns vírus comensais tem efeito sobre infecções por outros tipos de vírus. Em muitos casos, porém, a associação entre os vírus e os hospedeiros se tornou muito íntima e o genoma dos vírus foi incorporado no genoma do hospedeiro, em um processo chamado de endogenização. A ampliação de sequenciamentos genômicos têm demonstrado que **elementos virais endógenos** (EVE) estão presentes em diversas espécies, sendo que a maioria desses elementos é proveniente de retrovírus (supõem-se que sejam pró-vírus resultantes de infecções em ancestrais remotos). Análises genômicas apontam que elementos retrovirais endógenos constituem cerca de 8% do genoma da espécie humana e são responsáveis por importantes funções no hospedeiro. Nos mamíferos,

em geral, um processo que envolve a expressão de genes de retrovírus endógenos é a formação da placenta, conforme discutido no capítulo 3 do volume I.

Todas essas descobertas indicam que os vírus possuem um papel importante na evolução de seus hospedeiros. Além de modular a resposta imune, eles podem fornecer genes e elementos reguladores que trazem novas funcionalidades biológicas. Além disso, uma visão mais ampla das diversas relações simbióticas entre vírus e seus hospedeiros contribui para uma melhor compreensão do papel dos vírus na evolução da vida no planeta.

Questões de pesquisa para reflexão e debate

Reúna os alunos e proponha discussões sobre as seguintes questões:

- 1 - Como podemos classificar as relações ecológicas entre os vírus e seus hospedeiros?
- 2 - Por que é plausível imaginar que parte dos vírus do planeta exibe relações harmônicas com os seus hospedeiros?
- 3 - Por que é importante estudar vírus que não estão associados a doenças?

Monte equipes com a turma e proponha uma pesquisa sobre:

- a) exemplos de vírus benéficos a seus hospedeiros.
- b) elementos endógenos retrovirais e suas possíveis implicações nos genomas hospedeiros.

7. Do passado ao presente: como a evolução biológica ajuda na compreensão das pandemias virais

7.1 Pandemias virais: o HIV como um modelo de estudo

Hoje em dia sabemos que o **vírus da imunodeficiência humana** (HIV) é o agente causador da pandêmica **Síndrome da Imunodeficiência Adquirida** (AIDS), mas nem sempre foi assim. No início da década de 1980, o órgão de saúde dos Estados Unidos reconheceu a existência de uma doença misteriosa no país. Os primeiros indivíduos acompanhados pelos médicos norte-americanos apresentavam um conjunto de doenças típicas de pacientes com câncer e idosos em estado avançado de imunodepressão, como sarcoma de Kaposi e pneumonia pelo *Pneumocystis carinii*. Porém, elas estavam ocorrendo em jovens sem históricos de outras doenças e não tardou para que o medo se alastrasse.

Enquanto todos estavam tentando definir o agente etiológico, o perfil clínico e epidemiológico da doença misteriosa, muitas teorias foram criadas pela população devido ao desconhecimento de sua causa. Os casos iniciais foram identificados predominantemente entre jovens homossexuais e muitas pessoas afirmavam que a doença era uma “punição divina”, com algumas instituições anunciando a doença como “câncer gay”. Em seguida, ela apareceu em pessoas com características como usuários de drogas, hemofílicos e profissionais do sexo. E, desse modo, passou a ser popularmente relacionada à promiscuidade e ao uso de drogas. Houve até mesmo quem acreditasse em uma conspiração global para criar e espalhar a doença, a fim de controlar economicamente a população mundial.

No entanto, logo os centros de saúde começaram a registrar casos entre homens heterossexuais, mulheres e crianças recém-nascidas, demonstrando que qualquer indivíduo estava suscetível a doença. Cabe

ressaltar que os equívocos iniciais a respeito da forma de transmissão tiveram um alto custo para o controle da pandemia, uma vez que muitos indivíduos acreditavam ser imunes à doença.

Em 1983, a doença misteriosa foi nomeada como Síndrome da Imunodeficiência Adquirida (AIDS), sendo definida como uma doença infecciosa, transmitida por via sexual, vertical (mãe para filho) e parenteral (contato sanguíneo). Os pesquisadores finalmente conseguiram isolar seu agente etiológico: tratava-se de um **retrovírus** humano, atualmente denominado Vírus da Imunodeficiência Humana (HIV). Essas definições foram passos importantes para o início da redução de danos pela infecção, principalmente por oferecer uma melhor assistência aos indivíduos que já conviviam com o vírus. Em 1985, por exemplo, foi possível criar o primeiro teste para identificar a presença de anticorpos anti-HIV no sangue, ou seja, um teste sorológico capaz de detectar a resposta do organismo a presença do vírus. E, em 1987, após vários estudos, foi possível confirmar a eficácia da primeira droga contra a replicação do HIV – a azidotimidina (AZT). Após fracassar nos estudos que tentavam utilizá-lo como uma droga para o tratamento de câncer, pesquisadores alemães, em 1974, haviam demonstrado a capacidade do AZT de impedir a replicação de retrovírus em células de ratos. Assim, em 1984, após a confirmação de que o HIV era um retrovírus, os cientistas realizaram os primeiros ensaios *in vitro*, utilizando-o como tratamento para a aids. O tempo entre a primeira demonstração que o AZT era ativo contra o HIV no laboratório e a sua aprovação foi de 25 meses, um dos mais curtos períodos de desenvolvimento de uma droga da história. Contudo, atualmente sabe-se que os participantes dos estudos iniciais correram grandes riscos devido a dúvidas em relação às doses ideais para controlar a replicação do vírus e aos possíveis efeitos colaterais.

Após a descoberta do HIV várias perguntas ecoaram mundo afora, entre elas: como, de repente, esse novo vírus apareceu na população? Qual a origem dele? Como se espalhou entre tantas pessoas?

Alguns anos, e muitos estudos científicos, foram necessários para que parte dessas questões fossem compreendidas. Primeiramente os pesquisadores procuraram por um retrovírus geneticamente seme-

lhantes ao HIV, e encontraram em um grupo de chimpanzés que viviam em cativeiro, o qual foi nomeado de **SIVcpz** (sigla em inglês para Vírus da Imunodeficiência Símia para chimpanzés). Estudos posteriores buscaram o SIVcpz em animais no seu habitat natural e, assim, fezes de chimpanzés selvagens retiradas de áreas remotas nas florestas de Camarões foram analisadas. Testes de laboratório detectaram anticorpos específicos e informações genéticas relacionadas à presença do vírus em até 35% dos chimpanzés estudados. Os chimpanzés do sudeste de Camarões foram os que demonstraram ter os vírus geneticamente mais parecidos com a forma atual do HIV.

Os estudos não pararam por aí, mais retrovírus e hospedeiros foram analisados na tentativa de elucidar como o vírus saiu de uma espécie para a outra – o que chamamos de **salto entre espécies** chimpanzé-humano. É preciso salientar que as perguntas iniciais pareciam triviais, mas o desenvolvimento tecnológico necessário para chegar às respostas era imenso. Muitas técnicas de biologia molecular e modelagens matemáticas foram desenvolvidas para reconstruir o passado do vírus a partir do material genético encontrado atualmente em populações humanas e outros animais. Por exemplo, foi necessário aprimorar o conceito de “relógio molecular”, melhorando as estimativas a respeito do número médio de mutações dos vírus relacionados ao HIV, para deduzir como era o ancestral comum de todas as variantes que existem hoje e possibilitar o entendimento sobre a origem e diversificação do HIV.

Hoje em dia sabe-se que uma grande família de retrovírus está presente em primatas não-humanos na África subsariana. Todos os membros desta família de retrovírus possuem estrutura genômica semelhante e tem a capacidade de infectar linfócitos através do receptor de superfície celular CD4, como o HIV faz. São chamados de **lentivírus**, pois geralmente se manifestam somente muitos anos após infectar o hospedeiro. Embora espécie-específicos, a transmissão destes vírus entre as diferentes espécies de primatas já foi observada e continua a ocorrer entre animais selvagens. Acredita-se que caçadores de chimpanzés foram os primeiros seres humanos a entrar em contato com vírus semelhantes aos SIVcpz que deram origem ao HIV.

As análises genéticas sugerem que o surgimento das duas linhagens de HIV, HIV-1 e HIV-2, resultou de várias transmissões de vírus que circulam em primatas-não humanos para os seres humanos. O HIV-1 cruzou a barreira entre as espécies algumas vezes e, ao menos em quatro ocasiões, foi capaz de se estabelecer no organismo humano em níveis suficientes para se tornar detectável e transmissível (figura 4).

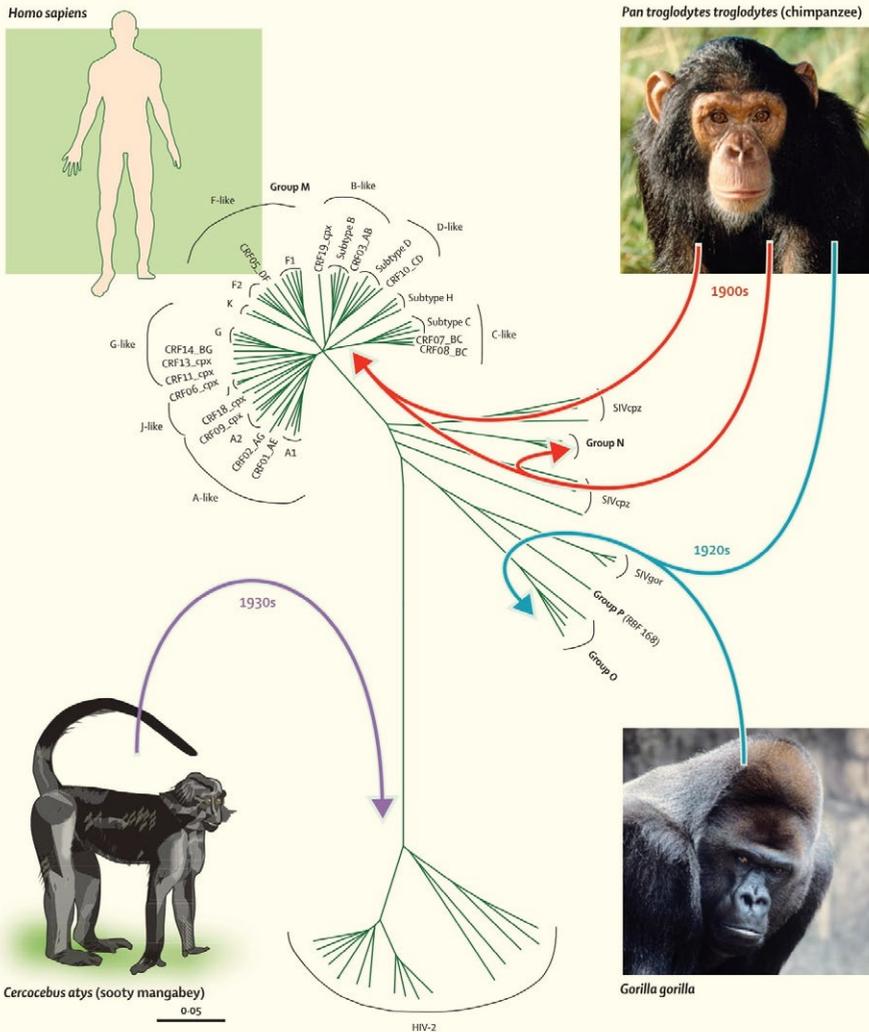


Figura 4. Relações filogenéticas entre os retrovírus relacionados ao HIV (grupos M, N, O, e P do HIV-1; HIV-2; e SIVs). CRF = forma recombinante circulante; cpz = chimpanzé; gor = gorila; cpx = forma complexa; SIV = vírus da imunodeficiência símia (Adaptado de Tebit et al., 2011).

Essas passagens efetivas geraram quatro **grupos**, denominados **M** (*major*), **N** (*new*), **O** (*outlier*) e **P** (descoberto mais recentemente). Os grupos M e N provavelmente originaram-se de eventos de transmissão do SIV de chimpanzés da espécie *Pan troglodytes troglodytes* (SIVcpzPtt) para humanos. Os grupos O e P estão intimamente relacionados ao SIV circulante na população de gorilas (SIVgor) e muito provavelmente surgiram a partir da transmissão gorila-humano. Já o HIV-2 provavelmente ocorreu a partir de SIV circulantes em macacos mangabeys (SIVsmm).

Entre os quatro grupos do HIV-1, podemos afirmar que o grupo M é o responsável pela **pandemia** em humanos, uma vez que ele representa mais de 90% das infecções no mundo. Atualmente, o grupo M possui vários subtipos descritos (A, B, C, D, E, F, G, H, J, K e L), além de sub-subtipos e muitas formas recombinantes circulantes.

Um estudo recente sugeriu que após a transmissão do SIVcpzPtt de chimpanzés para humanos no centro-sul de Camarões, o grupo M provavelmente se expandiu em Kinshasa, capital da República Democrática do Congo, por volta de 1920 (1909-1930, estimado por relógio molecular). Neste período, esta região da África passava por grandes transformações sociais, com destaque para o crescimento populacional urbano. Muitas pessoas chegavam de outros países Africanos, mas também de outros países recentemente colonizados pelos europeus, atraídos por riquezas naturais da região. Além disso, a mobilidade humana também permitia essa expansão, a partir da criação e uso das ligações ferroviárias para transporte de pessoas e cargas. Esses fatores provavelmente tiveram um papel fundamental na propagação do vírus localmente.

Com relação ao espalhamento do HIV-1 pelo mundo, existem algumas evidências que os conflitos gerados durante a independência da República Democrática do Congo, entre 1960-1970, contribuíram para amplificar exponencialmente o número de infecções e elevar o que era uma epidemia local a uma escala global. Os conflitos internos fizeram muitas pessoas deixarem o país e retornarem aos seus países de origem. Além disso, ocorreu um grande fluxo de entrada e saída de indivíduos locais e a chegada de pessoas à região para ajuda humanitária. Nesse

sentido, campanhas de combate a epidemias tropicais foram instaladas para auxiliar os atingidos pelos conflitos, mas as condições sanitárias eram bastante precárias e não havia conhecimento suficiente a respeito dos vírus, aumentando as possibilidades de transmissão de doenças pelo contato sanguíneo e compartilhamento de utensílios médicos (como seringas e instrumentos cirúrgicos). Estes fatos são atribuídos para o primeiro espalhamento do vírus em escala global. Sabemos que na maior parte das infecções pelo HIV, um indivíduo vivendo com o vírus pode demorar vários anos para manifestar os sintomas clínicos que indiquem o estágio de AIDS. Com certeza esse fato também contribuiu para a demora na caracterização da doença e espalhamento do vírus.

Em paralelo aos trabalhos que buscam compreender a origem e o espalhamento do HIV pelo mundo, diversos estudos tentam reconstruir a história local do vírus e monitorar as variantes circulantes em cada região. Estudos brasileiros, utilizando ferramentas filogenéticas, determinaram predomínio da infecção por **subtipo B no Brasil** e regionalização de subtipos não-B, com significativo número de infecções por **subtipo F nos estados das regiões norte e nordeste** e o predomínio de infecções pelo **subtipo C na região sul**. Os pesquisadores brasileiros conseguiram demonstrar que houve mais de uma entrada de variantes do subtipo B no país. E, também, conseguiram esclarecer que a introdução do subtipo C na região sul está relacionada com variantes africanas que circulavam originalmente na região de Burundi.

As informações locais são importantes para as políticas públicas de enfrentamento a pandemia. É possível analisar as implicações da diversidade genética do vírus em resposta a terapia, monitorar possíveis falhas em testes de diagnóstico e avaliar o futuro impacto de vacinas. Além disso, a compreensão de como se deu a dispersão do vírus em um território pode auxiliar no desenvolvimento de abordagens mais efetivas no controle da transmissão do HIV, assim como de outros vírus.

7.2 A pandemia atual: coronavírus e a biologia evolutiva

Os cientistas conhecem formas de coronavírus que são capazes de infectar o ser humano desde os anos 1960, mas durante muito tempo estes vírus passaram despercebidos pelo grande público. Os coronavírus fazem parte de uma família de vírus de RNA relacionada com infecções respiratórias. Estão presentes em muitas espécies animais, ocorrendo em organismos tão distintos como camelos e morcegos. No ser humano, as infecções afetam o trato respiratório, geralmente causando problemas leves, com sintomas similares a um resfriado. No entanto, alguns tipos de coronavírus podem causar sintomas graves, como a **Síndrome Respiratória Aguda Grave** (conhecida pela sigla em inglês SARS - *Severe Acute Respiratory Syndrome*).

Uma variante de coronavírus (chamado de SARS-CoV) com capacidade de infectar o ser humano começou a chamar a atenção mundial em 2002, justamente pela associação a casos de SARS na China. O SARS-CoV se disseminou rapidamente para mais de doze países, infectando mais de 8.000 pessoas e causando em torno de 800 mortes, sendo controlado no ano de 2003. Menos de uma década depois, outra SARS causada por coronavírus surgiu, desta vez no Oriente Médio. A doença foi chamada de MERS-CoV, sigla em inglês para síndrome respiratória do Oriente Médio relacionada com coronavírus (figura 5). Felizmente, ambos os surtos foram contidos graças a uma combinação de intervenção humana e circunstâncias biológicas ainda não tão conhecidas.

Diversidade de coronavírus, saltos entre espécies e o surgimento de variantes virais capazes de infectar humanos

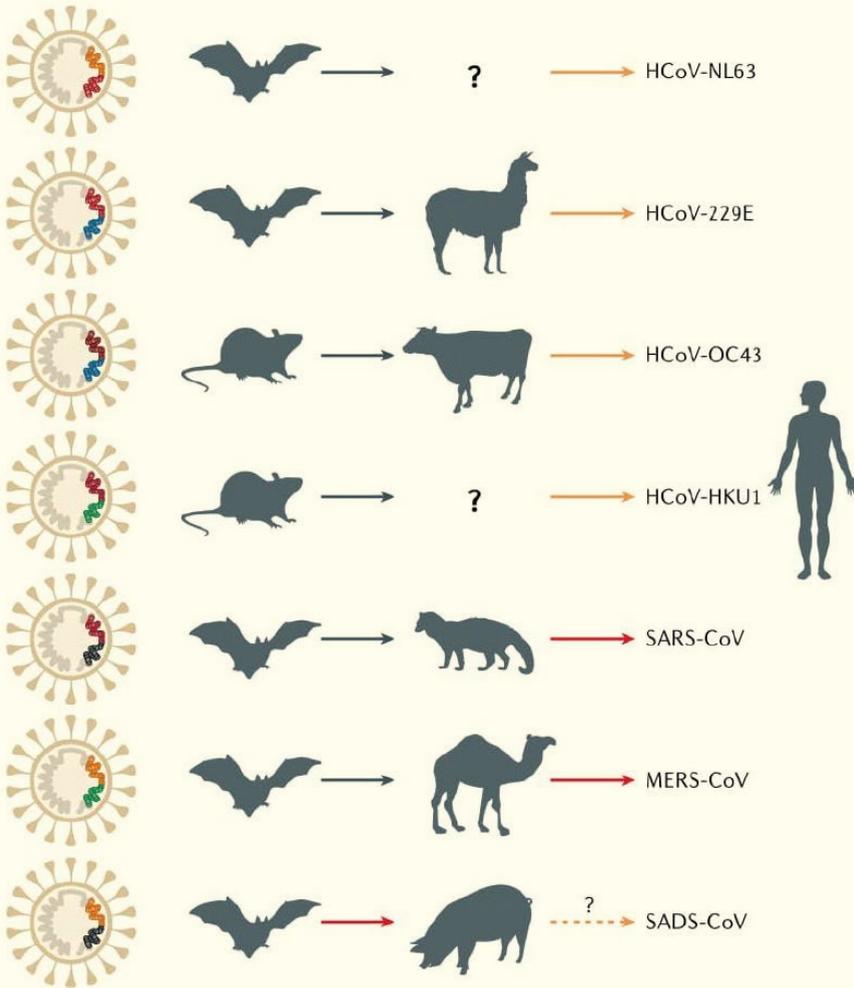


Figura 5. Representação esquemática dos diferentes hospedeiros da família coronavírus e possíveis saltos de espécies até chegar em humanos. Setas laranjas representam espécies que causam apenas resfriado em humanos, setas vermelhas variantes que causam síndrome respiratória grave (Adaptado de Cui et al., 2019).

No final de 2019, uma nova onda de SARS foi relatada na China. Não tardou para que um novo coronavírus fosse isolado (chamado de SARS-CoV-2) e associado a uma nova doença (chamada de CO-

VID-19). Dessa vez, a epidemia na China tomou proporções mundiais, gerando a pior pandemia deste século.

Não há dúvida que este vírus é o mais importante assunto de saúde pública atual, inclusive com impactos diretos enquanto este livro é escrito. É fácil imaginar um leitor deste livro se perguntando: o que a evolução tem a ver com o coronavírus? A resposta é: quase tudo. Como discutimos neste capítulo, os processos evolutivos estão envolvidos de diferentes formas na replicação dos vírus, na geração de novas variantes virais com potencial de infectar novas células e novos hospedeiros. Quando uma variante viral se torna capaz de infectar uma nova espécie, estabelecendo infecções efetivas e se disseminando entre indivíduos desta nova espécie, chamamos o processo de **salto entre espécies**. Além disso, os vírus estão continuamente sofrendo **pressões seletivas do sistema imune** do hospedeiro de forma natural e/ou induzida pelas vacinas e, também, pelas drogas utilizadas para combatê-los. Podemos supor ainda que os efeitos gargalo de garrafa, que ocorrem durante a transmissão entre um indivíduo infectado e um indivíduo suscetível, também estão modulando a evolução viral. Por isso, mudanças no comportamento humano, como o uso de máscaras e a consequente redução de carga viral, também afetam a dinâmica evolutiva.

Dessa forma, processos como seleção natural e deriva genética são componentes essenciais para entender o curso da pandemia. Acrescenta-se a isso, os próprios mecanismos moleculares de geração de variação, que possibilitam o surgimento de novas variantes de coronavírus circulando entre diferentes países. Sem o conhecimento evolutivo nós não apenas deixamos de entender a origem e a variação dos vírus, como também não possuímos ferramentas para entender suas rotas de migração no planeta, o monitoramento de vírus com diferentes taxas de infecções e resistência. **Os vírus são um laboratório de evolução em tempo real** e a biologia evolutiva provavelmente está entre as três áreas de conhecimento mais importantes para lidar com uma pandemia viral, como a causada atualmente pelo SARS-CoV-2. Veja o quadro “Coronavírus e a Evolução”.

Coronavirus e a Evolução

O SARS-CoV-2 se qualifica como uma das pandemias mais devastadoras que a nossa espécie sofreu. Em um primeiro momento, essa pandemia não parece ter relação com evolução. No entanto, uma série de questões evolutivas podem ser pensadas a partir do coronavírus. Mais do que isso: muitos aspectos importantes da pandemia são estudados pelos cientistas a partir da biologia evolutiva.

Veja algumas perguntas que a biologia evolutiva pode nos ajudar a responder: - Por que a infecção por coronavírus é fatal para alguns indivíduos? Matar o hospedeiro é ruim para o vírus? Afinal, quando o hospedeiro morre, as partículas virais que vivem no seu interior também morrem.

Para entender tais questões, precisamos primeiramente considerar que a evolução do coronavírus não visa ao futuro. As partículas virais não preveem que, à medida que sua população reproduzir, isso pode acarretar a morte do hospedeiro e, desse modo, a sua própria extinção. Por outro lado, linhagens atenuadas de coronavírus podem evoluir, uma vez que ao longo do tempo as alterações do genoma podem tornar o vírus menos lesivo ao hospedeiro, mas ainda capaz de sobreviver. Caso o hospedeiro viva mais tempo, a população de coronavírus também perdurará mais. Isso aparentemente é uma vantagem adaptativa do vírus. Desse modo, uma das ideias sobre como a seleção natural atua sobre a virulência é a de que ela pode levar a uma atenuação do vírus ao longo do tempo. Podemos pensar, portanto, em dois tipos de seleção diferentes atuando: a seleção em diferentes linhagens virais no interior de um hospedeiro; e a seleção nas linhagens virais que são capazes de serem transmitidas de um hospedeiro para outro.

Outro aspecto seletivo é a evolução da resistência a substâncias em um nível molecular. No presente momento em que este livro está sendo escrito, não há um medicamento efetivo contra o coronavírus. De todo o modo, se um medicamento estiver disponível, podemos esperar a possibilidade de evolução da resistência viral por meio da seleção natural. Isso ocorre porque o coronavírus satisfaz as quatro condições

para que a seleção natural opere: 1) o coronavírus se reproduz; 2) a população de vírus apresenta variação genética; 3) as diferentes formas de coronavírus apresentam diferentes aptidões a depender do seu meio; e 4) a capacidade de resistir a uma droga pode, em princípio, ser herdada.

Questões de pesquisa para reflexão e debate

Oriente os alunos a procurar respostas evolutivas para as seguintes questões:

- 1) Por que o coronavírus acaba sendo fatal para algumas pessoas, enquanto outras são resistentes à infecção?
- 2) Quando o coronavírus começou a circular na população humana e de que fonte partiu? Como sabemos a sua possível origem?
- 3) Alguns pesquisadores esperam que as populações humanas evoluam em resposta à epidemia de coronavírus, pois os alelos que conferem resistência à sua infecção devem aumentar em frequência na população ao longo do tempo. Você concorda com essa predição? Por quê?

Sugestão de leitura

IAMARINO, A; LOPES, S. **Coronavírus: explorando a pandemia que mudou o mundo**. Editora Moderna, 2020.

UJVARI, S.C. **A História da humanidade contada pelos vírus**. Editora Contexto, 2011.

Referências bibliográficas

ARENAS, M. et al. Mutation and recombination in pathogen evolution: Relevance, methods and controversies. **Infection, Genetics and Evolution**, v. 63, p. 295-306, 2018.

- BALTIMORE, David. Expression of animal virus genomes. **Bacteriological reviews**, v. 35, n. 3, p. 235, 1971.
- BEIJERINCK, M. W. Concerning a contagium vivum fluidum as cause of the spot disease of tobacco leaves. **Phytopathology Classics**, v. 7, n. 1, p. 33-52, 1898.
- BOS, L. Beijerinck's work on tobacco mosaic virus: historical context and legacy. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 354, n. 1383, p. 675-685, 1999.
- CUI, J; LI, F; SHI, Z-L. Origin and evolution of pathogenic coronaviruses. **Nature Reviews Microbiology**, v. 17, p. 181-192, 2019.
- DOMINGO, E. **Virus as Populations: Composition, Complexity, Quasispecies, Dynamics, and Biological Implications**. Academic Press, 2019.
- FARIA, N. R. et al. The early spread and epidemic ignition of HIV-1 in human populations. **Science**, v. 346, n. 6205, p. 56-61, 2014.
- GORBALENYA, A.E; KRUPOVIC, M; MUSHEGIAN, A. et al. The new scope of virus taxonomy: partitioning the virosphere into 15 hierarchical ranks. **Nature Microbiology**, v. 5, n. 5, p. 668, 2020.
- GUEME A. G. C. et al. Viruses as Winners in the Game of Life. **Annu. Rev. Virol**, v. 3, p. 197-214, 2016.
- JUNQUEIRA, D. M. et al. Reviewing the history of HIV-1: spread of subtype B in the Americas. **PloS one**, v. 6, n. 11, p. e27489, 2011.
- KOONIN, E. V.; SENKEVICH, T. G.; DOLJA, V. V. The ancient Virus World and evolution of cells. **Biology direct**, v. 1, n. 1, 2006.
- KOONIN, E. V; DOLJA, V. V. A virocentric perspective on the evolution of life. **Curr. Opin. Virol**, v. 3, p. 546e557, 2013.
- KRUPOVIC, M; DOLJA, V. V.; KOONIN, E. V. Origin of viruses: primordial replicators recruiting capsids from hosts. **Nature Reviews Microbiology**, v. 17, n. 7, p. 449-458, 2019.
- LAI, C-C. et al. Severe acute respiratory syndrome coronavirus 2 (SARS-CoV-2) and corona virus disease-2019 (COVID-19): the epidemic and the challenges. **International journal of antimicrobial agents**, p. 105924, 2020.
- LUSTIG, A; LEVINE, A. J. One hundred years of virology. **Journal of virology**, v. 66, n. 8, p. 4629, 1992.
- MIDDELBOE, M; BRUSSAARD, C. P. D. Marine viruses: key players in marine ecosystems. **Viruses**, v. 9, n. 10, 2017.

MUGHAL, F; NASIR, A; CAETANO-ANOLLÉS, G. The origin and evolution of viruses inferred from fold family structure. **Archives of Virology**, p. 1-15, 2020.

ROOSSINCK, M. J. The good viruses: viral mutualistic symbioses. **Nature Reviews Microbiology**, v. 9, n. 2, p. 99-108, 2011.

TEBIT, D. M.; ARTS, E. J. Tracking a century of global expansion and evolution of HIV to drive understanding and to combat disease. **The Lancet infectious diseases**, v. 11, n. 1, p. 45-56, 2011.

TENNANT, P; FERMIN, G; FOSTER, J. E. (Eds.). **Viruses: Molecular Biology, Host Interactions, and Applications to Biotechnology**. Academic Press, 2018.

XU, P. et al. Virus infection improves drought tolerance. **New Phytologist**, v. 180, n. 4, p. 911-921, 2008.

WORLD HEALTH ORGANIZATION. **Middle East respiratory syndrome coronavirus (MERS-CoV)**. Disponível em: <https://www.who.int/emergencies/mers-cov>. 2019.

IO

ECOLOGIA II

IMPACTOS ANTRÓPICOS E EFEITOS ECO- EVOLUTIVOS SOBRE A BIODIVERSIDADE

Thamara Santos de Almeida

Pedro Peixoto Nitschke

Carolina Prauchner Silva

Maico Stochero Fiedler

Introdução

Há duas concepções equivocadas em evolução quando pensamos na sua relação com a conservação da biodiversidade. A primeira é que o processo evolutivo é lento. Assim, nós seres humanos não teríamos a capacidade de influenciá-lo. A segunda, que nossas atividades não influenciam negativamente os ecossistemas porque as espécies evoluem de acordo com suas necessidades de sobrevivência. Obviamente, as alterações nas condições do hábitat sempre existiram. Desde eventos continentais - como as glaciações, afetando um ou mais biomas de maneira mais gradual -, até alterações locais, como enchentes, que ocorrem de maneira rápida, mas com impacto em poucas espécies em uma área restrita. Contudo, estamos gerando rápidas alterações nas condições bióticas e abióticas das comunidades a nível global. Assim, tais mudanças atingem as espécies numa velocidade maior que a sua capacidade de responder às mudanças, por consequência, levando-as à extinção.

Nosso efeito evolutivo é tão intenso que alguns autores postulam que estamos vivendo a sexta extinção em massa, na qual as taxas atuais

de extinção são de 100 a 1000 vezes maiores que extinções de fundo (baixa taxa de extinção que ocorre naturalmente). Ademais, estima-se que 86% das espécies terrestres e 91% das espécies aquáticas ainda não foram descritas. Portanto, o número de espécies em via de extinção pode ser ainda maior. Há pelo menos 50.000 anos, nós desencadeamos extinções e mudanças ecológicas devido à nossa expansão geográfica e crescimento populacional. Desta forma, a perda de espécies está ocorrendo desde o Pleistoceno tardio, passando pelo Holoceno, e intensificado ainda mais a partir da Revolução Industrial.

Diversas atividades antrópicas impactam a biodiversidade, podendo ser divididos em quatro tipos: **perda e fragmentação de habitat** (desmatamento, urbanização), **sobre-exploração** (caça e pesca), **introdução de espécies exóticas** e **mudanças climáticas**. De maneira geral, a maior ameaça de extinção é a perda de habitat. Neste capítulo, iremos abordar diversas dessas atividades antrópicas, e seus efeitos ecológicos e evolutivos sobre as espécies. Esperamos que esses tópicos sejam relevantes para a sua aula de ecologia, evolução e conservação.

1. Perda e fragmentação de habitat

A perda de habitat é a diminuição da área adequada para a sobrevivência de uma determinada espécie (figura 1A). A perda também pode ocorrer em conjunto com a fragmentação de manchas de habitat (figura 1B). Além disso, a fragmentação pode ocorrer sem perda de habitat, denominada de fragmentação *per se*. Nesse caso, há subdivisão de áreas contínuas de habitat formando diversas manchas, mas sem redução na área de habitat (figura 1C). Tanto a perda de habitat quanto a fragmentação impactam a biodiversidade, contudo, os efeitos da perda são mais pronunciados e claros que o efeito da fragmentação.

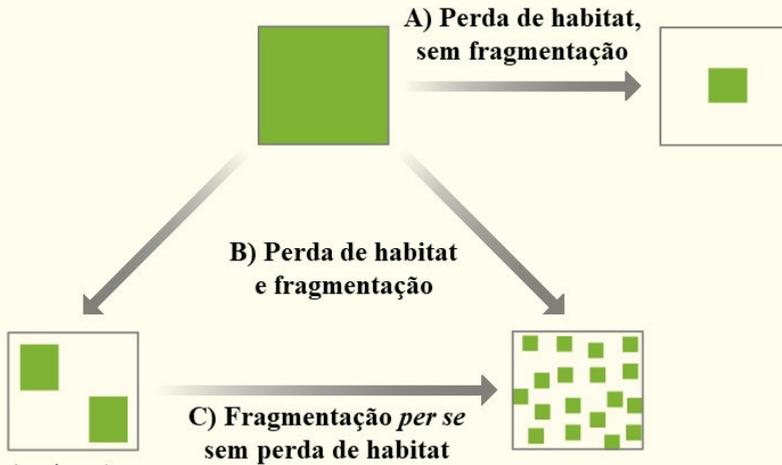


Figura 1. Diferenças na paisagem em um local hipotético onde só há perda de habitat sem fragmentação (A); perda de habitat e fragmentação (B); e fragmentação sem perda de habitat (C). Modificado de Fahrig (2017).

Cascata de extinções gerada pela perda e fragmentação de habitat. O desaparecimento de uma ou mais espécies devido à perda e/ou fragmentação de hábitat pode desencadear uma “cascata de extinções”. Nesse caso, a extinção de algumas espécies (local ou regionalmente) desencadeia extinções secundárias de espécies que dependiam em algum grau das primeiras. Tal fenômeno foi observado em fragmentos florestais que se tornaram ilhas devido a construção de uma barragem no Panamá. Nos menores fragmentos, mamíferos e aves, hospedeiros de carrapatos, principalmente do gênero *Amblyomma*, apresentaram menor riqueza de espécies que fragmentos maiores. Nesse sentido, a extinção local de aves e mamíferos nas pequenas ilhas levou a extinção local também dos carrapatos nos fragmentos. Além disso, a cascata de extinções não foi homogênea, ou seja, os carrapatos especialistas foram extintos em grande parte dos pequenos fragmentos, ao passo que carrapatos generalistas, apresentaram índices menores de extinção local. Tal fenômeno ocorre porque carrapatos generalistas hospedam-se em mais de um hospedeiro, ao contrário dos especialistas, diminuindo a probabilidade de serem extintos. Em resumo, a perda de cobertura florestal e fragmentação levaram à ausência de aves e mamíferos em pequenos fragmentos que, por sua vez, afetou a comunidade de carrapatos. A cascata aqui atinge ao menos três níveis tróficos.

Perda de habitat e o colapso de redes de interação. A cascata de extinções, entre outros, gera o “Colapso de Redes de Interação”. Uma rede colapsa quando, após atingir determinado número de espécies extintas, as demais espécies da rede também acabam sendo extintas por perderem os seus “parceiros” de interações (cascata de extinções). Uma maneira de prever se isso pode ocorrer é por meio de simulações acerca da sequência de extinções em redes de interação formadas por aves frugívoras e plantas (apenas um tipo de interação) gerada pela perda de habitat. Por exemplo, uma pesquisa utilizou como base para análises deste tipo, as interações encontradas em três áreas do Parque Estadual Intervales, no estado de São Paulo (Vidal et al., 2019). Além disso, também utilizaram características das aves, como tamanho da área de forrageio, para simular da forma mais real possível quais espécies teriam maior chance de serem extinguidas primeiro. Ao final, os resultados foram extrapolados para a área da Serra do Mar, região de maior preservação da Mata Atlântica. Foi visto que alterações na estrutura das redes sofrem poucas alterações quando a perda de habitat se mantém a aproximadamente 30%. Contudo, há um ponto na perda de habitat que varia entre 30% e 40%, que leva ao colapso da rede, com um grande número de espécies de aves sendo extintas. Isso leva a diversas alterações na abundância das espécies de plantas por perderem ao menos parte dos seus dispersores de sementes, podendo desencadear até mesmo a extinção de algumas delas. Ao analisar o caso da perda de habitat na Serra do Mar, esse percentual já foi atingido em ao menos 35% a 45% da região, mesmo sendo a área de Mata Atlântica mais conservada de toda a distribuição deste bioma. É importante ressaltar que, apesar da maior parte dos estudos levar em conta apenas um tipo de interação (no estudo acima, por exemplo, dispersão de sementes por aves), a extinção de uma espécie pode gerar efeitos em redes de diferentes tipos de interações. Um exemplo disso é se uma espécie de planta acaba sendo extinta porque seu polinizador foi extinto (não conseguindo se reproduzir): as espécies que se alimentavam exclusivamente das suas folhas ou frutos também serão extintas por perderem sua fonte de alimento. Assim, nesse caso, foram utilizadas apenas as interações entre aves e plantas, porém, se pensarmos em todas as outras

espécies que interagem com as mesmas plantas ou aves, percebemos que a estrutura das interações interespecíficas da Mata Atlântica pode estar comprometida.

1.1 Conversão de solo

Conversão de solo diz respeito à alteração de áreas naturais para os mais diversos usos. Entre eles podemos citar as áreas transformadas em parques, ou para cultivo de animais e plantas (que têm como finalidades de gerar desde alimento, madeira e látex, até energia), ou ainda para moradia, ocorrendo o processo de urbanização. As alterações causadas pela conversão de habitat incluem a redução da abundância, perda de espécies e alterações na composição de espécies, sendo que algumas dessas “respostas” dos organismos só são percebidas vários anos após o início dos distúrbios. Porém, nem para todas as espécies estas alterações são negativas, algumas são beneficiadas pela conversão do solo, seja porque aumenta a oferta de recurso e/ou pela ocorrência da extinção local de seus predadores.

Perda e homogeneização da biodiversidade. Há a homogeneização da biodiversidade quando apenas poucas espécies dominam um determinado tipo de ambiente. Contudo, há outra forma de homogeneização, que se refere à **homogeneização filogenética** de um grupo. De forma geral, espécies mais próximas filogeneticamente entre si (que compartilham um ancestral em comum mais recente) são também mais similares morfológicamente, embora ocorram exceções. Então, espera-se que grupos de espécies proximamente aparentadas apresentem capacidades similares de suportar alterações ambientais. Ao mesmo tempo, espera-se que espécies distantemente aparentadas apresentem caracteres mais dissimilares entre si, respondendo de forma distinta a um mesmo distúrbio ambiental.

A homogeneização filogenética causada pela conversão e intensidade de uso de habitat é evidenciada em anfíbios. Considerando 438 espécies distribuídas nos cinco continentes (exceção da Antártica), 354 espécies apresentam diminuição da abundância, enquanto 84 apre-

sentaram um aumento, quando seu habitat natural foi convertido, por exemplo, para pastejo ou agricultura. Além disso, há uma relação entre o clado (geralmente gênero) que cada espécie pertence com a sua resposta aos diferentes usos de solo (figura 2). Ou seja, de todo um conjunto de espécies que habitam ambientes não convertidos, apenas algumas espécies, que em geral são proximamente aparentadas, sobrevivem em ambientes convertidos. Além disso, as características reprodutivas também foram responsáveis pela permanência ou não das espécies em ambientes convertidos. Espécies que liberam ovos em locais com água parada, como poças, foram as que melhor suportaram a conversão de habitat. Já espécies com desenvolvimento terrestre foram particularmente sensíveis às alterações.

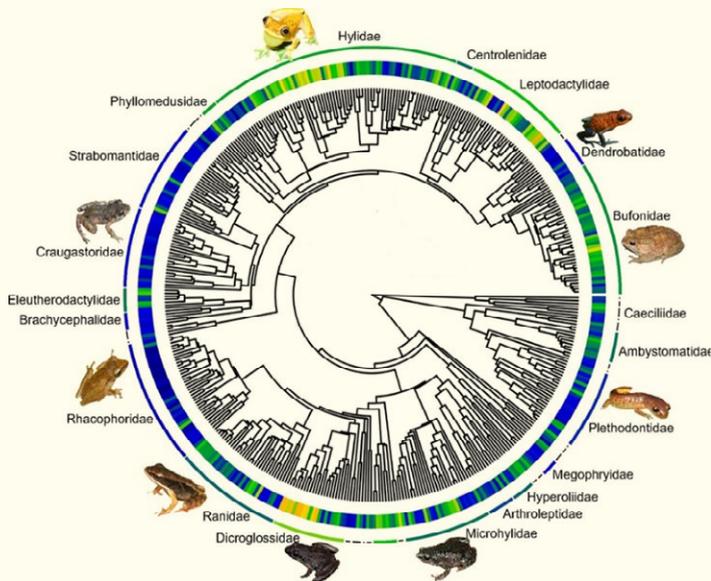


Figura 2. Resposta das espécies de anfíbios à conversão de habitat considerando sua história evolutiva. Cores indicam o tamanho de efeito; azul indica espécies mais abundantes em habitats naturais, amarelo espécies mais abundantes em habitats convertidos; e verde, as igualmente abundantes em ambos os tipos de habitat. A cor dos arcos finos representa a resposta média para a família. Adaptado de Nowakowski et al. (2018).

Conversão de Solo e a dívida de Extinção. Quando se compara a riqueza de espécies entre áreas com diferentes usos de solo é importante considerar o histórico de conversão do local e de ambientes adjacentes. A história de um ambiente diz respeito há quanto tempo ele foi con-

vertido e se áreas próximas também foram convertidas ou não. Fatores históricos têm impacto sobre as comunidades biológicas através da chamada **Dívida de Extinção**. Essa dívida ocorre porque nem todas as espécies são extintas logo após ocorrer um distúrbio (como a conversão de solo), mas sim meses ou anos após. Assim, duas regiões que tenham as mesmas proporções de área convertida podem apresentar riqueza de espécies muito diferentes entre si por terem históricos de conversão diferentes. Se uma das áreas teve uma conversão antiga e a outra só passou por uma conversão recentemente, a primeira deve apresentar uma riqueza de espécies mais baixa que a segunda. Isso porque possivelmente nem todas as extinções na segunda região ocorreram de fato ainda.

A dívida de extinção é demonstrada em comunidades de peixes de riachos nos Campos Sulinos, no sul do Brasil, considerando dados de conversão do solo (principalmente para agricultura) ao longo de 33 anos para duas bacias hidrográficas, em 47 riachos. Entre 1985 e 2013, a porcentagem da área convertida e não convertida de cada bacia hidrográfica foi medida, e seus valores comparados com a riqueza de espécies de peixes atuais encontradas em cada riacho Camana et al. (2020). A riqueza apresentou uma relação com o uso de solo até 2006. Este resultado indica que a comunidade de peixes ainda não respondeu à mudança de uso no solo de 2006 até o presente, ou seja, toda a conversão do solo nos últimos anos possivelmente só vai ser sentida pela comunidade de peixes daqui a alguns anos. Importante deixar claro que a conversão não gera resultados muito drásticos a curto prazo, como o total assoreamento do riacho, caso contrário, a extinção seria possivelmente imediata. Assim, é possível ver que os danos gerados no hoje pela conversão de habitat podem continuar afetando a biodiversidade mesmo décadas depois.

1.2 Desmatamento

O desmatamento, desmate ou desflorestamento pode ser definido como a prática de retirada de cobertura vegetal parcial ou total de ambientes florestais. O desmate tem vários objetivos, como para dar

lugar a urbanização, agropecuária ou exploração de madeira. Dentre as diversas consequências eco-evolutivas causadas pelo desmatamento, nesse tópico focaremos de que forma a perda de ambientes florestais pode nos afetar.

*Como novas pandemias surgem? Desmatamento, consumo de carne e o spillover*¹¹. Uma das consequências do desmatamento que afetam seres humanos é o surgimento de doenças infecciosas que podem se tornar uma pandemia. O desmatamento deixa as populações humanas mais próximas de ambientes florestais e animais silvestres. Com isso, há o contato cada vez mais frequentes entre humanos e esses animais, juntamente com seus patógenos. Isso propicia o “salto” de novos patógenos para a espécie humana, evento denominado *spillover*. A grande parte das doenças infecciosas surgiu devido a esse salto evolutivo, como o HIV e o Ebola que adquirimos dos primatas e morcegos. Assim, após o salto, se os patógenos conseguirem infectar os humanos, podem causar uma nova doença que pode ser disseminada entre indivíduos da nossa espécie, podendo culminar em uma pandemia, dependendo das características de transmissão e do patógeno em questão. As pandemias também são facilitadas, pois vivemos em um mundo globalizado, com pessoas viajando longas distâncias em pouco tempo, além de vivermos aglomerados em grandes cidades. Esses fatores somados a desigualdade social, desvalorização da ciência e negligência com a saúde pública contribuem para o surgimento de uma pandemia.

Além do desmatamento, o consumo de carne de animais silvestres, a criação intensiva de animais, bem como o seu consumo em condições sanitárias precárias também contribui para o *spillover*. A pandemia atual do coronavírus é um exemplo. O SARS-CoV-2, vírus que causa a COVID-19 ainda possui origem incerta (veja o capítulo 9). Possivelmente surgiu via “*spillover*” relacionado ao consumo de animais silvestres em Wuhan, China. Pessoas que circularam no mercado de Wuhan, onde são vendidos diversos animais silvestres para consumo (alimen-

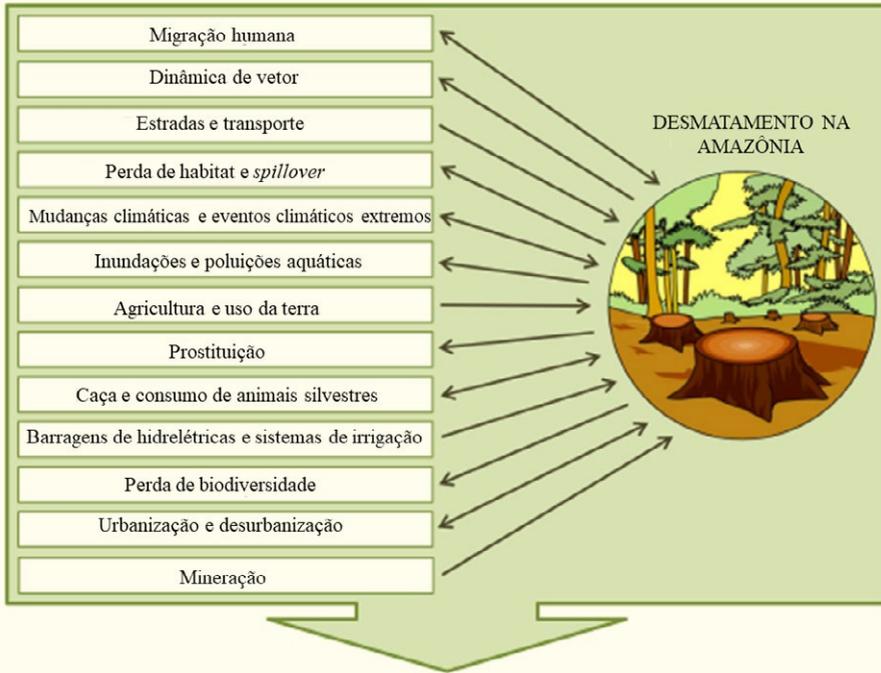
11 Iniciativas de divulgação científica sobre os assuntos aqui tratados em: marcoarmello.wordpress.com/2020/03/30/covid19/amp/

tício e medicinal) poderiam ter sido os alvos iniciais do processo de infecção do novo vírus.

O SARS-CoV-2 tem alta similaridade genômica com os coronavírus presentes em outras espécies de mamíferos, como os pangolins e os morcegos. Isso mostra que o vírus tem uma ancestralidade muito próxima com outros vírus da família Coronaviridae, indicando que pode ter ocorrido a transmissão por carne contaminada, já que estes animais são tradicionalmente consumidos na região. Ou seja, quanto mais próximos evolutivamente os hospedeiros naturais são de nós, mais provável é a chance do salto evolutivo e adaptação do patógeno para a nossa espécie.

A ecologia pode ajudar a prever o surgimento de pandemias? O caso da Amazônia. Há diversos fatores ecológicos relacionados com áreas de alto risco para o surgimento de doenças zoonóticas que podem vir a se tornar uma pandemia. Apesar de ser difícil de prever quando ocorrerá um evento de *spillover*, o risco é alto em regiões tropicais florestais. Isso ocorre porque, como visto anteriormente, o desmatamento de regiões tropicais, onde a diversidade de mamíferos é alta, aumenta a chance de humanos entrarem em contato com novos patógenos. Esse é o caso da Amazônia.

A Floresta Amazônica é fortemente degradada pelo desmatamento. Devido a isso, torna-se um importante propulsor de doenças infecciosas, além do problema do desmatamento por si. Dentro dessa linha, Ellwanger et al. (2020) discutiram os principais impactos do desmatamento da Amazônia na dinâmica de doenças infecciosas e na saúde pública. A figura 3 resume os diversos problemas e atividades associadas ao desmatamento. Por um lado, alguns fatores causam o desmatamento, como estradas e agricultura. Por outro, alguns são consequências, como perda de habitat e inundações. Além disso, outros fatores como a caça e mudanças climáticas são ao mesmo tempo causa e consequência, criando uma “tempestade perfeita” para o surgimento de doenças infecciosas.



“TEMPESTADE PERFEITA” DE DOENÇAS INFECCIOSAS

Figura 3. Problemas e atividades associadas ao desmatamento na Amazônia e impactos em doenças infecciosas. Fatores definidos como consequências e causas do desmatamento são representadas por flechas bidirecionais. Adaptado de Ellwanger et al. (2020).

Se quisermos evitar ou controlar futuras pandemias precisamos repensar urgentemente essas atividades. Portanto, a conservação da natureza e redução das desigualdades, além da concepção de importância intrínseca de qualquer forma de vida, também é uma questão de saúde pública atrelada ao nosso futuro enquanto espécie. Se continuarmos nesse ritmo de destruição muitas outras pandemias irão surgir de modo cada vez mais rápido.

1.3 Urbanização

A urbanização é o processo de conversão de áreas naturais ou rurais em cidades. Essa conversão resulta em uma rápida alteração das condições ambientais, por meio da poluição do ar, pesticidas, aumento da densidade humana, alteração climática e construção de obras de in-

fraestrutura como estradas e rodovias. De forma resumida, isso pode levar a eventos de extinção ou extinção local, alteração na abundância, composição, riqueza e respostas evolutivas. Mesmo que busquemos avaliar esses eventos de forma isolada, muitos deles podem ocorrer ao mesmo tempo, de maneira não excludente.

Extinção

Extinção do rato-candango devido à construção de Brasília. No processo de construção de Brasília os trabalhadores encontraram ninhos de rato no canteiro de obras. Após análise do pesquisador João Moojen do Museu Nacional, constataram que se tratava de um novo gênero de roedor endêmico do Brasil. A espécie foi nomeada como rato-candango (*Juscelinomys candango*). O nome do gênero foi uma homenagem ao então presidente da época, responsável pela construção de Brasília: Juscelino Kubitschek. O epíteto específico homenageou os trabalhadores denominados candangos das obras de Brasília. Após a construção de Brasília, mesmo depois de vários esforços de coleta, nenhum rato-candango foi encontrado. Provavelmente foram extirpados pela construção da cidade, sendo considerada a primeira espécie de vertebrado do Cerrado declarada oficialmente como extinta pela *International Union for Conservation of Nature* (IUCN).

Abundância, composição e riqueza de espécies

Rodovias e a abundância da biodiversidade. A ecologia de rodovias é uma área ampla que busca tanto mensurar o impacto das estradas, quanto propor medidas de mitigação de danos à biodiversidade. De forma resumida, as rodovias causam mudanças comportamentais (adaptação) como a evitação das estradas, desencadeando a redução da dispersão e do fluxo gênico entre as populações. Em contrapartida, os animais podem também ser atraídos para as rodovias devido a oferta de sementes que caem dos caminhões durante o transporte, lixo jogado pelas pessoas, e carcaças de animais atropelados, etc. O impacto das estradas depende muito do volume do tráfego, do tipo de pavimentação da estrada, bem como, o número de faixa de rodagem, e das preferências de habitat de cada espécie.

De modo geral, as rodovias apresentam efeito negativo sobre as espécies (redução da abundância). Entretanto, algumas espécies podem experimentar efeitos positivos (aumento da abundância), ou mesmo um efeito neutro (sem grande impacto na abundância). Os efeitos variam conforme o grupo analisado (figura 4). Para os mamíferos (figura 4A), roedores e artiodáctilos foram afetados positivamente, por outro lado, os carnívoros foram afetados negativamente.

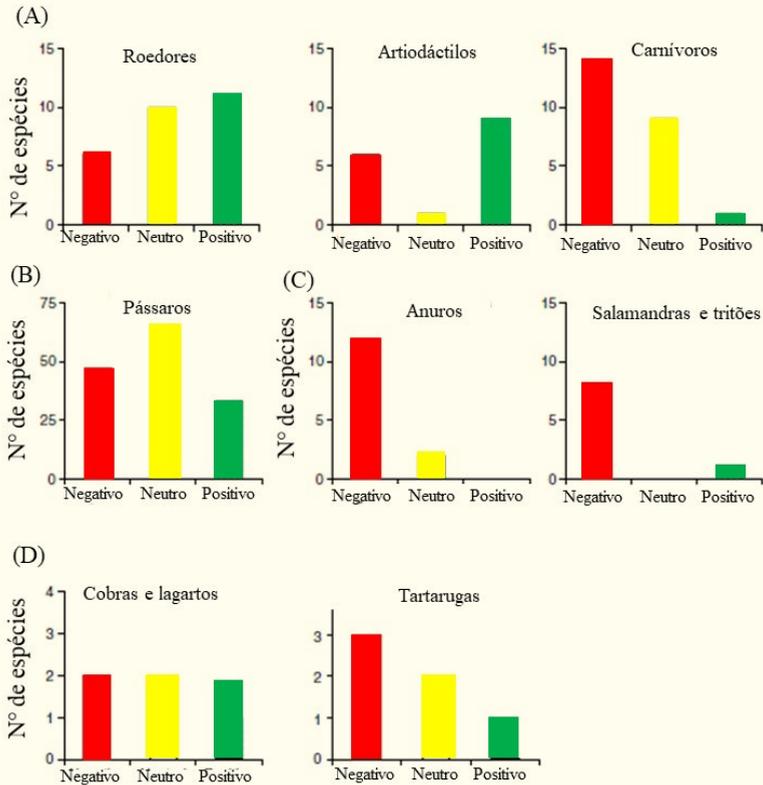


Figura 4. Número de cada espécie dentro de cada grupo, mostrando em média os efeitos negativos, neutros e positivos das rodovias sob a abundância populacional: (A) mamíferos, (B) aves, (C) anfíbios e (D) répteis. Adaptado de Rytwinski e Fahrig (2015).

Espécies de maior tamanho corporal, baixa mobilidade e taxas reprodutivas mais baixas são mais suscetíveis a experimentarem os impactos negativos das estradas. Isso porque essas espécies tem uma área de vida maior, precisam de mais recursos e forrageiam em regiões maiores, aumentando a probabilidade de atropelamento. Por outro

lado, espécies com poucos casos de atropelamento (evitadores), podem ter suas populações subdivididas pelas estradas, o que acarreta na diminuição do fluxo gênico entre as populações.

Em relação às aves (figura 4B), a maioria das espécies são afetadas negativamente, embora o efeito neutro ou positivo também tenha sido encontrado. Pássaros que possuem um território maior, baixa capacidade de voo e/ou são mais lentos para alçar voo, são mais suscetíveis ao atropelamento. Os anfíbios (figura 4C) também são afetados negativamente, com raras espécies de salamandras e tritões sendo afetadas positivamente, assim como os répteis (figura 4D). Sendo assim, o impacto das rodovias sob a abundância não é homogêneo entre os grupos taxonômicos de animais.

Composição e riqueza ao longo de gradientes urbanos. Gradientes de urbanização nos dão uma oportunidade de verificarmos como a urbanização afeta a riqueza e composição de espécies. Para muitos grupos de animais e plantas a urbanização pode ser considerada um filtro ambiental que permite a sobrevivência de apenas um pequeno conjunto de espécies. Conforme a urbanização avança, ocorre a substituição de espécies especialistas (normalmente nativas) por generalistas (normalmente exóticas).

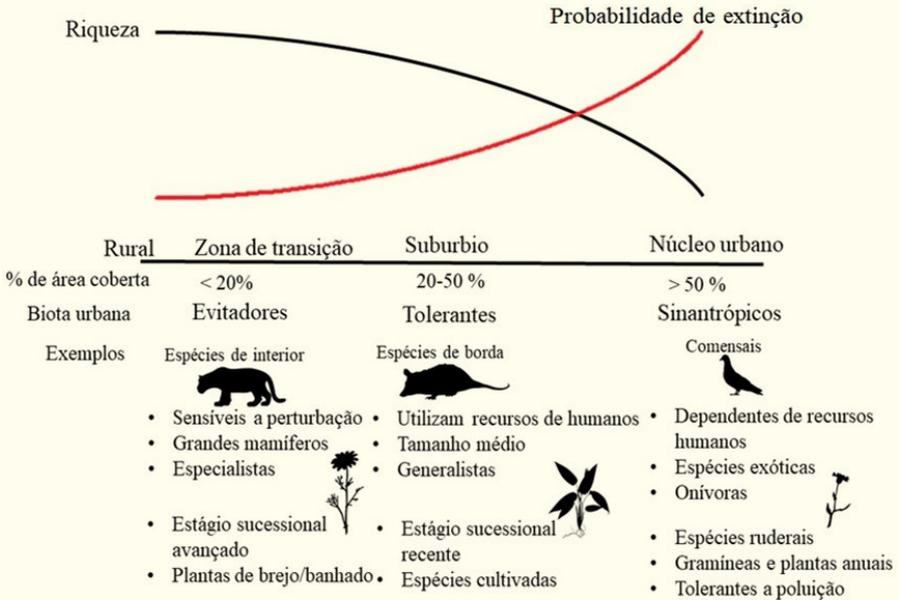


Figura 5. Generalização de padrões de riqueza, probabilidade de extinção e composição ao longo de um gradiente urbano. Adaptado de McKinney (2002).

Assim, ocorre a extinção local de espécies de muitos grupos ao longo do gradiente urbano. Quanto mais urbanizado, maior o risco de extinção local, menor a abundância e conseqüentemente menor a riqueza de espécies (figura 5). Ocorre então a homogeneização das comunidades, ou seja, os ambientes urbanos passam a apresentar frequentemente as mesmas espécies tolerantes à urbanização, como as espécies sinantrópicas de pombos que existem na maioria das cidades.

Respostas evolutivas

Há diversos mecanismos evolutivos responsáveis pelo ajuste fenotípico em áreas urbanizadas (figura 6). A maioria dos estudos focam em processos da genética de populações, como os que veremos a seguir. Entretanto, a plasticidade do desenvolvimento e a epigenética também são mecanismos evolutivos que podem ser responsáveis por esse ajuste a um ambiente urbanizado.

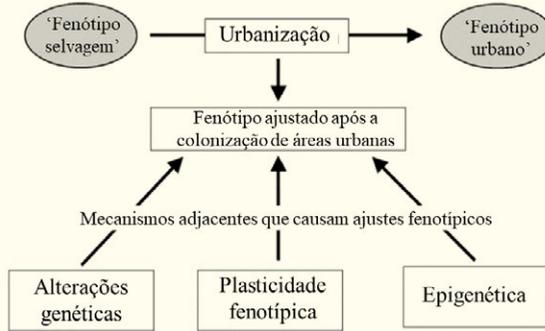


Figura 6. Mecanismos responsáveis pelo ajuste fenotípico após a colonização de áreas urbanas. Adaptado de Brum & Gill (2014)

Alterações genéticas

A urbanização afeta as frequências alélicas das espécies de forma adaptativa (seleção natural e sexual) e não adaptativa (deriva genética e fluxo gênico), bem como mutações, como veremos abaixo.

Mutação

A taxa de mutação geralmente é mais lenta que as alterações ambientais causadas pela urbanização. Contudo, a poluição das cidades gera altas concentrações de hidrocarbonetos cancerígenos, que atuam como agente mutagênico, aumentando a taxa de mutação (figura 7). Nas populações da gaivota-prateada (*Larus argentatus*), a taxa de mutação aumenta quanto maior o nível de industrialização onde a população vive. As mutações, se positivas podem aumentar o *fitness* das populações, sendo fixadas pela seleção natural. A seleção natural pode ainda agir positivamente aumentando a frequência de uma mutação pré-existente que estava presente em baixa frequência em populações rurais por ser desvantajosa ou neutra, mas que confira vantagem em ambientes urbanizados.

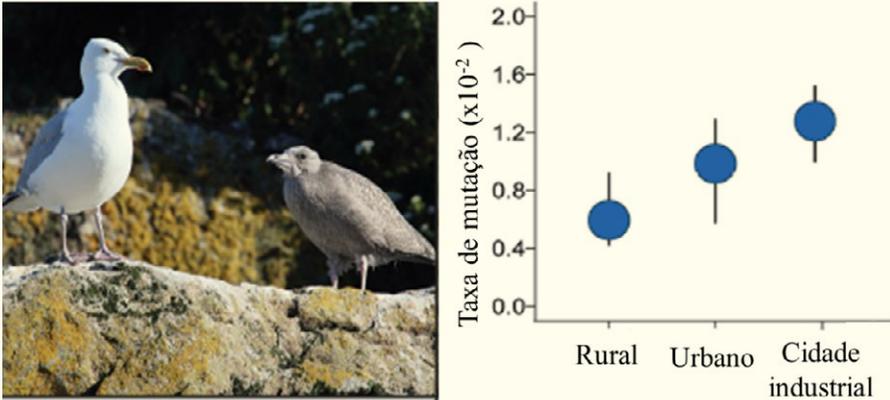


Figura 7. Comparação de áreas industriais, urbanas e rurais em relação às taxas de mutação na gaivota-prateada (*L. argentatus*) onde é possível observar o aumento nessas taxas conforme a poluição aumenta. Adaptado de Johson e Munshi-South (2017)

Deriva genética

A urbanização pode influenciar ou potencializar a deriva genética - processo que produz variação aleatória na frequência dos alelos ao longo das gerações. A deriva genética é mais frequente em populações pequenas e isoladas, que em muitos casos é o que acontece nas populações urbanizadas. A urbanização leva à perda de habitat e posterior fragmentação. Por consequência, ocorre a diminuição da diversidade genética e aumento do efeito da deriva. Outra maneira de redução populacional é através do processo de efeito fundador, onde na colonização do meio urbano há o estabelecimento de uma pequena população quando comparada com a população rural. Essa população contém somente uma parte da diversidade genética total da espécie. Uma pressão direta como os pesticidas e poluição presentes em maior quantidade nas cidades também reduzem a população e potencializam o papel da deriva. Uma vez ocorrendo esse efeito gargalo de garrafa, onde apenas poucos indivíduos conseguem se reproduzir, há uma diminuição da diversidade genética nas populações urbanas recém estabelecidas devido à deriva genética, efeito fundador e gargalo de garrafa e uma divergência genética entre populações urbanas e rurais. De modo geral, todos esses fatores que reduzem o tamanho da população potencializam o papel da deriva genética em populações urbanas quando comparadas com as não urbanas. Isso foi o que aconteceu nas popula-

ções do camundongo-de-patas-brancas distribuído em um gradiente de urbanização que vai de áreas florestais e rurais até o núcleo urbano. Quanto maior a superfície impermeável (estruturas como prédios e casas que não permitem a infiltração de água), menor era a diversidade genômica da população (figura 8). A baixa diversidade genômica provavelmente diminui o potencial evolutivo de populações em condições ambientais que mudam muito rápido, como é o caso em ambientes urbanos.

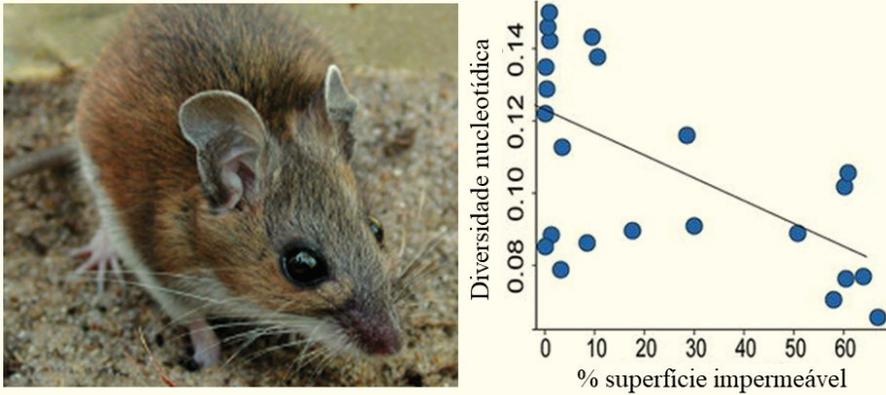


Figura 8. O aumento da urbanização leva a uma superfície mais impermeável, que se relaciona a forte deriva genética e diminuição da diversidade genética no camundongo-de-patas-brancas (*Peromyscus leucopus*) roedor nativo da América do Norte. Adaptado de Johson & Munshi-South (2017).

Fluxo gênico

Cidades e rios em ambientes urbanizados atuam como barreiras, diminuindo a dispersão das espécies e, conseqüentemente, o fluxo gênico entre as populações. Assim, há uma tendência de isolamento dos indivíduos em populações pequenas, que pode gerar, ao longo do tempo, populações geneticamente distintas, com combinações de mecanismos da deriva genética e seleção natural.



Figura 9. O fluxo gênico da lagartixa-dos-muros (*Podarcus muralis*) teve uma alta resistência no rio (local representando pela cor laranja) enquanto o centro urbano teve uma facilitação do movimento (cor rosa). Na zona rural a resistência foi basicamente inexistente (cor branca). Adaptado de Johson e Munshi-South (2017)

Na figura 9, podemos observar que o rio aumenta a resistência do fluxo gênico ao longo da paisagem na lagartixa-dos-muros, enquanto a cidade ainda tem uma resistência ao fluxo, mas menor que o rio. Ambientes rurais possuem quase nenhuma resistência ao fluxo dos indivíduos. O fluxo gênico pode manter a diversidade genética e reduzir a diferenciação entre populações quando ocorre a criação de corredores de vegetação entre regiões urbanizadas. Entretanto, tais corredores ainda são pouco frequentes.

Plasticidade do desenvolvimento

A resposta ao ambiente pode se dar de maneira muito mais rápida através de plasticidade fenotípica do que alterações genéticas. Nesse sentido, a plasticidade do desenvolvimento também é um mecanismo que origina divergências entre populações de ambientes urbanizados e rurais.

Divergência em áreas urbanizadas e não urbanizadas via viés do desenvolvimento. Tentilhões que habitam regiões urbanas em Barcelona (Espanha) possuem bicos maiores e mais fortes que as populações do deserto. O bico mais forte confere vantagem porque os indivíduos conseguem quebrar sementes maiores e nozes presentes no ambiente urbano. Ao analisar como se deu o desenvolvimento morfológico do bico

das populações urbanas e desérticas, observa-se um bico que se desenvolve de forma mais precoce e acelerada nas populações do ambiente urbano. Ou seja, o tecido da zona I (tecido de zona de repouso, que consiste em condroblasto) se desenvolve no estágio 28 de desenvolvimento no ambiente urbanizado (figura 10A), enquanto no deserto isso só ocorreu no estágio 32 do desenvolvimento (figura 10B). E também de forma acelerada, pois só no ambiente urbanizado a zona II (tecido de proliferação de condroblasto) foi desenvolvida. Isso ocorre devido a uma maior expressão de proteínas morfogenéticas óssea (BMP), no ambiente urbano. Essas proteínas são promotoras de crescimento, capazes de induzir a formação de cartilagem e osso (figura 10C). Portanto, a **divergência morfológica encontrada é devido a diferenças no desenvolvimento e não a mutações.**

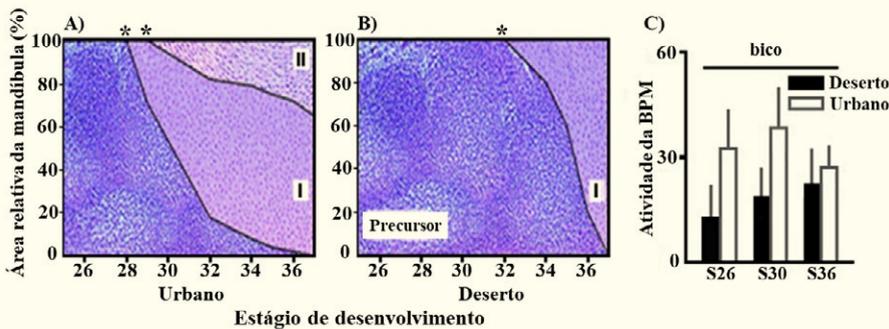


Figura 10. Transformação do tecido de desenvolvimento na mandíbula inferior do bico dos tentilhões ao longo dos diversos estágios do desenvolvimento. As figuras (A) e (B) representam as áreas relativas da mandíbula ocupadas por tecidos em diferentes sequências de estágios de desenvolvimento, em tentilhões urbanos e do deserto, respectivamente. Os asteriscos marcam os momentos de aparecimento do tecido da zona I no estágio 31 nas populações do deserto, e a zona I (estágio 28) e a zona II (estágio 29) nas populações urbanas. A figura (C) demonstra as diferenças na atividade BMP na ontogenia precoce do bico nas populações do deserto (em preto) e urbanas (brancas). Adaptado de Badyaev et al. (2008).

Epigenética

A epigenética envolve mudanças na expressão gênica que podem ser herdadas sem alterações na sequência do DNA (veja mais no capítulo 5 do volume I). Ela também é um mecanismo que fornece respostas rápidas dos organismos ao ambiente.

Comportamento em ambiente urbano e a relação com a epigenética. Observando maior comportamento exploratório de populações urbanas que florestais do chapim-real (*Parus major*) distribuídas em Barcelona, pesquisadores avaliaram se a metilação e presença de polimorfismos (mudança de uma base nitrogenada em único nucleotídeo de um gene) no gene (SERT) transportador de serotonina é responsável por tal comportamento (figura 11).

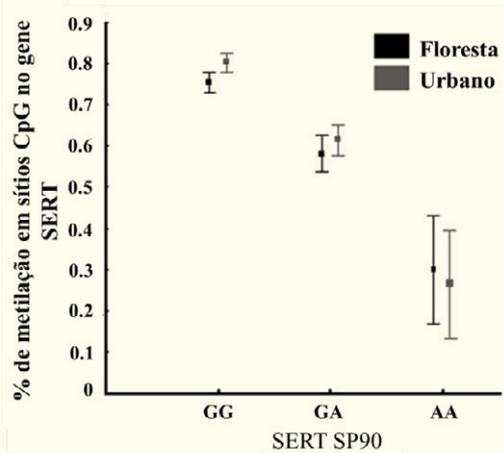


Figura 11. Diferenças na porcentagem de metilação em sítios CpG no promotor do gene SERT, de acordo com o habitat, nos genótipos SNP290. É possível observar que o ambiente urbano possui genótipos mais metilados do que o ambiente florestal. Adaptado de Riyahi et al. 2015.

Tal gene apresenta relação com traços de personalidade e é influenciado pelo ambiente e pelo tipo de dieta. Nesse sentido, foi encontrada maior metilação do dinucleotídeo CpG (ligação do grupo metil na citosina que geralmente precede a uma guanina) em populações urbanas do que em populações florestais. Acredita-se que a mudança nos padrões de metilação em um único dinucleotídeo CpG na região promotora (região do DNA que inicia a transcrição) do gene SERT foi relacionada com a diferença da expressão do gene e, por consequência, na alteração do comportamento de populações urbanas em relação ao ambiente florestal (figura 11). Além disso, um polimorfismo do gene SERT também teve correlação com a mudança de comportamento. Tanto a variabilidade genética quanto a metilação, nesse caso, explicam a diferença comportamental do chapim em ambientes urbanos.

Seleção natural

Alterações ambientais relacionadas ao clima, poluição, pesticidas e estruturas físicas alteradas imposta pela urbanização, representam um desafio para a sobrevivência das espécies. Alguns grupos se adaptaram ao ambiente urbano, tornando-se sinantrópicos. Contudo, ainda não está claro a frequência em que isso ocorre. Como visto anteriormente, o número de espécies presentes em regiões urbanas é reduzido, assim, provavelmente poucas espécies conseguem persistir e/ou se adaptar a locais altamente urbanizados. Entretanto, para essas poucas espécies, os mecanismos (mutação, plasticidade, epigenética) que fornecem variação fenotípica às populações permitem que a seleção natural preserve características que possibilitem tais espécies sobreviver em regiões urbanizadas.

2. Mudanças climáticas

Mudanças na temperatura média da superfície da Terra são intrínsecas à evolução do planeta. Ora a temperatura foi mais alta, como no Cretáceo, ora mais baixa, como nos períodos glaciais do Pleistoceno. Também vale ressaltar que o efeito estufa é um processo que existe independentemente da existência humana, sendo influenciado principalmente pelo vapor atmosférico, concentração de CO₂ e metano. Contudo, nossa atividade está amplificando o efeito estufa no planeta, através da massiva liberação de CO₂ e metano, alterando rapidamente o clima global. O aumento da temperatura não está ocorrendo uniformemente no planeta. Por exemplo, em alguns locais a temperatura aumentou mais no século XX, como nas regiões temperadas do hemisfério norte. Por outro lado, regiões da Bolívia e norte do Chile tem experimentado uma diminuição média da temperatura no último século. Entretanto, as projeções para o futuro indicam aumento generalizado da temperatura da superfície do planeta¹².

A temperatura faz parte do nicho das espécies, isso significa que devido às mudanças climáticas, regiões atualmente habitadas por uma

12 Uma animação pode ser vista em: www.dkrz.de/webvis/

espécie podem se tornar inabitáveis no futuro próximo. A inabitabilidade decorre porque a mudança de temperatura torna determinadas regiões muito quentes, por exemplo, gerando grande estresse térmico nos indivíduos, dificultando a sobrevivência/reprodução nessas regiões. Os indivíduos podem, entretanto, dispersar para regiões de temperatura tolerável e o problema estaria resolvido. Desse modo, as mudanças climáticas selecionariam indivíduos com maior capacidade dispersiva. Entretanto, grandes capacidades dispersivas podem ser alcançadas por alguns grupos, como as aves, mas não por outros, como os corais, que são semi-sésseis. Atualmente, sabe-se que mesmo espécies com grande capacidade dispersivas terão problemas no futuro. Além disso, a seleção de tais indivíduos mais dispersáveis não é o fim da história; dispersar implica em ocupar um novo habitat, com novas condições microclimáticas e interação com novas espécies. A capacidade de dispersão por si só não garante a sobrevivência de uma espécie.

Resgate evolutivo. Se as espécies apresentarem suficiente adaptabilidade, e as mudanças de temperatura não forem muito rápidas, a seleção natural pode “salvar” espécies da extinção¹³. Como isso ocorre? As espécies apresentam uma determinada capacidade adaptativa, que lhe garante certa probabilidade de sobrevivência frente a mudanças ambientais. Assumindo que indivíduos com maior tolerância térmica nasçam nas populações, espera-se que, com o aumento da temperatura, tais organismos sejam positivamente selecionados. Assim, com a elevação da temperatura, é esperado uma diminuição inicial do tamanho populacional, seguido pelo crescimento populacional graças a reprodução e consequente dominância de indivíduos de maior tolerância térmica (figura 12). O processo descrito acima é denominado resgate evolutivo. Entretanto, o resgate provavelmente se aplica a espécies de curto ciclo de vida (mais gerações em menor intervalo de tempo) e alta variabilidade genética (maior capacidade de resposta a alterações), geralmente relacionada a grandes populações. Nesse sen-

13 Disponível em: www.blogalexdiniz.com/post/resgate-evolutivo-e-mudan%C3%A7as-clim%C3%A1ticas.

tido, para além do aquecimento global, estamos causando um amplo declínio nas populações por vários fatores vistos ao longo desse capítulo, o que poderá, em suma, diminuir a probabilidade das espécies em superar as mudanças climáticas.

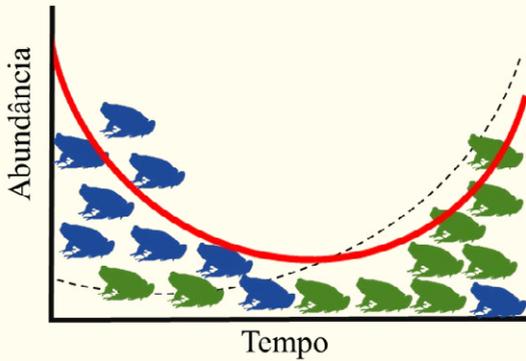


Figura 12. Processo de resgate evolutivo. À medida que a temperatura aumenta, indivíduos aptos (verdes) substituem os não-aptos (azuis). Linha vermelha representa a abundância da espécie. Linha tracejada representa a frequência de um alelo que confere vantagem frente às mudanças climáticas. Adaptado de Carlson et al. (2014).

Resgate evolutivo e interações. A capacidade de adaptação das espécies não envolve apenas seu potencial genético, mas também as interações interespecíficas que estão sujeitas. Imagine o seguinte caso: a espécie “A”, com maior potencial adaptativo, e a “B”, com menor potencial adaptativo. A figura 13 demonstra essa relação, levando em conta diferentes cenários de interação. Considerando isoladamente, a espécie A tem maior chance de sobrevivência (figura 13A). Porém, se A e B interagirem, a primeira pode facilitar ou dificultar a sobrevivência da segunda espécie. Em um cenário de competição, a espécie A pode levar à exclusão competitiva da espécie B, já fragilizada pela menor densidade populacional (figura 13B); ou, caso a espécie B seja a competidora mais forte, ambas espécies podem coexistir (figura 13C), pois a menor abundância da espécie B é contrabalanceada pela sua superioridade competitiva. Em um cenário de predação, o resultado pode ser semelhante. Se a espécie A preda B, então provavelmente a pressão de predação combinada com a baixa adaptabilidade pode pôr fim à espécie B (figura 13D).

Por outro lado, se a predação for uma interação especializada, o predador só se alimenta de B, então a extinção da presa pode levar também o predador à extinção (figura 13E). Se A e B interagirem em

mutualismo, a baixa adaptabilidade da espécie B pode, em parte, ser contrabalanceada pela maior adaptabilidade de A (figura 13F). Ou ainda, caso uma das espécies venha a ser extinta, possivelmente a outra espécie também seguirá o mesmo caminho (figura 13G). Em suma, espécies especialistas, por apresentarem estreita relação com outra espécie, apresentam maior probabilidade de serem extintas (p. ex., cenário E e G da figura 13). Em um cenário de mudanças climáticas, tanto a capacidade de adaptação (via componente genético, epigenética e plasticidade do desenvolvimento) quanto o componente ecológico (como interações), definirão a probabilidade das espécies entrarem ou não em extinção, frente à rápida mudança do clima.

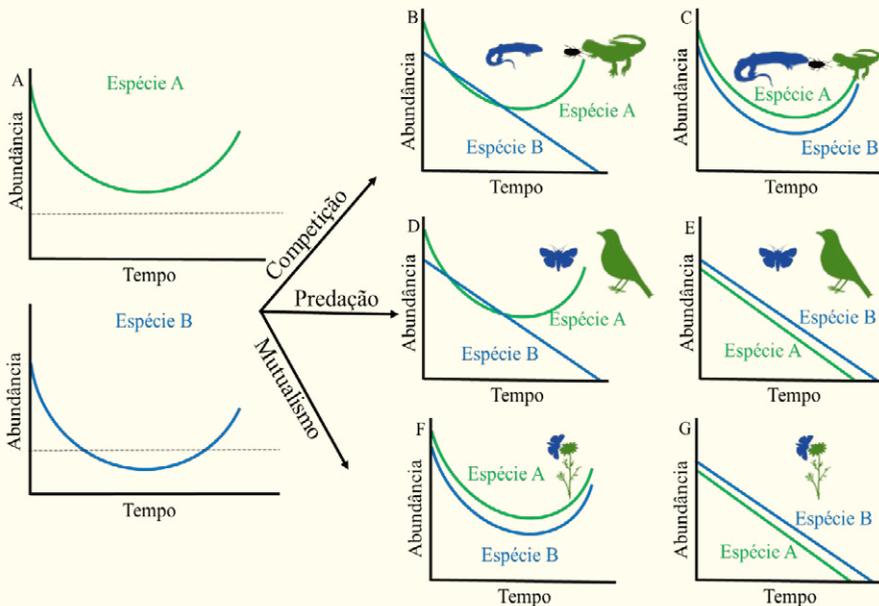


Figura 13. Seis cenários possíveis para duas espécies com diferentes potenciais adaptativos (A), frente às interações de competição (B-C), predação (D-E) e mutualismo (F-G). Linha tracejada representa a abundância mínima a partir da qual a espécie passa a sofrer risco de extinção. Adaptado de Loeuille (2019).

É importante ressaltar que os cenários da figura 13 consideram o efeito do resgate evolutivo, ou seja, espécies que conseguem se adaptar às mudanças climáticas. Possivelmente, como visto acima, para uma gama de táxons, o resgate evolutivo não ocorrerá, e o resultado final mais provável será o rápido declínio da distribuição geográfica e po-

pulacional das espécies, levando ao aumento da probabilidade de extinção.

Os corais e o aumento da temperatura dos oceanos. Para além dos ambientes terrestres, os oceanos também recebem impacto direto do aumento do nível de CO₂ atmosférico e do efeito estufa, gerando acidificação dos oceanos e aumento da temperatura das águas. Os impactos afetam de maneira mais pronunciada os corais (formados por cnidários coloniais sésseis), que secretam esqueleto calcário e vivem em associação simbiótica com microalgas chamadas zooxantelas. A união de diversas colônias de corais forma os recifes de coral.

A associação com as zooxantelas fornece a maior parte da nutrição do coral, através da fotossíntese realizada pela alga. Com o aumento da temperatura dos oceanos, o metabolismo das algas aumenta, elevando também a quantidade de espécies reativas de oxigênio produzida. Assim, as zooxantelas se tornam prejudiciais aos corais, que acabam expulsando-as do seu interior. Como a coloração dos corais é dada pelas algas, esses perdem a coloração, expondo uma fina camada de tecido que recobre seu esqueleto calcário. Esse fenômeno é conhecido como branqueamento (figura 14).

A perda da interação simbiótica entre coral e zooxantela, bem como o tempo prolongado a que fica exposto aos fatores estressantes externos, leva os corais a terem poucas chances de sobrevivência.



Figura 14. Branqueamento do coral-cérebro (*Mussismilia hispida*). Foto: cortesia de Miguel Mies.

Os cnidários não estão associados apenas às zooxantelas, mas também a uma vasta diversidade microbiana (geralmente bactérias). As

relações entre os cnidários e a microbiota se dá em diferentes modos. A fauna microbiana parece também ter relação com o branqueamento dos corais. Nesse caso, a microbiota atua na resiliência do coral, podendo retardar ou evitar (em testes controlados de laboratório) o branqueamento dos corais. Como isso acontece ainda não está claro. Além disso, a fauna microbiana também interfere na aquisição de recursos pelos cnidários. O nitrogênio, um fator limitante nos oceanos, é em parte adquirido pelos cnidários por meio de bactérias fixadoras de nitrogênio, como algumas cianobactérias. A presença de bactérias comensais ainda impede que outras bactérias oportunistas, como as do gênero *Vibrio*, se instalem e ataquem o cnidário.

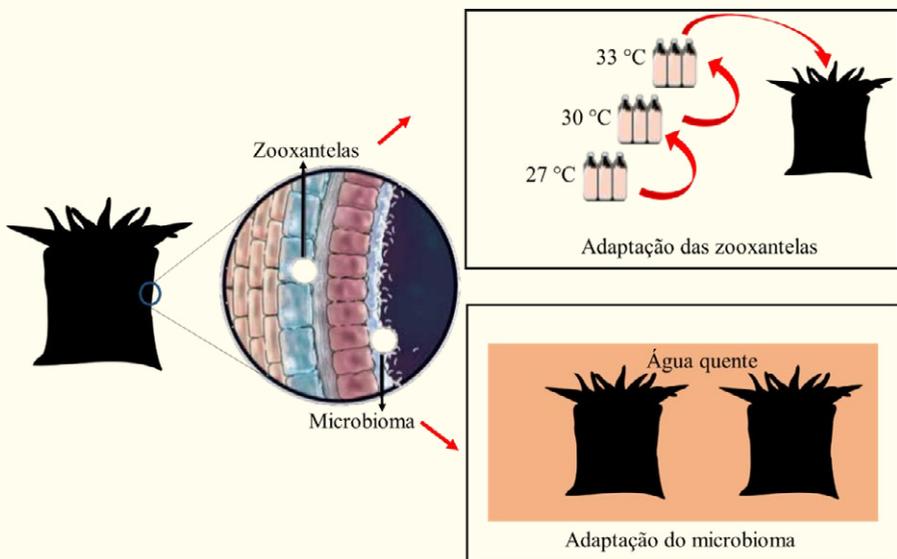


Figura 15. Seleção artificial de zooxantelas e do microbioma envolvido com espécies de corais. Adaptado do infográfico de C. Bickel. Science Magazine.

Extinção

Geralmente tratado como uma ameaça futura, as mudanças climáticas parecem já ter iniciado sua trajetória predita sob a biodiversidade. Em 2017, um roedor (*Melomys rubicola*) endêmico da ilha de Bramble Cay, na Austrália, foi declarado extinto. A provável causa da extinção foi a redução da cobertura vegetal da ilha. Devido à baixa altitude, o aumento do nível oceânico, aliado a maior frequência de ciclones na região, levaram a erosão de parte da ilha, reduzindo a cobertura vegetal.

Sem vegetação, não tem roedor. Tanto o aumento do nível oceânico, que naquela região parece ser acima da média global, quanto a maior frequência de eventos extremos (ciclones) estão relacionados às mudanças climáticas antropogênicas. *M. rubicola* é o primeiro vertebrado a ter sua extinção ligada às mudanças climáticas. Claro que estamos falando de um roedor que habitava um local ambientalmente frágil, o que sem dúvidas facilitou a sua extinção. Entretanto, podemos esperar, dado o cenário atual e projetado das mudanças climáticas, um efeito cada vez mais forte sob as espécies. Estamos só no começo.

3. Fogo

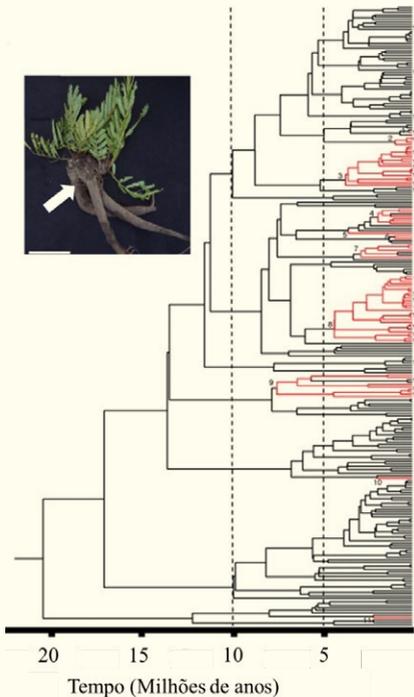


Figura 16. Filogenia do gênero *Mimosa*, com as espécies existentes no Cerrado em vermelho. Asterisco demarca as espécies com adaptações ao fogo. Note que a grande maioria das adaptações está presente apenas nas espécies do Cerrado. À esquerda, *Mimosa* especiosíssima com seu xilopódio indicado pela seta branca. Barra= 10 cm. Modificado de Simon et al. (2009).

O fogo é um distúrbio natural que ocorre ao menos há 400 milhões de anos, e que gerou um grande impacto na evolução, principalmente das plantas. De maneira simplificada, o fogo possui uma longa história em alguns biomas, enquanto o ser humano contribuiu para o aumento da frequência do fogo mais recentemente, em praticamente todos os biomas do mundo.

O fogo como agente macroevolutivo. Campos Temperados, como os Campos Sulinos, ou Campos Tropicais, como porções do Cerrado, possuem uma longa história de interação como o fogo. O rápido crescimento e acúmulo de biomassa de plantas C₄, o qual inclui muitas gramíneas, torna o Cerrado suscetível a um regime de fogo. Nesse

sentido, plantas adaptadas ao regime de fogo levariam vantagens em relação a plantas não adaptadas. Tais adaptações geralmente são elencadas como: a presença de árvores com casca grossa; a disposição das folhas apenas nas pontas dos ramos (que impossibilita que incêndios junto ao solo atinjam as folhas); a presença de um caule subterrâneo, que permite o rebrote, após um incêndio; entre outros. Comparando a evolução do gênero *Mimosa*, de metabolismo C₄, que ocorre dentro e fora dos limites geográficos do Cerrado, houve a descoberta de que a diversificação das espécies do Cerrado ocorreu majoritariamente nos últimos 5 milhões de anos (figura 16).

A diversificação teve início aproximadamente no mesmo período de expansão do Cerrado. Além disso, as espécies de *Mimosa* do Cerrado majoritariamente possuem adaptações que permitem sobreviver ao fogo, enquanto espécies presentes em outros biomas não as possuem. As adaptações se resumem a presença de um xilopódio (alargamento da raiz) que funciona como reserva energética, e permite o rebrote da planta após a perda da sua parte aérea.

Fogo antropogênico. Atualmente, geramos queimadas com maior frequência que naturalmente ocorreria, mesmo em biomas que evoluíram com o fogo. Como panorama geral das queimadas no Brasil, o INPE¹⁴ (Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais) monitora a área queimada em cada bioma brasileiro (figura 17), com o Cerrado e a Amazônia sendo geralmente os mais impactados. Entretanto, nem toda área atingida pelas queimadas são áreas ainda preservadas dos biomas. Boa parte ocorre em áreas agrícolas ou de pastagens. Entre 2002-2019, aproximadamente 25% da área queimada do bioma Amazônia atingiu a floresta virgem, o que significa mais de 150 mil km² de floresta destruída, uma área do tamanho do Acre. Nesse mesmo período, entre florestas e savanas, a soma da área queimada no Cerrado equivale ao tamanho da Venezuela.

O fogo em florestas tropicais é infrequente e provavelmente gerado por humanos devido a sua grande umidade. Assim, a baixa frequência

14 Disponível em: queimadas.dgi.inpe.br/queimadas/aq1km/

do fogo não gera pressão seletiva ao ponto de parte das espécies possuírem adaptações ao fogo, como ocorre no Cerrado.

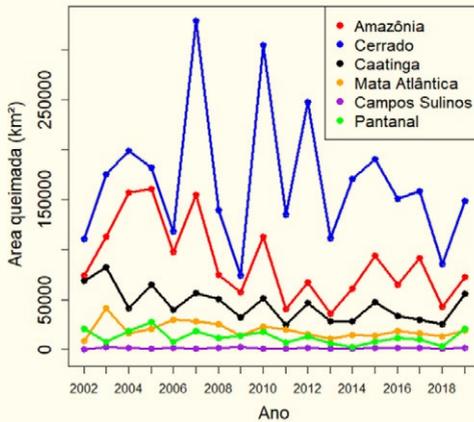


Figura 17. Série histórica da área queimada por bioma entre 2002-2019. Note que em 2019 todos os biomas apresentaram aumento da área queimada, em relação à 2018. Dados do INPE.

Efeito do fogo sobre a Floresta Amazônica. Frequentes incêndios na Floresta Amazônica desencadeiam uma elevada alteração na composição das espécies florestais. Essa queimada ocorre principalmente para conversão em pastagens devido a atividades de pecuária. Por um lado, na floresta intacta a composição de espécies vegetal é dada principalmente por árvores de crescimento mais lento e de grande porte.

Por outro, incêndios florestais levam a substituição por espécies pioneiras de crescimento mais rápido na comunidade. Concomitantemente, a umidade diminui, sem a proteção do sol pela copa das árvores, o que deixa o ambiente mais propício a novos incêndios. Nesse processo, a perda de espécies arbóreas é seguida da perda de vertebrados que habitam a floresta, mas não habitam áreas abertas. Entre tais vertebrados se encontram os dispersores de sementes, como morcegos e aves, que devido à falta de recursos (frutos) também deixam de habitar tais regiões (figura 18).

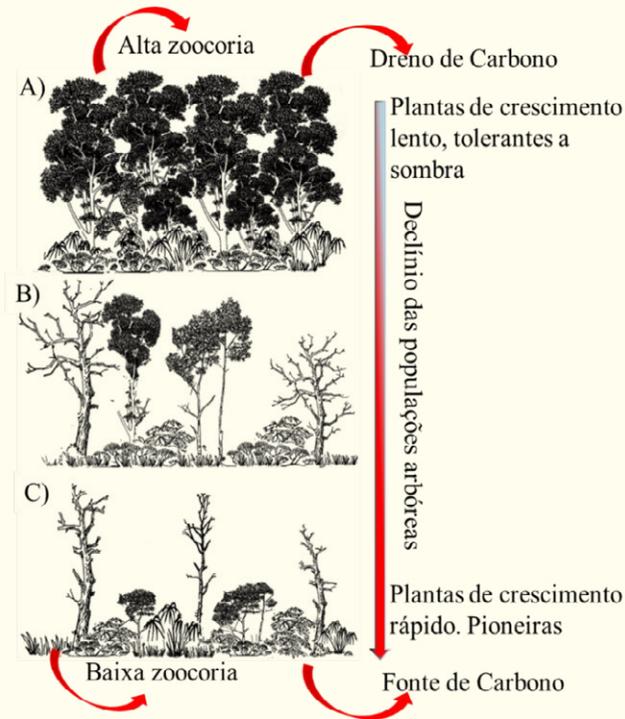


Figura 18. Esquema mostrando as principais consequências de repetidos incêndios em ambientes florestais. A: Nunca queimado, B: Queimado uma vez, C: Queimado duas ou mais vezes. Adaptado de Barlow e Peres (2008).

4. Caça e pesca

A caça e a pesca estão entre as atividades humanas mais antigas. Apesar do crescente aumento da pecuária e aquacultura, diversas comunidades humanas dependem de recursos provenientes da caça e pesca. A exploração humana, em geral relacionada à indústria, pode resultar em uma taxa de retirada dos indivíduos das populações selvagens além da capacidade delas se recuperarem. Esse fenômeno de exploração humana excessiva é denominado de sobre-exploração e gerou mudanças evolutivas nas populações selvagens que são visadas nestas atividades (figura 19).

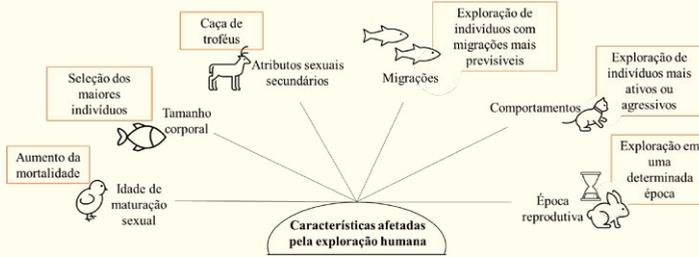


Figura 19. Características que podem ser alteradas em razão da sobre-exploração de indivíduos com determinados atributos ou em determinadas épocas (quadrado).

Tamanho corporal. Tanto a caça quanto a pesca tendem a focar em características relacionados ao tamanho corporal dos animais e, inevitavelmente, acabam criando um processo de seleção, com a retirada de indivíduos de tamanhos específicos. No caso dos peixes, assim como outros vertebrados, o tamanho corporal é um componente hereditário que se expressa influenciado pelo ambiente em que o indivíduo habita. Existe, ainda, uma forte relação entre o tamanho do corpo e a quantidade de filhotes que cada indivíduo produz; quanto maior o indivíduo mais descendentes ele deixa. Agora imagine o seguinte cenário: uma população onde os peixes maiores acabam reproduzindo mais e deixando uma grande quantidade de descendentes. Os filhotes destes indivíduos maiores terão essa característica e passarão para as gerações futuras. A população terá, então, um tamanho médio maior, pois os indivíduos grandes contribuem de forma desproporcional para a quantidade de filhotes. A pesca, entretanto, realiza a retirada dos maiores indivíduos o que resulta em uma diminuição de grandes indivíduos da população. Com o tempo os maiores peixes serão sempre pescados e vão lentamente sendo retirados da população. Como consequência, em poucas gerações a população apresenta um tamanho médio menor dos indivíduos.

A mudança do tamanho corporal afeta também as espécies com as quais os indivíduos interagem. No caso dos peixes, a interação com espécies vegetais pode ter sido uma das primeiras relações de dispersão de sementes nas linhagens das angiospermas, antes mesmo da grande irradiação dos vertebrados terrestres. Peixes da família Serrasalmidæ, conhecido por ser o grupo das piranhas, possuem uma longa relação

com a dispersão de sementes. Tais peixes são importantes dispersores nos ambientes de várzea, locais que sofrem com inundações durante o período das cheias. O tamanho corporal dos serrasalmídeos está relacionado com a quantidade de sementes intactas no seu estômago. Quanto maior o indivíduo maior a quantidade de sementes dispersadas (figura 20). No Pantanal brasileiro, os serrasalmídeos são os principais agentes dispersores de sementes e influenciam no recrutamento de indivíduos de árvores em regiões de várzea.

Apesar disso, estes peixes sofrem uma pressão pesqueira excessiva e suas populações tendem a sofrer diminuição do tamanho corporal, resultando nas mudanças no tamanho das sementes que são dispersadas (figura 20). Devido aos dispersores serem menores, apenas as menores sementes serão dispersadas o que gera uma seleção intraespecífica de plantas com menores sementes. De modo geral, maiores sementes estão relacionadas com um maior investimento da planta mãe, com maior quantidade de endosperma (nutriente utilizado para a semente germinar). O investimento resulta em uma maior chance de recrutamento e sobrevivência destas plantas quando adultas. Ainda que não se tenha visto diretamente, é possível extrapolar ações de rápida evolução na seleção de caracteres de plantas pela modificação de seus dispersores. Ao pescarmos os maiores peixes podemos estar ‘pescando’ as maiores sementes, resultando em um rio com os menores peixes e uma floresta com menos árvores.

Características sexuais secundárias. Além da redução no tamanho corporal, a caça de troféus, também causa grande impacto nas populações. Esse tipo de caça visa os animais com atributos sexuais secundários notáveis, como chifres e galhadas. Tais atributos possuem um forte componente de seleção sexual, assim como os pavões e as caudas exuberantes, as galhadas e chifres servem tanto como um *display* de alto *fitness*, e como armas para disputar fêmeas. A caça, por outro lado, seleciona negativamente indivíduos que apresentem exuberantes atributos de seleção sexual. Com a contínua pressão predatória sobre as populações, algumas consequências evolutivas são vistas em longo prazo, com a alteração da estrutura populacional e a perda de diver-

sidade genética. Ao longo do tempo é esperado que as características apreciadas pelos caçadores sejam lentamente retiradas da população.

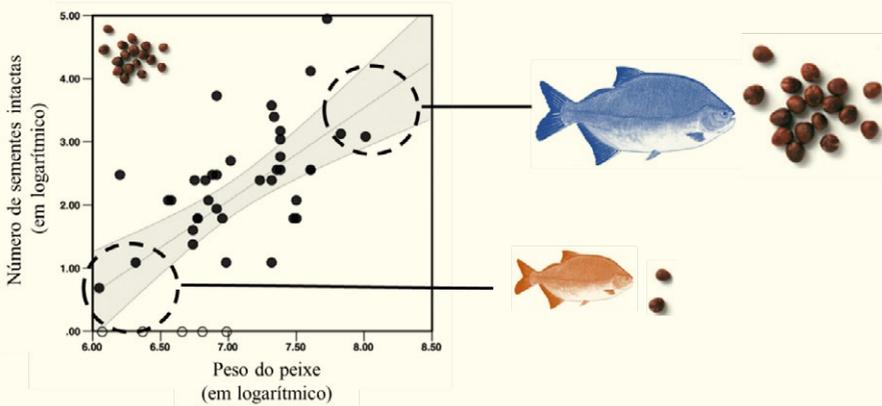


Figura 20. Indivíduos maiores de *Piaractus mesopotamicus* dispersam mais sementes intactas de palmeiras. À medida que o tamanho do indivíduo diminui a quantidade de sementes dispersadas diminui. Além disso, indivíduos de peixes menores não conseguem ingerir sementes de maior tamanho e este fenômeno pode acarretar uma seleção de sementes menores. Adaptado de Galetti et al. (2008).

A caça diminui as florestas e acelera o aquecimento global. Nas florestas tropicais, como a Amazônia e a Mata Atlântica, as grandes árvores são responsáveis pela maior parte de acumulação do carbono. Estas espécies possuem um ciclo de vida longo e acabam produzindo frutos e sementes grandes, que são dispersadas apenas por grandes mamíferos (figura 21D). Assim, animais como as antas (*Tapirus terrestris*) realizam um papel importante na dispersão de grandes sementes. Como consequência, os dispersores geram um aumento da riqueza vegetal nas florestas (figura 21A). Assim como os peixes no Pantanal, indivíduos menores da anta não dispersam grandes sementes. Além de serem como importantes dispersores da floresta, os grandes mamíferos, como a anta, servem de fonte de alimento para diversas comunidades humanas locais, sendo o principal objeto de caça em algumas regiões. A anta, entretanto, apresenta um ciclo de vida longo, o que a torna mais suscetível aos impactos da caça.

Na Floresta Atlântica, anos de caça intensa associada a degradação do ambiente resultaram em um quase total desaparecimento dos gran-

des mamíferos, acontecimento denominado de **defaunação** (figura 21B). E, mesmo quando a caça não leva a espécie à extinção, a redução drástica do tamanho populacional pode levar a uma extinção funcional da espécie. Isso significa que, apesar de ainda existirem indivíduos daquela espécie, eles não desempenham seu papel funcional, como, por exemplo, dispersar sementes. Logo, mesmo havendo antes em uma mata, sua interação com outras espécies pode ser insignificante, como se tivesse sido completamente extinta localmente.

Nos fragmentos florestais, apesar de existirem grandes árvores e uma diversidade de plantas grande, não existem mais os animais que dispersam as sementes, um fenômeno conhecido como ‘florestas vazias’. Sem os dispersores a floresta perde suas características a longo prazo (figura 21A), sendo dominada por árvores de tamanho e sementes reduzidos (figura 21C). A eliminação de grandes árvores acaba gerando efeitos em cascatas que levam à perda de diversidade, interações e serviços ecossistêmicos. Árvores menores não conseguem reter a mesma quantidade de carbono que as espécies grandes, logo, podemos esperar um balanço negativo, com a floresta servindo como fonte de carbono (figura 21E).

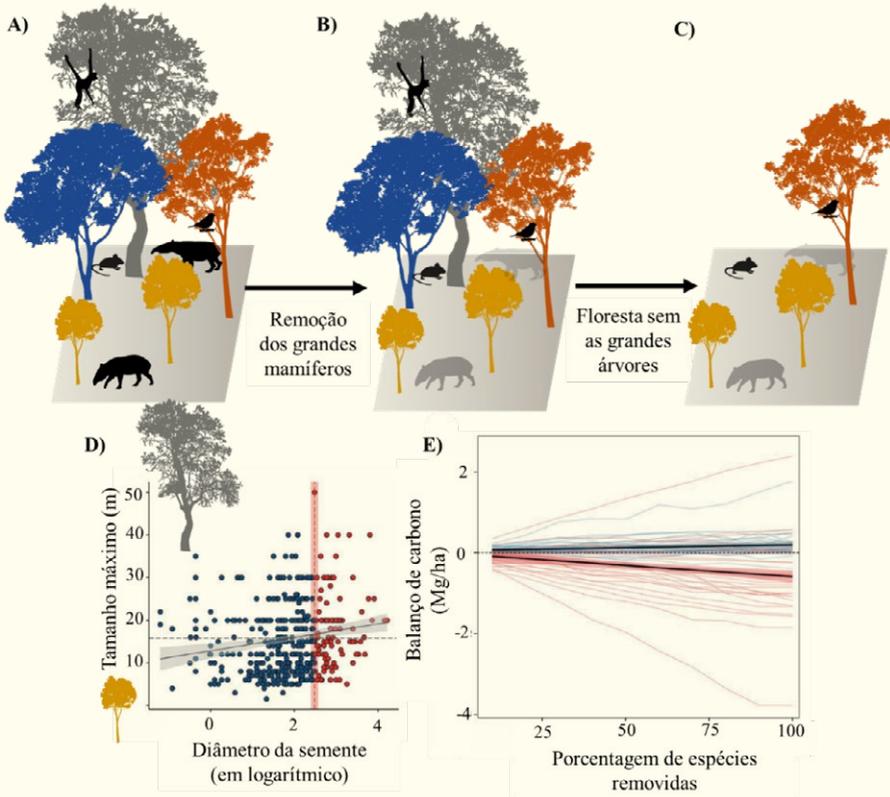


Figura 21. Ecosistema florestal sobre diferentes cenários de caça. (A) uma comunidade sem sobre-exploração, com maior riqueza de espécies e grandes árvores; (B) após a extinção funcional dos grandes mamíferos, causando a síndrome de ‘floresta vazia’; (C) uma floresta com menor diversidade e sem as grandes árvores; (D) árvores maiores possuem sementes maiores e acabam apenas sendo dispersadas pelos grandes mamíferos; em (E) o balanço de carbono após alterações simuladas de armazenado de carbono nas florestas. As linhas azuis representam remoções aleatórias de espécies e linhas vermelhas indicam a perda de carbono armazenado em cenários de defaunação. Adaptado de Bello et al. (2015).

A extinção da megafauna. A defaunação é geralmente entendida como um fenômeno moderno associado com a indústria pesqueira e caça predatória. Apesar disso, há cerca de 11 mil anos atrás, no Pleistoceno, a caça predatória, juntamente com mudanças climáticas da época, levaram à extinção da megafauna americana.

A América do Sul de 11 mil anos atrás era bem diferente da que encontramos atualmente. Nos Campos americanos, encontraríamos espécies de preguiças gigantes (Megatheriidae), gliptodontes de 1.400 kg (parentes dos tatus modernos) e de tigres-dente-de-sabre (*Smilodon*

sp). A fauna pleistocênica americana era muito diversa e ocupava diferentes nichos. Estima-se que o aumento da temperatura e a chegada das populações humanas e suas lanças de caça levaram estas espécies à extinção. Desde essa época os humanos já escolhiam indivíduos de maior porte para caçar, o que contribuiu para a extinção da megafauna americana.

A possível influência da megafauna, entretanto, pode ser observada nas paisagens americanas. Muitas das plantas possuem grandes frutos e sementes que remetem à interação com *megafrugívoros* como os Gonfoterídeos de 7.500 kg (animais parecidos com elefantes). Com a aniquilação destas grandes espécies, as relações de dispersão de sementes mudaram, com outros mamíferos ocupando o papel dos grandes animais. Atualmente, o maior mamífero encontrado na América do Sul e Central é a anta (*Tapirus terrestris*) pesando cerca de 300 kg e sendo o principal dispersor de grandes sementes.

Assim como as florestas, as paisagens campestres também estão associadas à megafauna. A presença de grandes herbívoros, em partes,

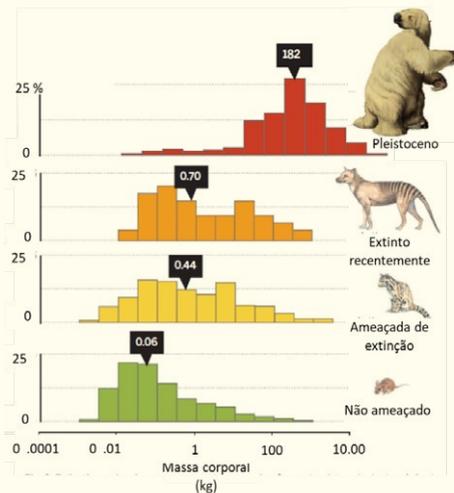


Figura 22. Tamanho corporal de todos os animais extintos no Pleistoceno e recentemente, denotando uma tendência de extinção dos animais maiores. Diferenças entre tamanho corporal das espécies ameaçadas ou não de extinção, evidenciando que ainda existe uma seleção sobre os animais maiores. Caixas em preto mostram a mediana da massa em Kg. Adaptado de Dirzo et al. (2014).

impediu a sucessão de espécies campestres para arbóreas, evitando que Campos se tornassem florestas. Mas por que após a extinção da megafauna, os campos não foram substituídos pelas florestas? Acredita-se que uma outra atividade humana tenha criado um distúrbio muito similar aos grandes herbívoros: a introdução da pecuária. As criações do gado nos Campos Sulinos têm sido uns dos principais mantenedores da dinâmica do campo.

Atualmente, as mudanças climáticas e as ações de sobre-

-exploração humana, degradação do habitat e poluição podem levar a uma nova onda de extinções. Quando se analisa as espécies extintas nos últimos 5 mil anos, e as atualmente ameaçadas (figura 22), percebe-se que as espécies de massa corporal maior correm maior risco de extinção. De modo geral a perda dessa fauna pode desencadear alterações como visto com as antas e as florestas.

5. Espécies exóticas invasoras

Espécies exóticas são aquelas que ocorrem em habitats fora da sua área de distribuição natural. Para uma espécie exótica ser considerada invasora ela precisa ser capaz de se estabelecer e formar uma população viável em seu novo habitat, propagar-se para regiões adjacentes e causar impacto à biodiversidade local (figura 23). Diversas espécies foram introduzidas nos mais variados ambientes ao redor do mundo ao longo dos séculos, principalmente através das rotas de comércio internacional. Parte delas, ocorreram de forma intencional com fins de cultivo e criação. Mas algumas ocorreram de forma não intencional, sendo levadas nos navios ou outras formas de transporte.

Espécies invasoras e nativas: competição e suas consequências. Ao introduzirmos uma espécie em um novo ambiente, ela possivelmente irá competir com alguma espécie nativa. Seja por alimento, por área de forrageio, materiais para construção de abrigos e ninhos, entre outros. Essa competição pode acabar levando a alterações morfológicas e comportamentais, com consequente alteração de nicho a pelo menos uma das espécies.

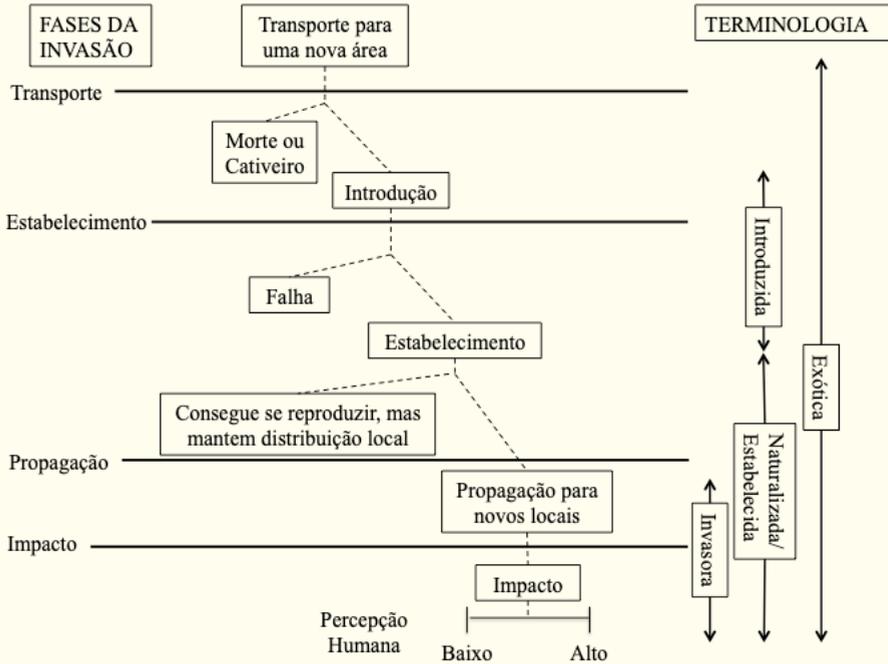


Figura 23. Estágios do processo de invasão e terminologia associada de acordo com o estágio e/ou características apresentadas pela população da espécie exótica. Adaptada de Lockwood et al. (2013) e Blackburn et al. (2011).

Um exemplo da alteração de nicho via competição entre espécies nativas e invasoras ocorreu no Reino Unido. O vison-americano (*Neovision vison*), espécie nativa dos Estados Unidos, foi introduzido no início da década de 90 para a criação de peles, e acabou se tornando uma invasora. Na mesma época, populações de lontra (*Lutra lutra*) e de doninhas (*Mustela putorius*), ambas nativas do Reino Unido, tinham desaparecido por causa de envenenamento por pesticidas, caça e perseguição. As três espécies competem tanto por alimento, quanto por área de forrageio, sendo que as lontras utilizam quase exclusivamente os rios, enquanto o vison utiliza os rios e áreas próximas da margem. A partir do ano 2000, as populações de lontra e doninhas começaram a reaparecer em diversas regiões do país. Com o retorno das lontras e doninhas, os visons passaram a se alimentar menos de peixes e mais de aves e pequenos mamíferos (figura 24C e D). Já que a lontra, por sua

vez, alimenta-se basicamente de peixes e, como ela está sempre presente no rio, acabava sendo evitada pelo vison.

Além disso, o vison inverteu o seu horário de atividade, tornando-se diurno (figura 24A e B). Todas essas alterações são atribuídas à competição entre o vison com as espécies nativas. Esses resultados mostram que as populações de vison acabaram sofrendo alterações em duas dimensões do seu nicho: temporal e a alimentar, pela competição com as espécies nativas.

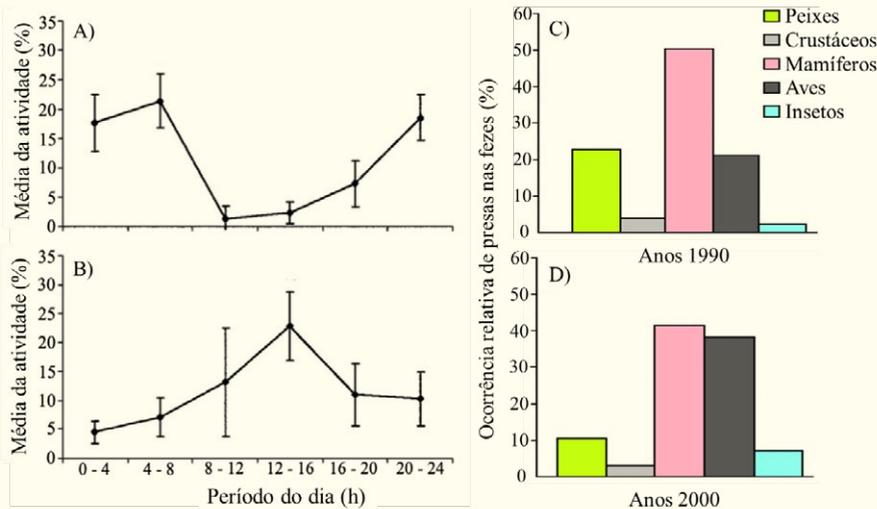


Figura 24. Média da atividade diária (A e B) e ocorrência relativa de presas nas fezes (C e D) do vison (*Neovison vison*) no Rio Tâmisia (Reino Unido) nos anos 1990, sem competidores (A e C), e nos anos 2000, na presença de lontras (*Lutra lutra*) e doninhas (*Mustela putorius*) (B e D). Adaptado de: Harrington et al. (2009).

Gatos ferais e seus danos à biodiversidade em ilhas. Populações ferais de gatos são aquelas formadas por gatos domésticos (*Felis catus*) soltos na natureza, tornando-se invasores. Grande parte das introduções de gatos em ilhas ocorreram no século XIX e início do XX, para o controle de roedores e lebres. Porém, por serem predadores oportunistas e generalistas, os gatos interagem com diversos grupos animais, como pequenos mamíferos, aves, répteis e invertebrados. A fauna em ilhas geralmente sofre maior impacto de novos predadores que espécies continentais, pois espécies insulares geralmente possuem menor interação com predadores de topo, como os gatos. Isso devido ao fato de

grandes predadores não habitarem ilhas, principalmente as pequenas ilhas. Além disso, normalmente espécies insulares apresentam tamanho populacional menor e muitas vezes são endêmicas. Tais fatores contribuem para uma maior suscetibilidade à extinção por gatos ferais. Considerando ilhas do planeta todo, em ao menos 120 delas foram encontrados registros de impactos por gatos ferais. Sendo que ao menos 175 táxons de vertebrados são ameaçados por gatos ferais. Destes, 33 espécies (22 aves, 9 mamíferos e 2 répteis) foram extintas de forma direta ou indireta por gatos em ilhas, segundo dados da Lista Vermelha da IUCN (2008). Além de outras 38 espécies classificadas como ‘criticamente ameaçadas’, dentre as 464 espécies da categoria.

Patógenos invasores e suas consequências para as redes tróficas. Atualmente, se observa uma alta mortalidade de anfíbios em diversos lugares do mundo, a qual se atribui à doença infecciosa chamada quitridiomycose, causada pelo fungo *Batrachochytrium dendrobatidis*. Esse fungo apresenta grande potencial invasor, sua origem provavelmente se deu na Ásia. Além disso, dispersou-se rapidamente para os cinco continentes, sendo capaz de utilizar diversas espécies de anfíbios como hospedeiras. A dispersão entre os continentes provavelmente ocorreu através do tráfico de anfíbios que estavam contaminados com o fungo. Em seu ambiente natural o fungo não apresenta ameaça para os anfíbios, pois nesses locais as espécies têm uma certa resistência, o que não ocorre em outros locais. Pesquisas globais mostram que a doença contribuiu para o declínio de 501 espécies de anfíbios, incluindo 90 extinções presumidas. O pico do declínio foi na década de 80 e apenas 12% das espécies mostraram sinais de recuperação, enquanto 39% continuam em declínio. Além disso, tal declínio populacional também afeta outras espécies. No município de El Copé no Panamá, a extinção de anfíbios pelo fungo afetou espécies de serpentes, pois muitas delas têm como fonte principal de alimento os anfíbios. Das 30 espécies de serpentes encontradas anteriormente no local, apenas 21 foram encontradas após o pico da infecção.

6. Por que conservar a biodiversidade?

No Brasil, são conhecidas cerca de 47 mil espécies de plantas, 117 mil espécies de animais, dos quais aproximadamente 108 mil são invertebrados e, aproximadamente 6 mil espécies de fungos. Além disso, 57% (~615) das espécies de anfíbios, e 37% (~286) das espécies de répteis são endêmicos do Brasil. Atualmente, 1.182 espécies animais são categorizadas como ameaçadas, principalmente mamíferos, aves e peixes (actinoptérgios). A principal ameaça, segundo Ministério do Meio Ambiente, é a perda de habitat gerada pela atividade agropecuária¹⁵.

O enfoque da preservação das espécies geralmente se concentra nos vertebrados. Comumente, quando pensamos em espécie ameaçada, pensamos em animais. Se olharmos a árvore da vida, os eucariotos representam uma pequena parte da árvore, sendo a grande maioria representada pelas bactérias. Certamente é mais difícil definir se uma espécie de bactéria está ameaçada ou não. Entretanto, algumas bactérias como as *Roseobacter*, habitam apenas regiões frias do globo. Nesse caso, mudanças climáticas podem impactar a abundância dessas espécies bacterianas. Infelizmente ainda sabemos pouco sobre a conservação de bactérias. Mesmo se a proporção de bactérias ameaçadas for muito menor que a de mamíferos, por exemplo, dada a sua elevada diversidade, muitas bactérias podem estar sendo extintas sem ao menos sabermos.

Tendo em vista o cenário de centenas de espécies ameaçadas, e considerando ainda que este valor é subestimado, voltamos à pergunta inicial. Por que conservar a biodiversidade? Podemos responder a essa pergunta da seguinte forma: “porque nós precisamos dos polinizadores para termos uma boa colheita”; ou ainda “porque toda a vida tem valor intrínseco e não cabe a nós a decisão de extinguir as espécies”; ou mesmo “porque toda espécie tem sua função na natureza, e se nós as extinguímos, ocorre a quebra do equilíbrio ecológico”. Podem existir várias respostas para essa pergunta. Algumas pessoas são mais inclina-

¹⁵ O livro das espécies ameaçadas pode ser acessado em: www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/comunicacao/publicacoes/publicacoes-diversas/livro_vermelho_2018_vol1.pdf.

das a responder de acordo com a primeira resposta, outras, de acordo com a terceira resposta, por exemplo. Seja como for, infelizmente, dificilmente a segunda resposta será argumento suficiente para convencer algumas pessoas, como os tomadores de decisão, de que proteger a biodiversidade é importante.

O argumento dos polinizadores apresenta uma versão de utilitarismo centrado em nossa espécie, via serviços ecossistêmicos fornecidos pela biodiversidade. O próprio Ministério do Meio Ambiente define que “A conservação dos ecossistemas naturais, flora, fauna e os microrganismos, garante a sustentabilidade dos recursos naturais e permite a manutenção de vários serviços essenciais ao bem-estar humano”. Nesse caso, é importante conservar as espécies porque elas nos geram benefícios diretos ou indiretos. Por exemplo, os oceanos são fontes de importantes fármacos. A citosina-arabinosídeo (ara-C) isolada da esponja *Cryptotethya crypta* foi muito utilizada para o tratamento de leucemia (atualmente a sua produção é sintética). A peçonha da jararaca-da-mata (*Bothrops jararaca*), originária da Mata Atlântica, serviu de base para a produção do fármaco captopril, muito utilizado para problemas cardiovasculares. O caroá *Neoglaziovia variegata* (uma bromélia), endêmico da Caatinga, apresenta princípios antibióticos e antioxidantes¹⁶.

Os Campos Sulinos também apresentam uma série de plantas com potencial farmacológico antibióticos¹⁷, muitas dessas são endêmicas do bioma. Além disso, geralmente se lembra que o meio ambiente intacto pode mitigar as ações humanas, como a redução da poluição, evitar a erosão do solo ou proteger nascentes dos rios, assim como a agricultura precisa manter os polinizadores para que suas colheitas sejam produtivas. Esses são apenas alguns exemplos de como a biodiversidade nos gera benefícios diretos ou indiretos, e que por esse motivo, a preservação da biodiversidade é muitas vezes defendida.

16 Disponível em: portais.univasf.edu.br/noticias/grupo-de-pesquisa-da-univasf-descreve-em-artigo-internacional-uma-nova-molecula-presente-em-planta-tipica-da-caatinga.

17 Disponível em: www.univates.br/noticia/16361-pesquisa-identifica-potencial-farmacologico-e-agroquimico-de-plantas.

Para além da maneira de “servidão da biodiversidade”, as espécies podem ser defendidas sob a óptica do valor intrínseco. Ou seja, as espécies possuem valor por si próprias, sem que nós tenhamos que atribuir algum valor a elas. Assumindo os preceitos da teoria evolutiva, como uma espécie aparentada em algum grau com as outras espécies existentes, que também utilizam esse planeta temporariamente como lar, então a ideia de um valor intrínseco da biodiversidade poderia fazer todo o sentido. O valor intrínseco e os valores antropogênicos não necessariamente são mutuamente excludentes. Uma floresta pode ser defendida seja pelo valor intrínseco de suas espécies, seja pelos serviços ecossistêmicos que presta. Além disso, pesquisas realizadas com o ensino médio e graduandos de biologia, demonstram que o componente antropogênico é comum quando se questiona qual a relevância de se preservar as espécies (Nascimento et al., 2015; Hora et al., 2015). Nesse caso, embora o argumento do valor intrínseco seja válido, por si só muitas vezes parece não ter muito efeito sobre a preservação da biodiversidade.

O argumento da quebra do equilíbrio ecológico pode nos levar a questionar por que então estamos extinguindo a biodiversidade? A perda da biodiversidade pode levar a problemas como a seca, poluição de corpos d’água que utilizamos como fonte de abastecimento e, como visto nesse capítulo mais detalhadamente, aumentar a circulação de vírus potencialmente danosos aos humanos. Por que então estamos destruindo quase tudo que vemos pela frente? Existem várias respostas para isso. Pode ser por pura ignorância, no sentido de não compreender que a perda de espécies possa nos afetar diretamente. Por exemplo, a introdução de espécies exóticas na Austrália atualmente é um problema sério, e de fácil entendimento. Entretanto, quando muitas das espécies foram introduzidas, não se tinha ideia do problema que iria causar.

Outra resposta pode ser que ainda não levamos um grande susto, como espécie, sobre o impacto da perda da biodiversidade. O aquecimento global é algo para daqui 50 anos, e a Amazônia ainda pode durar algumas décadas, alguns pensam. Isso dá a sensação de que o problema será só mais adiante, e que quando chegarmos lá, daremos um jeito de resolver. Mesmo quando já se conhece que o problema

existe, se alguns poucos indivíduos continuarem lucrando a curto prazo e/ou não sofram nenhuma represália sobre seus atos de forma efetiva, a degradação ambiental possivelmente seguirá. Tal fato ocorre em regiões da Amazônia e Cerrado, onde apenas cerca de 2% dos donos de terra são responsáveis por mais de 62% da área desmatada em ambos os biomas. Para esses 2%, queimar, desmatar e cultivar gado e/ou soja continua sendo muito rentável a curto prazo, mesmo destruindo grande boa parte de seus respectivos biomas.

Por fim, precisamos de uma ampla ciência de base que busque entender o funcionamento das múltiplas facetas da biodiversidade. Seja do ponto de vista ecológico e/ou evolutivo, para que a partir disso, consigamos compreender como a biodiversidade se inter-relaciona. Além de estratégias eficientes para combater a desinformação e o negacionismo. Com isso, podemos tomar melhores decisões sobre como gerir a biodiversidade, garantindo que nossas necessidades sejam supridas, mas mantendo a biodiversidade, que por bilhões de anos evolui e continua evoluindo neste planeta.

Agradecimentos

Gostaríamos de agradecer à Médica Veterinária Renata Karina Marconi Marcançoli pela substancial ajuda fornecida sobre a biologia e conservação dos corais. À Ingridi Camboim Franceschi pela ajuda na introdução e na indicação de bibliografias sobre a teoria de perda e fragmentação de habitat, bem como, sobre ecologia de rodovias. À Bruna Elenara Szynewski pela ajuda na introdução, orientações em genética e sugestões em urbanização. E ao Andreas Kindel pelo material fornecido sobre a conservação das espécies.

Referências bibliográficas

BADYAEV, Alexander V. et al. Evolution on a local scale: developmental, functional, and genetic bases of divergence in bill form and associated chan-

- ges in song structure between adjacent habitats. **Evolution: International Journal of Organic Evolution**, v. 62, n. 8, p. 1951-1964, 2008.
- BARLOW, Jos; PERES, Carlos A. Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 363, n. 1498, p. 1787-1794, 2008.
- BARNOSKY, Anthony D. et al. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived?. **Nature**, v. 471, n. 7336, p. 51-57, 2011.
- BELLO, Carolina et al. Defaunation affects carbon storage in tropical forests. **Science advances**, v. 1, n. 11, p. e1501105, 2015.
- BENINDE, Joscha et al. Cityscape genetics: structural vs. functional connectivity of an urban lizard population. **Molecular ecology**, v. 25, n. 20, p. 4984-5000, 2016.
- BLACKBURN, Tim M. et al. A proposed unified framework for biological invasions. **Trends in ecology & evolution**, v. 26, n. 7, p. 333-339, 2011.
- BRAJE, Todd J.; ERLANDSON, Jon M. Human acceleration of animal and plant extinctions: A Late Pleistocene, Holocene, and Anthropocene continuum. **Anthropocene**, v. 4, p. 14-23, 2013.
- CAMANA, Mateus et al. Assessing the legacy of land use trajectories on stream fish communities of southern Brazil. *Hydrobiologia*, p. 1-16, 2020.
- CAMPOS, Rita et al. Um livro sobre evolução. **CIBIO, Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos. Porto, Portugal**, 2013.
- CARLSON, Stephanie M.; CUNNINGHAM, Curry J.; WESTLEY, Peter AH. Evolutionary rescue in a changing world. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 29, n. 9, p. 521-530, 2014.
- CORREA, Sandra Bibiana et al. Evolutionary perspectives on seed consumption and dispersal by fishes. **Bioscience**, v. 57, n. 9, p. 748-756, 2007.
- CRAWFORD, Andrew J.; LIPS, Karen R.; BERMINGHAM, Eldredge. Epidemic disease decimates amphibian abundance, species diversity, and evolutionary history in the highlands of central Panama. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 107, n. 31, p. 13777-13782, 2010.
- DIRZO, Rodolfo et al. Defaunation in the Anthropocene. **Science**, v. 345, n. 6195, p. 401-406, 2014.
- ELLWANGER, Joel Henrique et al. Beyond diversity loss and climate change: Impacts of Amazon deforestation on infectious diseases and public health. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 92, n. 1, 2020.

- ESSER, Helen J. et al. Local host-tick coextinction in neotropical forest fragments. **International journal for parasitology**, v. 49, n. 3-4, p. 225-233, 2019.
- FAHRIG, Lenore. Ecological responses to habitat fragmentation per se. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 48, p. 1-23, 2017.
- FISHER, Matthew C.; GARNER, Trenton WJ. The relationship between the emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis*, the international trade in amphibians and introduced amphibian species. **Fungal Biology Reviews**, v. 21, n. 1, p. 2-9, 2007.
- GALETTI, Mauro et al. Big fish are the best: seed dispersal of *Bactris glaucescens* by the pacu fish (*Piaractus mesopotamicus*) in the Pantanal, Brazil. **Biotropica**, v. 40, n. 3, p. 386-389, 2008.
- GALETTI, Mauro et al. Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. **Science**, v. 340, n. 6136, p. 1086-1090, 2013.
- GIL, Diego; BRUMM, Henrik (Ed.). **Avian urban ecology**. Oxford University Press, 2014.
- GREENSPOON, Philip B.; SPENCER, Hamish G. The evolution of epigenetically mediated adaptive transgenerational plasticity in a subdivided population. **Evolution**, v. 72, n. 12, p. 2773-2780, 2018.
- HAGEN, Melanie et al. Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. In: **Advances in ecological research**. Academic Press, 2012. p. 89-210.
- HARRINGTON, Lauren A. et al. The impact of native competitors on an alien invasive: temporal niche shifts to avoid interspecific aggression. **Ecology**, v. 90, n. 5, p. 1207-1216, 2009.
- DA HORA, Neriane Nascimento et al. Biodiversidade e Conservação: um olhar sobre a formação dos licenciandos em Biologia. **Revista Brasileira de Educação Ambiental (RevBEA)**, v. 10, n. 1, p. 56-74, 2015.
- JOHNSON, Marc T.J; MUNSHI-SOUTH, Jason. Evolution of life in urban environments. **Science**, v. 358, n. 6363, 2017.
- LOCKWOOD, Julie L.; HOOPES, Martha F.; MARCHETTI, Michael P. **Invasion ecology**. John Wiley & Sons, 2013.
- LOEUILLE, Nicolas. Eco-evolutionary dynamics in a disturbed world: implications for the maintenance of ecological networks. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 8, 2019.

- MORAIS, Vidal et al. Predicting the non-linear collapse of plant–frugivore networks due to habitat loss. **Ecography**, v. 42, n. 10, p. 1765-1776, 2019.
- MCKINNEY, Michael L. Urbanization, Biodiversity, and Conservation The impacts of urbanization on native species are poorly studied, but educating a highly urbanized human population about these impacts can greatly improve species conservation in all ecosystems. **Bioscience**, v. 52, n. 10, p. 883-890, 2002.
- MEDINA, Félix M. et al. A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates. **Global Change Biology**, v. 17, n. 11, p. 3503-3510, 2011.
- MONNET, Anne-Christine et al. Historical legacies and ecological determinants of grass naturalizations worldwide. **Ecography**, v. 43, n. 9, p. 1373-1385, 2020.
- MORA, Camilo et al. How many species are there on Earth and in the ocean?. **PLoS Biol**, v. 9, n. 8, p. e1001127, 2011.
- MOREHOUSE, Erica A. et al. Multilocus sequence typing suggests the chytrid pathogen of amphibians is a recently emerged clone. **Molecular Ecology**, v. 12, n. 2, p. 395-403, 2003.
- MUNSHI-SOUTH, Jason; ZOLNIK, Christine P.; HARRIS, Stephen E. Population genomics of the Anthropocene: Urbanization is negatively associated with genome-wide variation in white-footed mouse populations. **Evolutionary applications**, v. 9, n. 4, p. 546-564, 2016.
- OGRZEWALSKA, Maria et al. Effect of forest fragmentation on tick infestations of birds and tick infection rates by *Rickettsia* in the Atlantic Forest of Brazil. **EcoHealth**, v. 8, n. 3, p. 320-331, 2011.
- PARTECKE, Jesko; GIL, D.; BRUMM, H. Mechanisms of phenotypic responses following colonization of urban areas: from plastic to genetic adaptation. **Avian urban ecology: Behavioural and physiological adaptations**, p. 131-142, 2014.
- PILLAR, Valério; VÉLEZ, Eduardo. Extinção dos Campos Sulinos em unidades de conservação: um fenômeno natural ou um problema ético?. **Natureza e Conservação**, v. 8, p. 84-86, 2010.
- PLOWRIGHT, Raina K. et al. Pathways to zoonotic spillover. **Nature Reviews Microbiology**, v. 15, n. 8, p. 502-510, 2017.

- RIVKIN, L. Ruth et al. A roadmap for urban evolutionary ecology. **Evolutionary Applications**, v. 12, n. 3, p. 384-398, 2019.
- RIYAH, Sepand et al. Combined epigenetic and intraspecific variation of the DRD4 and SERT genes influence novelty seeking behavior in great tit *Parus major*. **Epigenetics**, v. 10, n. 6, p. 516-525, 2015.
- ROACH, N. *Juscelinomys candango* (amended version of 2019 assessment). **The IUCN Red List of Threatened Species**, 2019. Disponível em: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T10946A160756258.en>. Página visitada em 15 de Julho de 2020.
- RYTWINSKI, Trina; FAHRIG, Lenore. The impacts of roads and traffic on terrestrial animal populations. **Handbook of road ecology**, p. 237-246, 2015.
- SCHEELE, Ben C. et al. Amphibian fungal panzootic causes catastrophic and ongoing loss of biodiversity. **Science**, v. 363, n. 6434, p. 1459-1463, 2019.
- SIMON, Marcelo F. et al. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 48, p. 20359-20364, 2009.
- VAN OPPEN, Madeleine JH; BLACKALL, Linda L. Coral microbiome dynamics, functions and design in a changing world. **Nature Reviews Microbiology**, v. 17, n. 9, p. 557-567, 2019.
- VIDAL, Mariana M et al. Predicting the non-linear collapse of plant–frugivore networks due to habitat loss. **Ecography**, v. 42, n. 10, p. 1765-1776, 2019.
- WALLER, Natalie L. et al. The Bramble Cay melomys *Melomys rubicola* (Rodentia: Muridae): a first mammalian extinction caused by human-induced climate change?. **Wildlife Research**, v. 44, n. 1, p. 9-21, 2017.
- WEINBAUER, Markus G.; RASSOULZADEGAN, Fereidoun. Extinction of microbes: evidence and potential consequences. **Endangered Species Research**, v. 3, n. 2, p. 205-215, 2007.
- YAUK, Carole L. et al. Induced minisatellite germline mutations in herring gulls (*Larus argentatus*) living near steel mills. **Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis**, v. 452, n. 2, p. 211-218, 2000.
- ZIPKIN, Elise F. et al. Tropical snake diversity collapses after widespread amphibian loss. **Science**, v. 367, n. 6479, p. 814-816, 2020.

SOBRE OS AUTORES E AUTORAS



Ana Laura de Wallau John

Bacharela e licenciada em Ciências Biológicas pela Universidade Federal de Santa Maria (UFSM), Mestre em Botânica pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Atualmente é professora do Ensino Básico no interior do Rio Grande do Sul e aluna de pós-graduação do Instituto Federal Farroupilha (IFFar), onde realiza especialização em Ensino de Ciências.

Bárbara Letícia Botura Schünemann

Doutoranda no Programa de Pós Graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, trabalha com taxonomia e evolução de fungos coprinoides (Psathyrellaceae, Basidiomycota) ocorrentes no Brasil. Mestre em Botânica também pela UFRGS, licenciada em Ciências Biológicas pela Universidade Federal de Santa Maria - Campus Palmeira das Missões. Durante a graduação atuou como bolsista do Programa de Bolsas de Iniciação à Docência (PIBID), atualmente faz divulgação científica de fungos e participa do Curso de Biologia Evolutiva da UFRGS desde 2019.

Carolina Prauchner Silva

Doutoranda no Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), tendo como foco de estudo aspectos ecológicos e macroevolutivos da interação entre insetos galhadores e suas plantas hospedeiras. Mestre em ecologia pelo mesmo programa. Bacharela em Ciências Biológicas pela UFRGS, com período sanduíche na University of Aberdeen, Reino Unido, como bolsista do CNPq no programa Ciência sem Fronteiras. Graduanda de Licenciatura em Ciências Biológicas pela UFRGS e professora voluntária de biologia no Projeto Educacional Alternativa Cidadã (PEAC/UFRGS).

Erikcsen Augusto Raimundi

Pós-doutor em Zoologia (2019) pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul, doutor em Biologia Animal (2014) pela Universidade Federal do Espírito Santo, mestre em Ciências Ambientais (2010) e licenciado em Ciências Biológicas (2008) pela Universidade Comunitária da Região de Chapecó, Santa Catarina. É especialista em sistemática e taxonomia de insetos aquáticos, com ênfase em Ephemeroptera e colaborador no site Ephemeroptera da América do Sul. É docente efetivo no Instituto Federal Farroupilha, campus Alegrete

Fernando Bueno Ferreira Fonseca de Fraga

Licenciado e Bacharel em Ciências Biológicas pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Técnico em Biotecnologia (UFRGS) e Mestre em Biociências pela Universidade Federal de Ciências da Saúde de Porto Alegre (UFCSPA). Atuou como técnico em Biologia na Faculdade de Agronomia da UFRGS e, atualmente, ocupa o cargo de docente do Ensino Básico Técnico e Tecnológico no Instituto Federal de Santa Catarina (IFSC). É fascinado pela diversidade microbiana e como ela influencia toda a vida na Terra. Desde 2008 desenvolve pesquisas e atividades nos campos de Microbiologia e Divulgação das Ciências.

Gilberto Cavalheiro Vieira

Graduado em Ciências Biológicas - ênfase em licenciatura (2012), Mestre (2015) e Doutor (2019) em Genética e Biologia Molecular pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Desenvolve estudos nas áreas de Evolução, Genética e Biologia Molecular de invertebrados (*Drosophila*), com ênfase em Epigenética. Experiência em técnicas de análise de padrões de metilação por MSRE (Methylation-Sensitive Restriction Enzymes), conversão bissulfito, além de análises moleculares de transcritos por RT-PCR e qPCR. No campo da bioinformática, conduz estudos utilizando modelagem molecular computacional, simulação de dinâmica molecular (GROMACS) e docagem molecular.

Giovanna Giudicelli

Bacharel em Ciências Biológicas pelo Centro Universitário UNA, Mestre e Doutora em Genética e Biologia Molecular pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). É pesquisadora colaboradora nos Departamento de Genética e Botânica da UFRGS. Possui experiência em técnicas moleculares e pipelines de bioinformática relacionadas às análises ômicas, atuando principalmente em abordagens evolutivas populacionais e filogeográficas.

Karina B. do Amaral

Doutora e Mestre em Biologia Animal pelo Programa de Pós Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Licenciada e Bacharel em Ciências Biológicas pela UFRGS. Posuo experiência em coleta de dados de aves marinhas e cetáceos, bem como seu mapeamento e análises espaciais e ambientais, análises de dados genéticos/genômicos e biogeografia marinha. Além disso, posuo uma breve experiência como professora de Ciências da rede pública e privada.

Kim Ribeiro Barão

Doutor (2015) e mestre (2011) em Biologia Animal pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul e bacharel em Ciências Biológicas (2009) pela Pontifícia Universidade Católica. Professor de Zoologia e outras disciplinas no Curso de Licenciatura em Ciências Biológicas na Universidade Federal de Alagoas em Penedo.

Leonardo Augusto Luvison Araújo

Pesquisador de pós-doutorado na Faculdade de Educação da Universidade de São Paulo (USP), vinculado ao projeto temático BIOTA/FAPESP-Educação. Possui graduação em Ciências Biológicas pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), mestrado em Genética e Biologia Molecular pela UFRGS e doutorado em Educação pela mesma Universidade. Foi professor de Biologia e Ciências no Colégio de Aplicação da UFRGS e professor de Biologia no Estado do Rio Grande do Sul. Atua principalmente nos seguintes temas: en-

sino de evolução, história e filosofia da biologia, história e filosofia da ciência aplicada ao ensino de biologia. Agradeço o apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, processos 2016/05843-4 e 2020/07961-0).

Maico Stochero Fiedler

Biólogo pela Universidade Federal de Santa Maria (UFSM) campus Palmeira das Missões. Mestre em Ecologia pelo Programa de Pós-Graduação em Ecologia pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Doutorando em Ecologia pelo mesmo Programa. Atualmente estuda aspectos macroevolutivos de formigas.

Marcos W. de Oliveira Pereira

Bacharel em Ciências Biológicas pela UFRGS (2014) e Mestre em Zoologia pela PUCRS (2017). Tem experiência na área de Zoologia de Invertebrados, onde atuou como monitor em cadeiras de graduação e realizou pesquisa com fauna praias do cone sul. Atualmente, seu cerne de pesquisa está inserido na subárea de Protistologia: ecologia e evolução de ciliados peritríquios epibiontes em invertebrados e plantas de ecossistemas aquáticos, com ênfase no hemisfério sul.

Maria João Ramos Pereira

Doutorado na Universidade de Lisboa (2011). Professora Assistente do Departamento de Zoologia, UFRGS. Membro do PPGBAN e a PPGEcologia, UFRGS. Colaboradora do CESAM e a Unidade de Vida Selvagem, UA. Coordenadora do BiMaLab. Na sua pesquisa, Maria João integra estudos em ecologia, filogeografia e genética de populações, ecologia de agentes infecciosos e modelagem ecológica, para entender padrões ecológicos e evolutivos da diversidade de vertebrados. Em 2019, foi eleita vice-presidente da Sociedade Brasileira para o Estudo de Quirópteros - SBEQ.

Mariane Paludette Dorneles

Licenciada em Ciências Biológicas pela Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões (URI), Especialista em Educa-

ção Ambiental e Mestre em Agrobiologia pela Universidade Federal de Santa Maria (UFSM). Doutora em Botânica pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Possui experiência com Ciências nos anos finais do ensino fundamental, Biologia no ensino médio e no ensino superior nos cursos de Ciências Biológicas, Pedagogia e Engenharia Ambiental.

Melissa Palacio Pulgarín

Estudante de doutorado em Botânica na Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Mestre pelo Programa de Pósgraduação em Biologia de Fungos, Algas e Plantas na Universidade Federal de Santa Catarina. Possui graduação em Biología na Facultad de Ciencias Exactas y Naturales- Universidad de Antioquia (2013), Colômbia. Membro do Laboratório de Micologia da UFRGS, tem experiência na área de Micologia, em sistemática com ênfase em taxonomia e filogenia do grupo Polyporus.

Nicolas do Carmo Regio

Graduando de Licenciatura em Ciências Biológicas pela UFRGS, Nicolas é Bolsista de Iniciação Científica no Laboratório de Micologia da mesma universidade (Micolab - UFRGS). Atualmente, trabalha com a funga do Cerrado e o ensino de fungos. É coautor do Instagram de divulgação científica DivulgaFunga.

Piter Kehoma Boll

Doutor em Biologia (2019), mestre em Biologia (2015) e bacharel em Ciências Biológicas (2012) pela Universidade do Vale do Rio dos Sinos (Unisinos). Desenvolve pesquisa em taxonomia, ecologia e comportamento animal com ênfase em planárias terrestres neotropicais. Também atua como tradutor e revisor de textos acadêmicos (português e inglês). É escritor nos blogs de divulgação científica Earthling Nature (em inglês) e Natureza Terráquea (em português).

Pedro Peixoto Nitschke

Mestre pelo Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), tendo como foco de estudo a relação de fatores antrópicos na diversidade de peixes na Amazônia brasileira. Licenciado em Ciências Biológicas pela mesma universidade. Atua como professor na rede privada de ensino e professor voluntário de biologia no Projeto Educacional Alternativa Cidadã (PEAC/UFRGS).

Ronaldo Antonio Paesi

Graduado em Ciências Biológicas (licenciatura e bacharelado) pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul (2014). Mestre em Biologia Animal pela mesma Universidade. Atuou como professor de Biologia no Estado do Rio Grande do Sul. Atualmente é professor no Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Rio Grande do Sul - Campus Feliz. Possui interesse e desenvolve pesquisas relacionadas com Evolução Biológica e Ensino de Evolução.

Rúbia Marília de Medeiros

Doutora em Genética e Biologia Molecular pelo PPGBM-UFRGS/RS (2016), possui mestrado pelo mesmo programa (2012). Graduiu-se em Ciências Biológicas pela UFRGS/RS (Bacharelado-2010 e Licenciatura-2019), possui experiência na área de genética com ênfase em imunologia e virologia. Atuou por mais de dez anos em projetos na área de saúde pública em parcerias com a Secretaria Estadual da Saúde de Rio Grande do Sul e o Grupo Hospitalar Nossa Senhora da Conceição.

Tomaz Panceri Melo

Bacharel em Ciências Biológicas pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Mestre e Doutor pelo Programa de Pós-Graduação em Geociências - UFRGS. Atua na pesquisa sobre tetrápodes fósseis (principalmente) do Triássico brasileiro, com foco no grupo dos antecessores dos mamíferos, os cinodontes não-mamalianos. Tem experiência nas áreas de taxonomia, bioestratigrafia e evolução das dentições.

Thamara Santos de Almeida

Mestranda pelo Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal (UFRGS), tendo como foco de pesquisa os efeitos antrópicos sobre a distribuição potencial ao longo do tempo com espécies de tuco-tucos ameaçadas de extinção, além da comparação de métodos de estimativa de densidade populacional. Bacharel em Ciências Biológicas (ULBRA) onde durante a graduação o seu foco de estudo foi na área de Biogeografia e Evolução Morfológica. É palestrante e organizadora do projeto de extensão Curso de Biologia Evolutiva da UFRGS. Tem interesse pela popularização da ciência promovendo ações nesse sentido no Projeto tuco-tuco. Promove ações por mais diversidade na ciência na ONG internacional 500 Women Scientists. Além disso, tem experiência com educação ambiental em espaços não-formais na rede privada e em ONGs internacionais.

Voltaire Dutra Paes Neto

Doutor em Geociências pelo Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (2020), instituição onde me formei como Bacharel em Ciências Biológicas. Tenho atuado como pesquisador, professor, divulgador e ilustrador científico. Tenho bastante interesse na icnologia, na paleobiologia de vertebrados e no ensino de paleontologia e evolução.

AGRADECIMENTOS

A concretização deste livro só foi possível devido ao apoio, a colaboração e a confiança de diversas pessoas que contribuíram ao longo de todo o seu processo de maturação. Nosso especial agradecimento a cada um que colaborou com este projeto via financiamento virtual. Também agradecemos aos participantes do Curso de Biologia Evolutiva na UFRGS, que desde 2014 nos brindam com a audiência e com a troca de ideias e saberes. Sem o apoio de cada um de vocês nada disso seria possível.

Dessa maneira, fazemos questão de deixar aqui nosso especial agradecimento para as seguintes pessoas:

Adalto Panda	Bruna Farias de Santana
Alexandre Augusto Carvalho	Bruna Izadora da costa
Alexandre Bonfim P. da Silva	Bruna Zanatta Moraes
Alexandre de Jesus R. Malta	Bruno de Lima Araújo
Alexandre Vieira	Caio Carvalho Novais de Moraes
Amanda Hecktheuer	Caio Cerqueira
Ana Beatriz Tittoni da Silveira	Camila Lopes Lira
Ana Emilia Quezado de Figueiredo	Carolina Diegues
Ana Paula Kersck Souza	Cátia Viviane Gonçalves
Ana Paula Moraes Goetz	César L. Schultz
Andréa Mittelman	Cintia Müller Leal
Andreia Rodrigues Sousa	Cristiane Bahi dos Santos
Augusto Bello Zorzi	Cristiano Feldens Schwertner
Bianca Laís Zimmermann	Cristina Matzenbacher

Dagmar L. Cavalheiro	Grace B. Alves
Daniel Angelo Sganzerla Graichen	Gustavo Costa Daniel
Daniela Bonzanini Lima	Gustavo Franzolin
Daniele Gervazoni Viana	Heitor Francischini
Danillo Cristian F. dos Santos	Helena Ribeiro Souza
Deny Vanessa Bonilla Soto	Henrique Cereja
Diego Hepp	Ilana Rossi Hack
Dimitri Reynier Dib Ferreira	Ingrid de Souza Nunes
Eduardo Almeida	Ionara Ramos de Souza
Edvaldo Lima Coimbra	Isabella Smith Sander
Enrico Gabriel Pinheiro	Ismael Verrastro Brack
Erika Sant' Anna Petzhold	Jeferson Jacob Arenzon
Fabio Alves	Jeff Ramos
Fábio Alves Rodrigues	Jeonice W. Techio
Fabício da Costa Caxias	Jéssica Boelter
Felipe Garcia	Joana D'Arc Souza
Fernanda Pacheco Fernandes	Joseane Salau Ferraz
Fernanda Ribeiro	Josefa Elizangela Miguel da Silva
Fernanda Rodrigues de Avila	Josiane Alves da Silva e Silva
Fernando Erthal	Josmael Corso
Fernando Junges	Júlia Fialho
Fernando M. Castilho	Juliana dos Santos Carvalho
Gabriel Ortiz de Fraga	Juliano Ferrer dos Santos
Giancarlo O. da Silveira Cassol	Karina R. Lorenzatto
Giovana Dantas	Kelly Borsatto
Giovanna Giudicelli	Kim Ribeiro Barão



Kleitton C. Teixeira	Paula Bernardes
Kristoferson da Rosa Barboza	Paula Castelaci
Larissa de Carvalho Zanatta	Paula Garcia Meirelles Grassi
Larissa Lunardi	Paulinha Gorla
Leticia Santos	Paulo Alves de Souza
Lorena de Sousa Carvalho	Pedro A. Couto Tolipan de Oliveira
Luciani Figueiredo Santin	Pedro Peixoto Nitschke
Luís Gustavo da Conceição Galego	Pedro Santana Fischer
Luis Janssen Maia	Quenie CJ
Luma Mulinari Fernandes	Rafael Valdez
Marcelo Nunes Mestriner	Rafaela Beatris Groderes
Marcelo Silva Andrade	Rafaella Migliavacca Marchioretto
Marcia Koch Rodrigues	Raquel Calloni
Marcos Emerson P. Junqueira	Regiane Saturnino Ferreira
Maria Alejandra Gómez Pivel	Renata Cardoso Vieira
Marilena Botura Schünemann	Roberta Maria Santiago de Oliveira
Marilia Wortmann Marques	Roberto Luís Rezende
Marina Bento Soares	Rodolfo Ribas
Marwin Soares Damaceno	Rodrigo Castilho Freitas
Mauricio Martins	Rosa Mara B. da Silveira
Michelle Abadie de Vasconcellos	Sabrina de Azevedo Reschke
Michelle Santos da Silveira	Sabrina Tomazelli Scariot
Michely Correia Diniz	Sofia P. Scmazzon
Morgana Flores Bobsin	Susana E. Breitenbach
Nadja Gomes Machado	Taiane Schwantz de Moraes
Oscar de Souza Santos	Taluany Nascimento

Tâmera Nunes Vieira Almeida

Tamira Rempel

Tamires Nunes Zardin

Tássia Lopes dos Santos

Tatiane Bertuzzi

Thayne Woycinck Kowalski

Thays Saldanha Bueno

Valéria Juliete da Silva

Vanderlei Júlio Debastiani

Victor Cavalcante

Viviane de Oliveira Garcia

Viviane Zulian

Vladimir Távora

Wesley Jônata

William Vilas Boas Nunes

Wolney Heleno de Matos

Estamos diante de uma obra que reflete a maturidade de uma coletividade de estudantes de pós-graduação da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, das mais diversas áreas das ciências biológicas, que no ano de 2014 ousou tocar em frente o projeto “Curso de Biologia Evolutiva na UFRGS”, voltado desde a sua concepção à formação continuada de professores de educação básica e biólogos. Depois de várias e bem sucedidas edições do curso, contabilizando centenas de participantes, e um primeiro livro publicado - *Evolução Biológica: da pesquisa ao ensino* -, chegamos ao ano de 2021 com aqueles estudantes de 2014 agora transformados em competentes mestres e doutores. É bastante emblemático que esta nova obra, intitulada “Ensino de Biologia: uma perspectiva evolutiva”, tenha sido gestada em 2020, marcado na história da Terra como o ano em que a humanidade foi tomada de refém pelo vírus SARS-CoV-2. Nunca se falou tanto em Ciência e, paradoxalmente, nunca a Ciência foi tão vilipendiada pelas correntes negacionistas e pseudocientíficas que se multiplicam nas mídias sociais. Não há modo mais eficaz de combater esse obscurantismo do que uma educação de qualidade. Qualificar professores e fomentar o ensino de ciências e biologia nas nossas escolas é urgente! A visão da Biologia integrada, sob o paradigma da Evolução Biológica, fornece subsídios para entendermos porque vacinas funcionam, porque o aquecimento global pode ser irreversível para a vida na Terra e porque a biodiversidade que conhecemos não se sustentaria em uma Terra plana, só para citar alguns temas negacionistas em voga. Mergulhar nas páginas deste livro, que já considero obra de referência para o ensino da Biologia por promover a Evolução como seu eixo integrador, ampliando e clarificando com propriedade as discussões evolutivas através de abordagens tão plurais, é um ato de ressignificação, resistência e fortalecimento coletivo. Viva a Ciência, viva a Educação, viva a Evolução Biológica! E boa leitura!

Marina Bento Soares

*Professora do Departamento de Geologia e
Paleontologia do Museu Nacional (UFRJ)*