

Claudia A. M. Russo  
Leandro O. Salles  
Paulo Brito

**Volume** | 2  
3ª edição

## Diversidade dos Seres Vivos







Fundação

**CECIERJ**

Consórcio **cederj**

Centro de Educação Superior a Distância do Estado do Rio de Janeiro

## Diversidade dos Seres Vivos

Volume 2 - Módulo 2  
3ª edição

Claudia A. M. Russo  
Leandro O. Salles  
Paulo Brito



**GOVERNO DO  
Rio de Janeiro**

**SECRETARIA DE  
CIÊNCIA E TECNOLOGIA**

Ministério  
da Educação



Apoio:



**FAPERJ**  
Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo  
à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro

# Fundação Cecierj / Consórcio Cederj

Rua Visconde de Niterói, 1364 - Mangueira – Rio de Janeiro, RJ - CEP 20943-001

Tel.: (21) 2299-4565 Fax: (21) 2568-0725

## Presidente

Carlos Eduardo Bielschowsky

## Vice-Presidente de Educação Superior a Distância

Celso José da Costa

## Diretor de Material Didático

Carlos Eduardo Bielschowsky

## Coordenação do Curso de Biologia

UENF - Ana Beatriz Garcia

UFRJ - Masako Oya Masuda

UERJ - Cibele Schwanke

## Material Didático

### ELABORAÇÃO DE CONTEÚDO

Claudia A. M. Russo

Leandro O. Salles

Paulo Brito

### EDITORIAL

Tereza Queiroz

### COORDENAÇÃO EDITORIAL

Jane Castellani

### COORDENAÇÃO DE DESENVOLVIMENTO INSTRUCIONAL

Cristine Costa Barreto

### COORDENAÇÃO DE LINGUAGEM

Maria Angélica Alves

### DESENVOLVIMENTO INSTRUCIONAL

#### E REVISÃO

Alexandre Rodrigues Alves

Nilce Rangel Del Rio

#### REVISÃO TÉCNICA

Marta Abdala

#### REVISÃO TIPOGRÁFICA

Jane Castellani

Sandra Valéria F. de Oliveira

#### COORDENAÇÃO GRÁFICA

Jorge Moura

#### PROGRAMAÇÃO VISUAL

Bruno Gomes

Reinaldo Lee

Ronaldo d'Aguiar Silva

### ILUSTRAÇÃO

Bruno Gomes

Reinaldo Lee

### CAPA

Reinaldo Lee

### PRODUÇÃO GRÁFICA

Andréa Dias Fiães

Fábio Rapello Alencar

Copyright © 2005, Fundação Cecierj / Consórcio Cederj

Nenhuma parte deste material poderá ser reproduzida, transmitida e gravada, por qualquer meio eletrônico, mecânico, por fotocópia e outros, sem a prévia autorização, por escrito, da Fundação.

R969d

Russo, Claudia A. M.

Diversidade dos seres vivos v. 2 / Cláudia A. M. Russo. 3ª ed.

Rio de Janeiro: Fundação CECIERJ, 2007.

127p.; 19 x 26,5 cm.

ISBN 85-89200-59-0

1. Microorganismos. 2. Evolução. 3. Seleção natural. I. Salles, Leandro O. II. Brito, Paulo. III. Título.

CDD: 333.95

2007/1

Referências Bibliográficas e catalogação na fonte, de acordo com as normas da ABNT.



# Governo do Estado do Rio de Janeiro

**Governador**  
Sérgio Cabral Filho

**Secretário de Estado de Ciência, Tecnologia e Inovação**  
Alexandre Cardoso

## Universidades Consorciadas

**UENF - UNIVERSIDADE ESTADUAL DO  
NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO**  
Reitor: Raimundo Braz Filho

**UERJ - UNIVERSIDADE DO ESTADO DO  
RIO DE JANEIRO**  
Reitor: Nival Nunes de Almeida

**UFF - UNIVERSIDADE FEDERAL FLUMINENSE**  
Reitor: Cícero Mauro Fialho Rodrigues

**UFRJ - UNIVERSIDADE FEDERAL DO  
RIO DE JANEIRO**  
Reitor: Aloísio Teixeira

**UFRRJ - UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL  
DO RIO DE JANEIRO**  
Reitor: Ricardo Motta Miranda

**UNIRIO - UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO  
DO RIO DE JANEIRO**  
Reitora: Malvina Tania Tuttman



### SUMÁRIO

<b>Aula 13</b> – Protistas	<b>7</b>
<b>Aula 14</b> – Tempo geológico e fósseis	<b>21</b>
<b>Aula 15</b> – Metazoários e desenvolvimento	<b>37</b>
<b>Aula 16</b> – Origem do sexo	<b>49</b>
<b>Aula 17</b> – Filogenia e biogeografia	<b>61</b>
<b>Aula 18</b> – Tempo, espaço e forma	<b>77</b>
<b>Aula 19</b> – A invasão do ambiente terrestre	<b>89</b>
<b>Aula 20</b> – A diversificação das plantas	<b>99</b>
<b>Aula 21</b> – Invertebrados	<b>107</b>
<b>Aula 22</b> – Introdução aos vertebrados	<b>119</b>



# objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Familiarizar-se com a diversidade dos eucariontes.
- Recordar os grandes grupos de protistas.

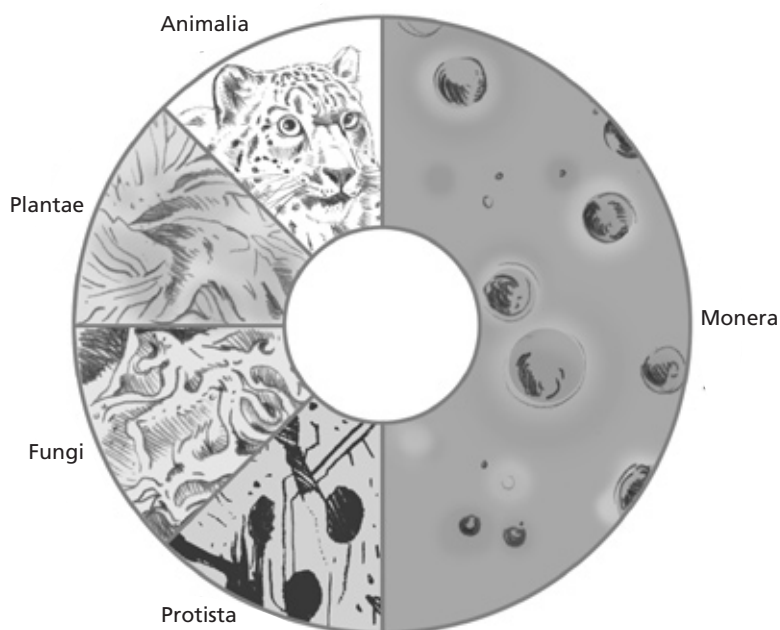
## **Pré-requisitos**

Noções básicas de ecologia e  
Aulas 9, 10, 11 e 12.

## EUCARIONTES

Rituais complexos de acasalamento, diferentes formas de comunicação, estratégias de sobrevivência das mais inusitadas estão entre as maravilhas da vida eucariótica que nos faz suspirar nos programas televisivos sobre a natureza. Essa complexidade do domínio Eukarya, no entanto, só se tornou possível com o advento das estruturas e dos processos descritos na última aula. Nesta, iremos abordar um pouco a diversidade dos eucariontes unicelulares, ou seja, os protistas (**Figura 13.1**).

É importante que fique claro para você que uma parte dos termos usados nesta aula de protistas não são mais usados em literatura científica, mas apenas em livros didáticos. O termo protozoário, que iremos ver como um grupo dos protistas, é um exemplo. Mesmo o termo protistas, em alguns circuitos não é mais utilizado. Nestes casos, os grupos são divididos em seus subgrupos e não são referidos como grupos. Entretanto, como o curso de diversidade dos seres vivos é um curso introdutório à diversidade resolvemos adotar essa terminologia usada nos livros didáticos, com intuito de facilitarmos sua compreensão sobre a diversidade desse complexo grupo. Ao longo desta aula você deve descobrir o porquê do desuso desses termos. Escreva um trabalho discorrendo sobre sua opinião a respeito dessa diferença entre a linguagem didática e a linguagem científica e sobre o que você fará quando for um professor de biologia. Envie seu trabalho para [biodiversidade@biologia.ufrj.br](mailto:biodiversidade@biologia.ufrj.br).



**Figura 13.1:** Classificação em cinco reinos.

Já vimos que os procariontes são um sucesso evolutivo dentre os organismos vivos com suas diferentes formas de obtenção de energia, eles conseguem habitar os mais inóspitos ambientes no planeta. No entanto, o número de quatro mil espécies de procariontes descritas hoje em dia fica pequeno se compararmos com duas milhões de espécies de eucariontes já descritas pelos sistematas.

Obviamente, esses números também refletem um viés na direção dos organismos mais visíveis a nossos olhos. Isso quer dizer que nós temos uma tendência de perceber melhor as diferenças nos organismos mais parecidos com nós mesmos. Ou seja, podemos ter uma idéia deturpada do número real de espécies dos dois grupos. De qualquer maneira, a diversidade de formas e organizações de corpo entre os eucariontes é impressionante. Dentre essas duas milhões de espécies existem grupos tão diversos como:

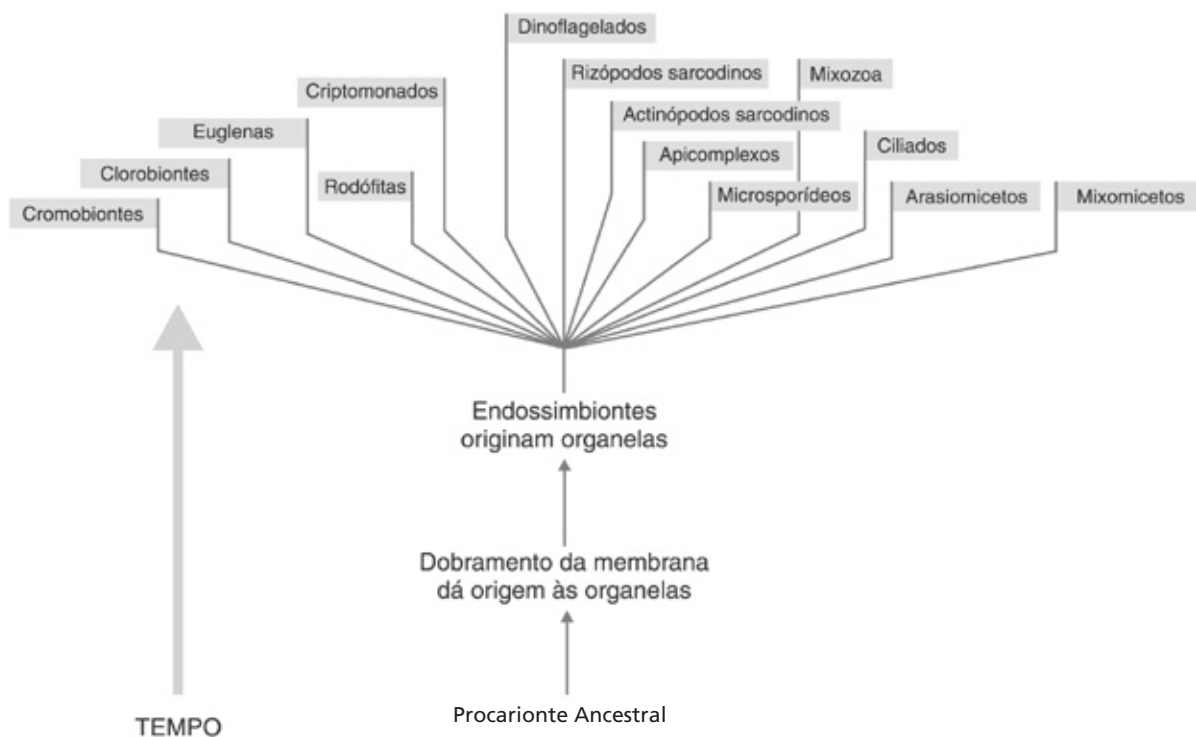
- Os protistas (100.000 espécies), organismos unicelulares, solitários ou coloniais, de vida livre ou parasitas, que se movimentam por meio de flagelos, cílios, pseudópodos etc.
- Os fungos (120.000 espécies), organismos multicelulares, em sua maioria.
- As plantas (280.000 espécies), organismos multicelulares, fotossintéticos, terrestres, marinhos ou de água doce.
- Os animais (2.000.000 espécies), organismos multicelulares, estruturalmente complexos e com uma diversidade impressionante. Esponjas, insetos, peixes e mamíferos fazem parte desse grupo extremamente diverso.

Os eucariontes provavelmente se originaram de um ancestral procarionte (que também deu origem às arqueas), por volta de 1,6 a 2,1 bilhões de anos. Os primeiros fósseis de eucariontes encontrados por paleontólogos são fósseis de protistas. Esses primeiros eucariontes com registro fóssil datam de pouco mais de um bilhão de anos.

Hoje em dia, podemos distinguir cerca de 60 linhagens de eucariontes com base em sua organização celular. Uma dessas linhagens, os opistocontes, inclui espécies de animais e fungos. Outra linhagem, Viridiaeplantae, é formada pelas algas verdes e as plantas terrestres.



No entanto, a maior parte dessas linhagens de eucariontes é classificada tradicionalmente num grupo chamado de protistas, (Figura 13.2). Os três reinos de eucariontes multicelulares (plantas, animais e fungos) evoluíram de diferentes linhagens de protistas.



**Figura 13.2:** Filogenia das linhagens de protistas.

## DIVERSIDADE DE PROTISTAS

Este reino é o que chamamos, em sistemática, de "lata de lixo". A razão é que este grupo é definido em grande parte por exclusões. A definição mais precisa de um protista é: todos os eucariontes que não são plantas, não são animais e não são fungos. O que sobra é um grande número de linhagens colocadas nesse reino protista. Isso acontece porque os reinos eucarióticos multicelulares se originaram a partir de ancestrais protistas. Assim, a dificuldade surge em onde traçar a linha divisória entre esses organismos unicelulares e os multicelulares. Podemos visualizar melhor esse problema quando tentamos determinar aspectos que poderiam caracterizar esse diverso grupo.

*Por exemplo, em termos de ambiente.* Os protistas podem ser aquáticos ou terrestres. A maior parte dos protistas é aquática, marinha ou de água doce. Algumas espécies habitam ainda fluidos no corpo de outros organismos, no solo ou no caule de algumas plantas em decomposição.

*Em termos de metabolismo.* Os protistas são altamente diversos em modos de metabolismo. Em termos de diversidade, eles só perdem para as bactérias. Alguns são autotróficos, outros são heterotróficos de absorção e outros ainda heterotróficos de ingestão.

*Em termos de modo de vida.* Alguns protistas são de vida livre, ou seja, conseguem sobreviver no ambiente independentemente. Outras espécies têm necessidade de habitar corpos de outros organismos e são chamadas de parasitas.

*Em termos de número de células.* Os protistas são geralmente conhecidos como membros do único Reino eucariótico unicelular. Mas a maior parte dos livros especializados inclui os protistas coloniais, como os coanoflagelados, dentro do Reino Protista. Outros autores restringem o termo protistas a eucariontes unicelulares. Neste curso, consideraremos os protistas coloniais como protistas, de acordo com as características que iremos definir na próxima aula.

*Em termos de mobilidade.* Um único filo de protistas é formado por espécies sem qualquer mobilidade. Dentre os outros filos, algumas espécies se movem da forma amebóide, outras pelos cílios, e outras por flagelos.

*Em termos de organelas.* Alguns protistas apresentam mitocôndrias em seu citoplasma. Outros protistas possuem cloroplastos e têm capacidade de fazer fotossíntese. Os demais protistas não possuem qualquer organela em seu citoplasma.

*Em termos de reprodução.* Embora a maior parte dos protistas possa se reproduzir sexuada e assexuadamente, alguns grupos são exclusivamente assexuados. O modo de reprodução assexuada varia bastante dentro do Reino (fissão binária, brotamento – a célula-filha se forma na superfície da célula-mãe – e esporos). Alguns protistas fazem a alternância de gerações, com gerações sexuadas se alternando a assexuadas.

## GRANDES GRUPOS DE PROTISTAS

Devido à diversidade mencionada acima, alguns autores especializados em evolução de protistas sugerem que esse Reino deva ser dividido em vários reinos (alguns indicam que mais de 10 reinos devam ser descritos para os protistas!) No entanto, como raramente esses autores conseguem chegar a um entendimento, para esta aula decidimos seguir a maior parte dos livros-texto na área de Biologia, que dividem o Reino protista em três grupos distintos: as algas, os protozoários e os protistas do tipo fungos.

Por exemplo, os protistas parecidos com plantas são denominados "algas". As algas, como as plantas, possuem capacidade de fazer fotossíntese, uma das características que definem o Reino Plantae. Portanto, onde se iniciam as plantas e onde terminam os protistas?

Os protistas parecidos com animais são chamados de protozoários. Por exemplo, um dos protistas mais famosos é o causador da malária, *Plasmodium falciparum*, um protozoário. Alguns protozoários possuem similaridades marcantes com membros do Reino Animalia. Como veremos a seguir, as células dos protozoários coanoflagelados são bem parecidas com células flageladas de poríferos.

### CICLO DE VIDA DE *PLASMODIUM*

A malária ainda é um problema grave no Norte do Brasil e em alguns países africanos. Na realidade, a malária é uma das doenças mais sérias em todo o mundo, em termos do número de pessoas doentes. Somente as fêmeas do mosquito *Anopheles* transmitem o protozoário *Plasmodium* para humanos (Figura 13.3). O protozoário *Plasmodium* entra no sistema circulatório humano quando um *Anopheles* infectado pica a pele em busca de sangue. As células do parasita seguem para o fígado e para o sistema linfático, mudam de forma, multiplicam-se e entram de novo na corrente sangüínea "atacando" as hemácias do indivíduo picado. Os atacantes se multiplicam nas hemácias e, em poucos dias, a célula se rompe, liberando na corrente sangüínea mais *Plasmodium* que irá infectar outras hemácias e assim por diante (Figura 13.4). Se um novo mosquito *Anopheles*, não infectado, picar esse indivíduo com malária, o *Plasmodium* na corrente

sangüínea do indivíduo irá contaminar o mosquito, que passará a ser um transmissor.

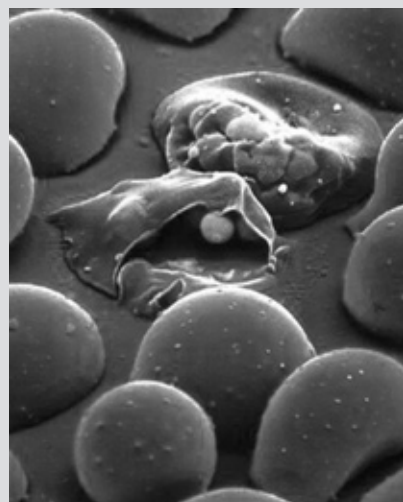


Figura 13.3: *Plasmodium falciparum*.

Outros protistas são parecidos com os membros do Reino Fungi e são chamados protistas tipo-fungos. Nesta aula iremos estudar a diversidade destes três grupos de protistas.

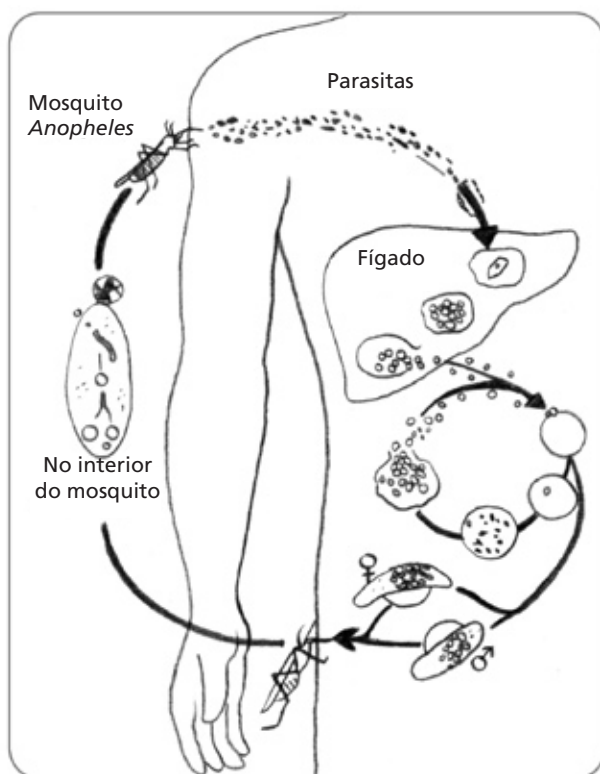


Figura 13.4: Ciclo de vida do *Plasmodium falciparum*.

## Algas

As algas são organismos que possuem o pigmento verde clorofila (pigmentos carotenóides vermelho e laranja também são encontrados nesses organismos). As algas podem ser divididas em grandes grupos, como as diatomáceas, os dinoflagelados e as euglenas.

As diatomáceas (Filo Bacillariophyta) são organismos unicelulares, mas algumas espécies podem formar colônias. Suas células são formadas por duas placas que se encaixam com sobreposição, da mesma forma que uma placa de petri. Essas placas contêm sílica que forma os mais bonitos padrões do mundo unicelular (Figura 13.5).

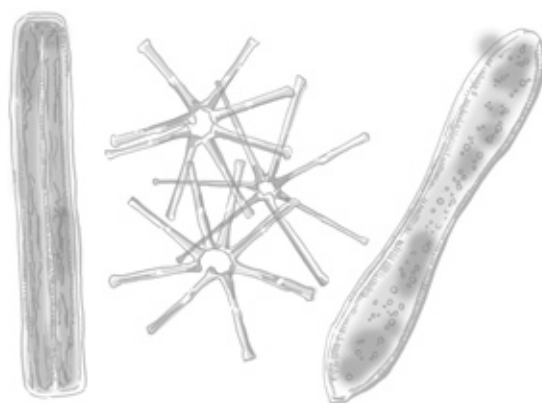


Figura 13.5: Diversidade de diatomáceas.

Os dinoflagelados (Filo Dinoflagellata) são protistas unicelulares com células cobertas por placas de celulose. Possuem usualmente dois flagelos que atuam como propulsores quando estão girando e promovem o movimento do protista. Muitos dinoflagelados residem no interior de outros animais, como corais, moluscos e anêmonas; esses dinoflagelados são chamados de zooxantelas.

Como são capazes de fazer fotossíntese, eles fornecem alimento para seus hospedeiros e contribuem em muito para a alta produtividade dos recifes de coral.

### BIOLUMINESCÊNCIA

No mar, de noite ou de tardinha, podemos perceber que quando agitamos a água ou no quebrar das ondas, o mar se ilumina de uma luz que parece fosforescente. Essa luz é emitida principalmente por protistas dinoflagelados que são bioluminescentes (**Figura 13.6**). A bioluminescência é uma luz emitida por alguns organismos com auxílio de uma enzima, a luciferase. Essa enzima atua sobre uma substância chamada luciferina, que, quando é oxidada, por exemplo em resposta ao movimento das ondas, provoca luz. À noite, no campo, quando observamos vaga-lumes, percebemos a mesma reação química. Não confunda bioluminescência com uma reação de fluorescência. Nesta última, a energia de uma fonte de luz é absorvida e reemitida, enquanto na bioluminescência a luz é emitida através de uma reação química. (Saiba mais sobre bioluminescência em protistas e outros animais consultando a página <http://lifesci.ucsb.edu/~biolum/organism/dinohome.html>)



**Figura 13.6:** Os dinoflagelados *Ceratium*, *Peridinium* e *Pfiesteria*.

As euglenas (Filo Euglenophyta) são flagelados unicelulares de água doce, com células bastante complexas. Uma característica interessante desse grupo de algas é a presença de uma região fotossensível na sua superfície celular. Essa região é uma organela que permite que a euglena reaja à presença de luz. Apenas cerca de 1/3 das espécies de euglena é fotossintetizante. Uma outra característica interessante desses organismos é a constante mudança de forma. Isso se deve ao fato de que a película que envolve as euglenas é muito flexível. Esses organismos são encontrados em poças de água doce com muita matéria orgânica e são considerados bioindicadores de poluição nesse tipo de ambiente. O gênero mais importante desse grupo, *Euglena*, apresenta formas diversas de obtenção de energia. Alguns representantes possuem cloroplastos e fazem fotossíntese, enquanto outros representantes absorvem moléculas complexas para garantir sua sobrevivência.

Outros grupos são os crisófitos (diatomáceas) e os pirrófitos (dinoflagelados), que juntos fazem a produção primária aquática.

A posição filogenética dos outros grupos incluídos entre as algas protistas não está bem definida. Três outros grandes grupos de algas são muitas vezes incluídos dentro dos protistas: algas verdes, algas vermelhas e algas marrons (Figura 13.7).

Resolvemos, por simplicidade, discuti-las nesta seção.

As algas verdes (Filo Chlorophyta) constituem um dos grupos com maior diversidade de formas e com métodos de reprodução mais diversos. A maior parte é encontrada em ambientes de água doce. Apenas 10% das espécies habitam ambientes marinhos. Neste caso, os ambientes são estuarinos, em sua maioria. Algas do tipo *Ulva*, que podemos encontrar em toda a costa do Rio de Janeiro, parecem e recebem o nome vulgar de alface no mar.

As algas vermelhas (Filo Rhodophyta) são, em sua maioria, multicelulares. As paredes celulares dessas algas contêm polissacarídeos de valor comercial.

O agar agar, por exemplo, é um desses polissacarídeos usado como meio de cultura de microorganismos, incluindo bactérias para uso em medicina clínica. As algas vermelhas habitam regiões tropicais dos oceanos, embora algumas espécies possam ser encontradas em águas mais frias, em água doce, e no solo.



**Figura 13.7:** Algas verdes, vermelhas e marrons.

As algas marrons (Filó Phaeophyta) incluem as algas gigantes do Reino Protista, que podem chegar a 60 metros de comprimento. Alguns componentes extraídos de membros desse filo, como a alga, são usados para endurecer sorvetes, *marshmallows* e cosméticos. As algas marrons são importantes fontes de comida em países asiáticos e ocorrem em regiões mais frias dos oceanos.

Alguns estudos de filogenia molecular mais recentes indicam que as algas verdes são o grupo irmão das plantas terrestres. Assim, em pouco tempo essas algas podem vir a ser incluídas dentro do Filó Plantae se outros estudos confirmarem esse posicionamento. Por outro lado, as algas vermelhas e marrons parecem fazer parte do grupo dos protistas.

#### MARÉS VERMELHAS

Ecologicamente, os dinoflagelados são os mais importantes grupos de produtores nos ecossistemas marinhos. Algumas espécies passam por explosões populacionais de vez em quando. Esses *booms* geralmente colore o oceano de vermelho, laranja ou marrom e são conhecidos como marés vermelhas. Alguns dinoflagelados, que formam marés vermelhas, secretam uma toxina que ataca o sistema nervoso de peixes e são responsáveis por mortes de cardumes inteiros provocando um grande desequilíbrio no ecossistema durante estas explosões.

### Protozoários

Como dito anteriormente, os protozoários são protistas que se assemelham de alguma forma a animais. A maior parte deles se alimenta por ingestão de partículas através da endocitose. A diversidade dos protozoários inclui alguns dos mais conhecidos protistas e pode ser dividida em cinco grandes grupos: as amebas, os foraminíferos, os flagelados, os ciliados e os esporozoa.

As amebas (Filó Rhizopoda) são organismos unicelulares que habitam oceanos, água doce e o solo. Assim como as euglenas, as amebas não possuem forma definida e se locomovem através de estruturas chamadas pseudópodos. Estas estruturas são projeções citoplasmáticas que recebem o fluxo do citoplasma até que todo o citoplasma do



organismo esteja no pseudópodo e todo o organismo tenha movido de lugar. Os pseudópodos também são usados para envolver e capturar comida. As amebas podem ser parasitas humanos. A mais famosa é *Entamoeba histolytica*, que causa uma disenteria séria em humanos.

Os foraminíferos (Filo Foraminifera) são, em sua quase totalidade, organismos marinhos que produzem conchas. Os oceanos contêm quantidades imensas de foraminíferos que secretam essas conchas complexas com poros, através dos quais o citoplasma pode ser estendido. Dessa forma, o alimento pode ser capturado nessa extensão citoplasmática grudenta. Assim que morrem, os foraminíferos afundam no chão do oceano e o acúmulo dessas conchas forma uma lama cinza que é gradualmente transformada em pó. Os flagelados (Filo Zoomastigina) são organismos unicelulares com células alongadas.

### Coanoflagelados

Outro grupo muito importante de protozoários é formado por espécies que chamamos de coanoflagelados. Coanoflagelados são organismos sem cloroplastos, mas com mitocôndrias. Suas células são flageladas, e daí seu nome. Uma característica interessante desses protozoários é a capacidade de formação de **COLÔNIAS**. Células de algumas espécies de coanoflagelados são unidas por pontes citoplasmáticas, provavelmente oriundas de divisões celulares incompletas.

As colônias de coanoflagelados se alimentam dos organismos (p.e., bactérias) que ficam presos aos flagelos. Devido à presença de flagelos, algumas colônias de coanoflagelados se assemelham muito com as cavidades flageladas de uma esponja, como você pode perceber na **Figura 13.8**. Além disso, semelhanças citológicas surpreendentes podem ser encontradas entre células de coanoflagelados e alguns tipos de células de metazoários.

#### COLÔNIAS

São organismos multicelulares cujas células, produzidas assexuadamente, possuem um certo grau de independência, originadas de uma única célula produzida sexuadamente.

**Figura 13.8:** Cavidades flageladas de uma esponja.



Realmente, essas similaridades, entre outras, com os metazoários nos levam a crer que os coanoflagelados podem representar o grupo irmão dos animais. Apesar de algumas controvérsias, a maior parte dos autores acredita que os animais multicelulares formam um grupo monofilético (ver Aula 4). Nesse cenário, um organismo semelhante aos coanoflagelados teria dado origem aos animais. Outros autores acreditam que os coanoflagelados estão inseridos dentro do grupo animais.

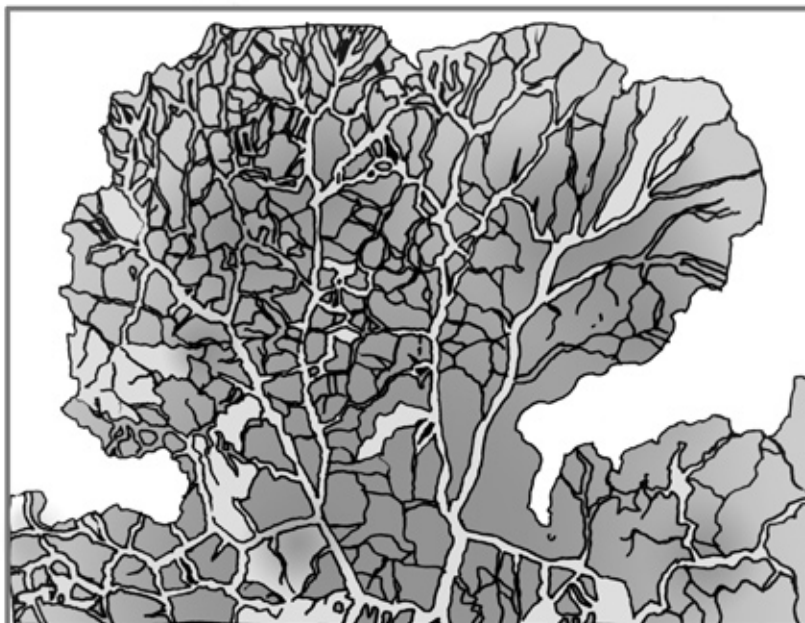
Na próxima aula, iremos estudar mais detalhadamente a origem dos organismos metazoários.

### Protistas tipo-fungos

O terceiro tipo de protistas engloba organismos unicelulares com algumas características similares aos fungos (**Figura 13.9**). Eles podem ser **SAPRÓFITOS** ou parasitas em plantas ou animais, como os fungos podem ser. Eles são organismos curiosos que passam suas vidas como células de vida livre, independentes e com a forma amebóide. Se a comida se torna rara, eles secretam um atrativo químico que leva centenas de células a se juntar e formar um organismo multicelular. Esse organismo rasteja durante um tempo, e quando as condições se tornam melhores, eles produzem um estágio chamado de esporângia.

#### SAPRÓFITOS

São organismos que absorvem nutrientes orgânicos solúveis, oriundos de fontes inanimadas, tais como fezes, plantas ou animais em decomposição.



**Figura 13.9:** Um protista do tipo fungo *Physarum polycephalum*.

**RESUMO**

O número de quatro mil espécies de procariontes que vimos nas duas últimas aulas fica pequeno se compararmos com duas milhões de espécies de eucariontes já descritas pelos sistematas. Obviamente, esses números também refletem um viés na direção dos organismos mais visíveis a nossos olhos. Ou seja, nós temos uma tendência de perceber melhor as diferenças nos organismos mais parecidos com nós mesmos. De qualquer forma, esse número reflete uma diversidade enorme de formas em grupos eucariontes tão variados como: protistas, animais, plantas e fungos. A maior parte dessas linhagens de eucariontes é classificada tradicionalmente num grupo parafilético chamado de protistas. Os três reinos de eucariontes multicelulares (plantas, animais e fungos) evoluíram de diferentes linhagens de protistas. Os protistas são chamados de grupo "saco de lixo", para mostrar que a diversidade de protistas agrupa organismos eucariontes que não se encaixam em nenhum outro reino eucarionte. Por exemplo, os protistas podem habitar diversos ambientes (aquáticos, marinhos ou terrestres). Seu metabolismo pode ser autotrófico ou heterotrófico, sua reprodução pode ser sexuada ou assexuada, podem ser de vida livre ou parasitas, uni ou multicelulares, imóveis ou móveis através de cílios, flagelos ou pseudópodos. Existem três grandes grupos de protistas também caracterizados por semelhanças com os outros grupos de eucariontes: as algas, os protozoários e os protistas do tipo fungos.

**AUTO-AVALIAÇÃO**

1. Os procariontes apresentam uma diversidade conhecida menor do que os eucariontes. Liste duas razões para explicar essa diferença.
2. Por que os protistas são considerados grupo "lata de lixo"?
3. Quais são os grandes grupos de protistas? O que caracteriza cada um deles?

Se você respondeu corretamente a essas perguntas, você pode passar para a próxima aula. Caso contrário, retorne ao início desta aula, para rever o texto e enumerar os pontos em que você teve dúvida.



Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Familiarizar-se com uma noção temporal da evolução da vida na Terra.
- Perceber a importância do registro fóssil como janela da evolução dos organismos.

### Pré-requisitos

Aulas 3, 4, 5 e 7.

## TEMPO GEOLÓGICO

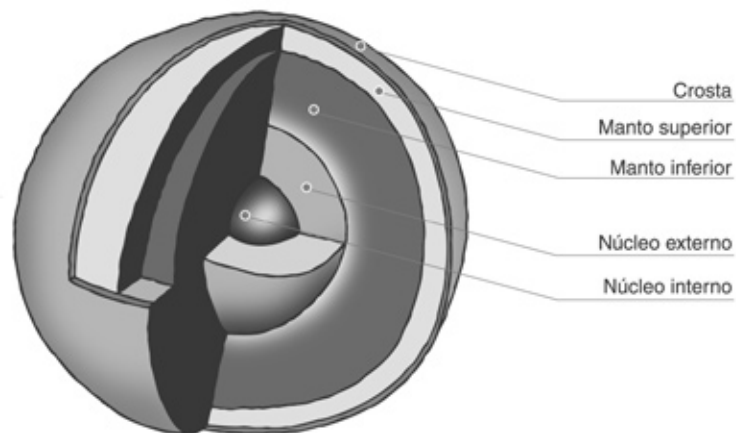
Há mais ou menos quatro bilhões de anos se formava, por aglomeração de partículas, o planeta Terra, como você está vendo na disciplina Dinâmica da Terra. Durante sua formação, átomos mais pesados, como ferro e níquel, se concentraram no núcleo do globo e os átomos mais leves, como silício, alumínio, cálcio e carbono, ficaram na superfície, formando aos poucos uma crosta cristalina constituída essencialmente por granito (**Figura 14.1**). É, portanto, a partir da erosão dessa primeira crosta cristalina que surgem as primeiras rochas sedimentares. Nesse momento, devem ter aparecido também os primeiros conglomerados de matérias orgânicas, formados a partir de azoto, de metano, de gás carbônico e de vapor d'água, encontrados na atmosfera primitiva da Terra, como já vimos na Aula 7. Esta aula está dividida em duas partes. Na primeira, iremos discorrer um pouco sobre a **CRONOLOGIA** da história do nosso planeta. Na segunda, falaremos de uma questão crucial no entendimento dessa cronologia, que são os fósseis.

### CRONOLOGIA

Ciência que lida com a medida do tempo em divisões regulares e que atribui datas a determinados eventos.



**Figura 14.2:** Esquema simplificado da molécula de DNA.



**Figura 14.1:** A Terra e suas camadas atuais.

Minerais argilosos, presentes em abundância no oceano primitivo e na superfície da Terra, tiveram um papel fundamental como catalisadores na formação das proteínas, em particular dos ácidos nucleicos, o DNA e o RNA que servem de base à vida (**Figura 14.2**). Somente a partir desse momento poderemos falar de seres vivos, capazes de se reproduzirem e de se perpetuarem, como vimos nas Aulas 8 e 9. Você deve estar percebendo que fica impossível dissociarmos a história da vida (evolução) da história geológica da Terra.

Realmente, a história geológica da Terra, desde sua individualização como planeta até os dias de hoje, é única e contínua. Essa história pode ser subdividida em diversas etapas, sendo as divisões mais antigas maiores do que as divisões mais modernas, em função de existir no ser humano uma tendência a conhecer com mais detalhes aquilo que está mais próximo tanto no tempo quanto no espaço.

A história geológica da Terra pode ser dividida em duas grandes fases, denominadas éons. O Éon Criptozóico, mais conhecido como Pré-Cambriano, é caracterizado pela pobreza de **REGISTROS FOSSILÍFEROS** em suas rochas. Esse éon, que representa mais de 4/5 do tempo geológico da Terra, foi subdividido em dois – o Arqueano e o Proterozóico. O segundo éon é o Fanerozóico, caracterizado por abundante documentário paleontológico em suas rochas sedimentares. Na segunda parte da aula iremos entender porque os fósseis são elementos cruciais que permitem a datação e a denominação das diversas camadas geológicas.

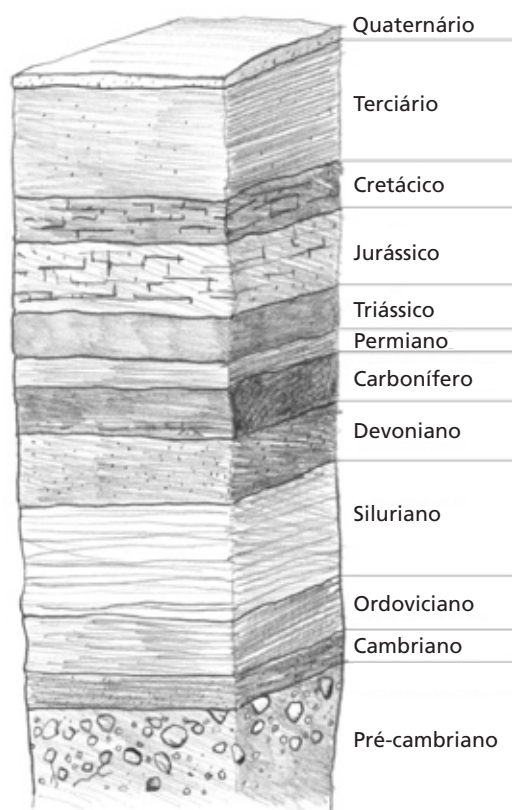
#### REGISTROS FOSSILÍFEROS

Ou fósseis são restos de organismos ou traços de sua existência, como veremos no final desta aula.

### Subdivisões das eras geológicas

As eras geológicas podem ser subdivididas cronoestratigraficamente ou cronologicamente. No primeiro caso, os sistemas geológicos são camadas depositadas numa unidade de tempo geológico ocorrendo entre rochas mais antigas e mais novas e são independentes dos tipos de rochas ou de suas espessuras.

As unidades cronogeológicas que correspondem a esses sistemas são os períodos (**Figura 14.3**). Dizemos que determinado grupo de fósseis viveu neste ou naquele período geológico ou, no caso da ausência de rochas de um determinado sistema, entendemos que no período tal não houve deposição de sedimentos e, se houve, eles foram posteriormente erodidos.



**Figura 14.3:** Períodos geológicos em que é dividida a vida na Terra.



Apenas para os períodos da era Cenozóica utiliza-se uma subdivisão em épocas. Os sistemas podem ser subdivididos em séries com nomes locais ou, simplesmente, em sistema inferior e sistema superior e estes vão ser constituídos de diversos andares, que caracterizarão as menores unidades cronoestratigráficas. As unidades litológicas tais como grupos, formação, membro, camada etc. são formadas independentes do tempo geológico.

### O Período Pré-Cambriano

É durante a primeira fase do Pré-Cambriano, conhecida como Era Arqueana, que surgem as mais primitivas bactérias, conforme vimos em aulas anteriores. Estas formas viveram em condições de temperatura elevada e em uma atmosfera pobre em oxigênio. Rapidamente, o mundo das bactérias se diversificou nas águas pouco profundas. Isso provavelmente aconteceu nas margens dos oceanos, que se formavam por condensação do vapor d'água da atmosfera.



**Figura 14.4:** Estromatólitos recentes.

Assim se iniciou a colonização das margens aquáticas. É lá que as cianobactérias iram iniciar a produção de estruturas calcárias, conhecidas como estromatólitos, os quais continuam a sere produzidos, até os dias de hoje, nos mares quentes até os dias de hoje (Figura 14.4).

Há mais ou menos 2 bilhões de anos, na chamada Era Proterozóica, passam a viver, além das bactérias, fungos aquáticos filamentosos e algas, algumas das quais já apresentavam cloroplastos, ou seja, componentes celulares contendo clorofila e capazes de garantir a fotossíntese. É a partir desse momento que a fotossíntese começa a enriquecer com oxigênio a atmosfera terrestre e as águas dos oceanos. Os seres vivos com células nucleadas, aos Eucariontes, diversificam-se rapidamente. A princípio unicelulares, depois multicelulares, os animais começam a ganhar uma dimensão maior – há cerca de 800 milhões de anos já deveriam existir medusas, corais, vermes e artrópodes primitivos, provavelmente ainda desprovidos de esqueleto.

## O Fanerozóico

O Éon Fanerozóico é subdividido em três eras geológicas: Paleozóica, Mesozóica e Cenozóica. A Paleozóica, que se inicia com as primeiras camadas sedimentares ricas em fósseis, principalmente de **BRAQUIÓPODOS** e **TRILOBITAS** (Figura 14.5), termina com a orogenia Apalachiana e uma condição de emergência dos continentes em quase todo o mundo, marcando um grande hiato entre as formações paleozóicas e mesozóicas. Muitos grupos de fósseis animais e vegetais se extinguíram nessa época.

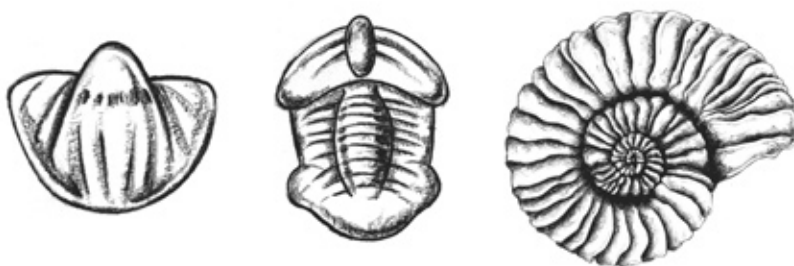


Figura 14.5: Braquiópodos, trilobitas e amonitas.

A Era Mesozóica, cuja denominação significa vida intermediária entre os organismos antigos do paleozóico e os modernos da cenozóica, é também conhecida como Era dos Répteis, porque nesse tempo os animais atingiram grandes dimensões e ocuparam praticamente todos os meios ambientes. Os dinossauros, abundantes durante toda essa era, começaram um processo de extinção que iremos ver na Aula 27 com mais detalhes. Nos mares, os **AMONITAS** (Figura 14.5), grandes cefalópodos dotados de concha com sutura complexa, e os foraminíferos fornecem importantes fósseis-guias, isto é, aqueles seres vivos que indicam a idade da camada onde se encontram.

O final da era Mesozóica é marcado pela orogenia Laramiana, responsável pelo levantamento dos Andes, Rochosas e outras grandes cadeias de montanhas. Esses eventos geológicos tiveram consequências diretas e indiretas nos continentes e nos oceanos, tais como o completo desaparecimento dos dinossauros e dos amonitas, provavelmente por causa de drásticas mudanças climáticas.

A era Paleozóica, a mais nova de todas, é caracterizada pelo domínio dos mamíferos, das plantas **ANGIOSPERMAS** e dos insetos nos continentes e por uma fauna marinha cada vez mais próxima da atual.

### BRAQUIÓPODOS

Membro do Filo Brachiopoda de invertebrados marinhos com conchas bivalvas, dentro das quais um par de braços tentaculados faz uma corrente de água que traz alimento até a boca.

### TRILOBITAS

Membros de um grupo extinto, antes numeroso, de artrópodos, com corpo segmentado.

### AMONITAS

Membros da subclasse Ammonóidea de *extinct* moluscos.

### ANGIOSPERMAS

São comumente chamadas de plantas com flores.

As subdivisões da história geológica da Terra foram baseadas principalmente em eventos europeus e norte-americanos, não correspondendo, muitas vezes, a outras localidades. Dessa forma, a separação das eras Paleozóica e Mesozóica com a orogenia Apalachiana não é marcada no Brasil, que estava com seu território estável e emerso desde muito antes da citada orogenia até meados da era Mesozóica. Todavia, por tradição utilizam-se em todos os continentes as denominações das eras geológicas e as subdivisões menores definidas na Europa e nos Estados Unidos. Atribui-se quatro bilhões de anos para o início dos tempos geológicos; cerca de 464 milhões para o início do Paleozóico, 242 milhões para o começo do Mesozóico e 64 milhões para o Cenozóico.

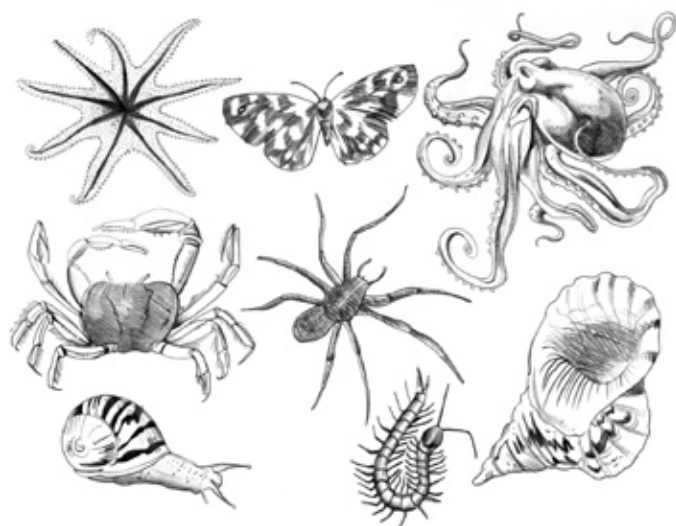
## A Era Paleozóica

A Era Paleozóica, ou Era Primária, abrange a história da Terra entre a passagem do Proterozóico para o Cambriano inferior (564 M.A.) e o início da era Mesozóica (242 M.A.). Sua duração foi de aproximadamente 322 milhões de anos.

A era Paleozóica é classicamente subdividida em seis períodos ou sistemas: Cambriano, Ordoviciano, Siluriano, Devoniano, Carbonífero e Permiano.

### Cambriano

No começo do Paleozóico, a maioria dos grandes grupos marinhos já estava representado por esponjas, artrópodes e talvez mesmo os primeiros cordados.



**Figura 14.6:** Diversidade do Paleozóico.

Entretanto, as terras emersas continuavam virgens, à exceção de pequenas algas e iquens que cobriam os rochedos nos bordos do mar. A superfície do continente encontrava-se coberta de areia, argila e rochas; lagos e rios deviam abrigar seres vivos aquáticos. A atmosfera era relativamente pobre em oxigênio e a camada de ozônio ainda não estava formada. Portanto, os seres vivos não deviam se arriscar fora da água, ao custo de uma exposição solar mortal, a menos que fossem protegidos por uma carapaça protetora ou que aproveitassem a noite para fazer suas incursões terrestres. Provavelmente faziam isso os pequenos artrópodes marinhos que viviam nas praias. Durante o dia se escondiam entre as algas e freqüentavam a zona entre mares à noite, atrás de cadáveres de medusas.

### **Ordoviciano**

Há mais ou menos 500 milhões de anos, aparecem os primeiros vertebrados, peixes sem mandíbulas e sem nadadeiras pares. Nesse período, margens de lagos e lagoas já deviam estar cobertos pelos primeiros vegetais aéreos: musgos com folhas cobertas por uma cutícula protetora, que permitiam manter o equilíbrio térmico e químico e a resistir melhor à desidratação e aos raios ultravioletas. Algumas dezenas de milhões de anos mais tarde, os artrópodes – provavelmente formas parecidas com as centopéias – começaram a se aventurar nas areias das praias.

### **Siluriano**

Há cerca de 450 milhões de anos se iniciou um período glacial. Formou-se então uma grande calota de gelo sobre o que é hoje o Saara, que naquela época ocupava a posição do pólo sul. A calota boreal se encontrava, sem dúvidas, num vasto oceano que ocupava dois terços da superfície do globo. Essa glaciação provocou uma diminuição drástica no nível dos mares e foi fatal para diversos grupos animais e vegetais. Quando essa glaciação se findou, a vida se desenvolveu novamente ocupando nichos ecológicos ainda virgens.

Novos tipos de plantas surgem nas margens das lagoas: as plantas vasculares. Entre elas, as mais antigas não apresentavam raízes e eram simples talos espinhosos, ramificados e portando esporângios arredondados. Outras já desenvolveram raízes, folhas e seus esporângios se agrupavam. Essas plantas apresentavam, então, um sistema de canais, graças aos quais a água do solo era bombeada até as partes aéreas da planta. Nesse período, a atmosfera já se encontrava respirável.

### Devoniano

Há aproximadamente 400 milhões de anos, a erosão possibilitou a formação de grandes extensões arenosas nos bordos dos continentes, invadidos regularmente pelas marés. É lá que se desenvolvem vários grupos de peixes mandibulados. Entre eles, os sarcopterídeos, que apresentam a vantagem de resistir bem aos inconvenientes das marés baixas, graças à presença de pulmões e de nadadeiras carnosas que dão sustentação ao corpo fora da água. Alguns desses peixes já podem ser chamados de *tetrápodos*, embora guardem, entre outras características primitivas, uma nadadeira caudal, meio essencial à locomoção no ambiente aquático. Nesse mesmo meio, escorpiões marinhos providos de brânquias fazem também algumas incursões terrestres. Ainda nessa época, os vegetais vasculares invadem profundamente as terras, ganhando a forma de arbustos e depois de árvores com alguns metros de altura, tais como as samambaias arborescentes, licopódios e mesmo os ancestrais das plantas com sementes. A abundância de oxigênio permite a combustão de restos vegetais, formando os primeiros incêndios naturais.

### Carbonífero

No início desse período, há cerca de 350 milhões de anos, já havia grandes florestas, onde os artrópodes dominavam, enquanto os vertebrados terrestres ainda eram animais lentos e pesados, dependentes do meio aquático. Nas regiões mais secas, plantas com sementes dominavam a paisagem. É durante esse período que os vertebrados terrestres vão se diversificar em pelo menos dois grandes grupos: os temnospôndilos, dos quais os anfíbios atuais são os descendentes, e os amniotas.

## Permiano

Há cerca de 275 milhões de anos inicia-se um novo período glacial que causa mudanças radicais nas florestas. As pteridófitas gigantes dão lugar a coníferas e gincos (Gimnospermas).



Figura 14.7: Diversidade vegetal. Pteridófitas e Gimnospermas.

## A Era Mesozóica

A era Mesozóica (mesos = intermediária) ou era Secundária abrange a história geológica da Terra entre o final da Era Paleozóica (242 M.A.) e o início da Era Mesozóica (64 M.A.). Sua duração foi de aproximadamente 178 milhões de anos, ou seja, a metade do tempo da era Paleozóica, iniciada há 564 M. A. e quase três vezes o tempo da era Cenozóica.

O período Triássico foi uma época relativamente fria e pouco favorável aos vertebrados terrestres, onde apenas os **SINAPSIDAS** – com temperatura interna regular – não sofreram maiores consequências. Essas temperaturas foram fatais para os grandes artrópodes e, assim que o clima voltou a se amenizar, surgem os insetos, de menor tamanho, já representados pela maioria das ordens atuais.

No Jurássico, há cerca de 220 milhões de anos, começa o que se chama de "Idade dos Dinossauros",

### SINAPSIDAS

São um grupo de répteis que deu origem aos mamíferos.



Figura 14.8: Diversidade do Mesozóico.

que coincide com o surgimento dos mamíferos. É a partir do Jurássico que acontecem as três últimas fases em relação à conquista do ambiente terrestre: a conquista do ar, através do voo dos vertebrados (pterossauros e aves); a viviparidade entre os mamíferos térios (marsupiais e placentários) e o surgimento das plantas com flores e frutos, as Angiospermas.

### A Era Cenozóica

A era Cenozóica (do grego *kainos* = recente, *zoikos* = vida) é a era mais curta. A Era Cenozóica é marcada, em termos de diversidade dos seres vivos, pela grande radiação dos mamíferos no registro fóssil (Figura 14.9).

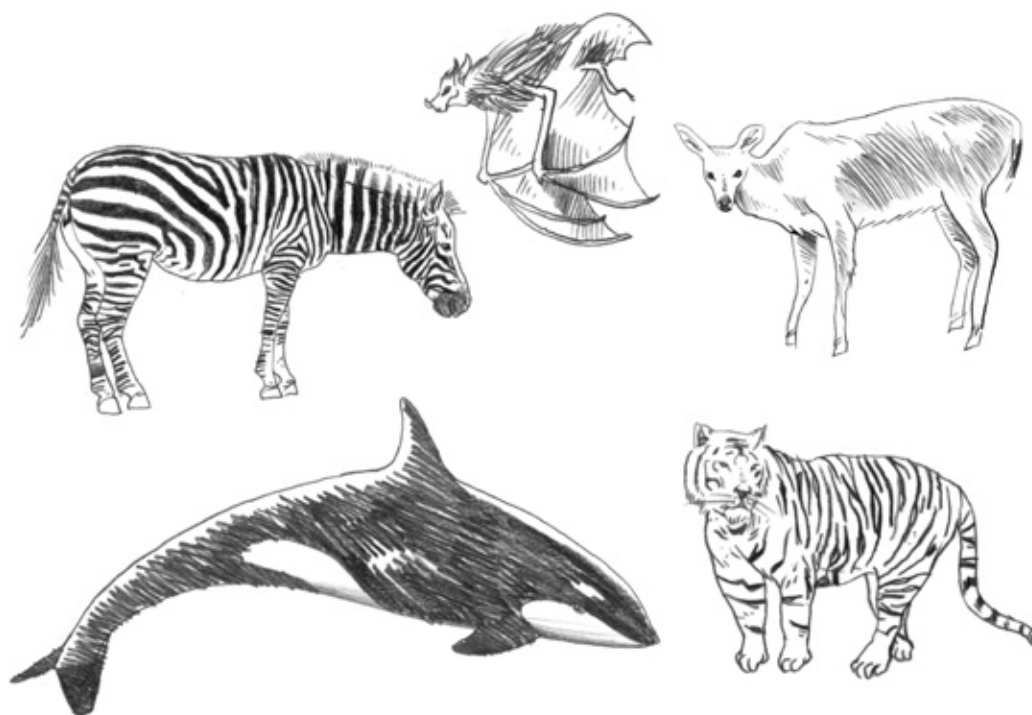
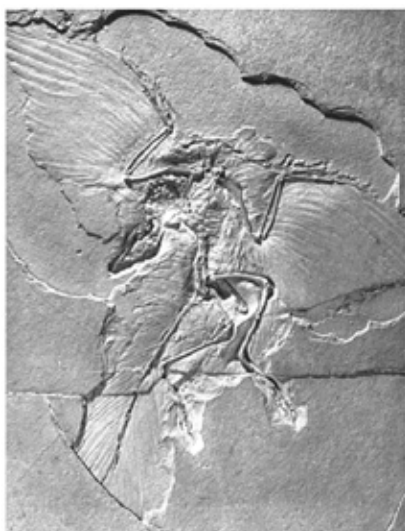


Figura 14.9: Diversidade do Cenozóico.



## A importância dos fósseis

A palavra fóssil originou-se do latim *fossilis*, que significa "extraído da terra". Fósseis podem ser definidos como restos ou vestígios da existência dos organismos que viveram em épocas geológicas anteriores à atual (**Figura 14.10**), como vimos na primeira parte da aula. A distribuição espacial e temporal desses organismos fósseis retrata momentos desde a migração dos continentes e as mudanças climáticas até as extinções em massa e as transformações sofridas pelos organismos ao longo de sua história evolutiva.



**Figura 14.10:** Um fóssil dos mais famosos, o *Archeopteryx*. Esse organismo é considerado por muitos autores como a primeira ave. Assim como as aves atuais, o *Archeopteryx* tinha asas e voava, mas, diferentemente das atuais, ainda possuía dentes. Essa ave é considerada como fóssil intermediário, que endossa o relacionamento filogenético entre as aves e os dinossauros.

Entretanto, nem sempre a história retratada é clara e contínua, pois a formação e a preservação dos fósseis são processos complexos que os cientistas tentam esclarecer através da Paleontologia (ciência que estuda os fósseis). Na verdade, o que se encontra normalmente nos jazigos fossilíferos são orictocenoses, ou seja, aquilo que resta do organismo após transporte e processos diagenéticos.

## O processo de fossilização

Os fósseis são geralmente encontrados em rochas sedimentares, apenas alguns raros exemplos foram registrados em rochas metamórficas de baixo grau e em rochas magmáticas eruptivas. O processo chamado fossilização é a conversão de organismos ou de seus traços (p.e., pegadas) em fóssil.

Ao longo da história da vida no planeta, apenas pouquíssimos organismos deixaram algum tipo de registro fóssil. Certamente, inúmeras espécies já extintas estão e estarão sempre ausentes do registro paleontológico.

O processo de fossilização é o conjunto de fenômenos naturais relativamente raros que permite a conservação de pelo menos alguma parte de um ser vivo ou de uma atividade que comprove sua existência (os vestígios). A fossilização é o resultado da ação de processos químicos, físicos e biológicos que vão atuar durante o processo deposicional.

Para que ocorra fossilização, na maioria dos casos é necessário que o organismo morto seja enterrado rapidamente na areia, no lodo ou em outro tipo de sedimento. Entre os fatores que atuam na preservação dos organismos e que favorecem a fossilização podemos destacar o soterramento logo após a morte do indivíduo (a associação de cadáveres recém-soterrados é chamada tafocenose), a fim de que endureça com o tempo, tornando-se uma matriz pétrea, protegida da ação oxidante do ar ou do oxigênio dissolvido na água, e sua decomposição seja retardada. Essas condições são comuns, por exemplo, no fundo dos mares ou dos lagos. Por outro lado, a decomposição por bactérias, a estrutura e composição química do esqueleto e as condições químicas que existiam no meio são outros fatores limitantes, tais como a ação da água, do oxigênio, de agentes erosivos, do vulcanismo etc.

Na maioria das vezes, os fósseis são restos de animais que possuíam partes duras, como conchas ou ossos. Alternativamente são chamadas de fósseis, marcas da atividade de uma determinada espécie também passíveis de ser encontradas, como pegadas de animais deixadas na lama, que podem endurecer em condições favoráveis e serem preenchidas por sedimentos, transformando-se em pedra. É o caso das pegadas de dinossauros que encontramos no estado da Paraíba, em Sousa.

A tafonomia (gr. *tafos* = túmulo + *nomos* = lei) é o estudo das condições e processos que propiciaram a preservação dos fósseis, desde a sua morte até ser encontrado na natureza. Esse estudo é subdividido na bioestratigrafia, que abrange a história sedimentar do fóssil até o soterramento, e a diagênese, que engloba os processos químicos e físicos os quais modificam o fóssil após o soterramento.

De modo geral, os fatores ambientais e as substâncias químicas que atuaram após a morte do organismo irão determinar qual dos tipos será formado: restos ou vestígios. Restos de fósseis são encontrados quando alguma parte do organismo ficou preservada.

Os vestígios ocorrem quando apenas evidências indiretas do organismo ou de suas atividades são preservadas. Essas evidências podem ser as pegadas ou os excrementos. Os organismos que deram origem ao registro fóssil não se preservaram. Dificilmente o fóssil é representado por restos intactos, mas normalmente estão presentes somente remanescentes modificados.

### **A preservação das partes duras**

Na maior parte dos casos, os restos estão representados pelas partes mais rígidas dos organismos, como conchas, ossos e dentes, denominadas partes duras. As sobras constituídas de partes duras têm mais chances de se fossilizar, já que sua composição química é mais adequada aos processos de fossilização. As partes duras podem ser compostas por: sílica, como as espículas de algumas esponjas; por carbonato de cálcio, como nas placas esqueléticas de equinodermos e conchas de moluscos; ou por quitina, nos exoesqueletos dos artrópodes, incluindo os insetos. E podem ser preservadas através de vários processos de fossilização denominados incrustação, permineralização, recristalização, substituição e carbonificação. Em cada um desses processos podem ocorrer variações na estrutura do organismo fossilizado, que influenciarão diretamente o estado de preservação do fóssil.

### **A preservação das partes moles**

Entretanto, alguns registros de partes moles, como vísceras, pele, músculos e vasos sanguíneos, já foram encontrados, e sua contribuição é valorosa para o esclarecimento da fisiologia dos organismos fósseis. A água e o oxigênio, disponíveis nos diferentes tipos de ambiente, atuam como fatores limitantes para os processos de fossilização. Por isso, dificilmente um organismo se fossiliza após sua morte, entrando rapidamente em decomposição. Em ambientes como as florestas tropicais, a decomposição é ainda mais acelerada, já que existe abundância de água e oxigênio. Portanto, somente em condições muito especiais, como um soterramento rápido, os organismos naturais desse ambiente poderão se fossilizar. Por outro lado, existem locais onde as condições possibilitam e até facilitam os processos de fossilização, como ambientes com águas ricas em cálcio, que neutralizam os ácidos dentro dos sedimentos, permitindo que partes moles, como pele, músculos e órgãos internos de vertebrados, permaneçam intactas.

Existem alguns tipos de fossilização onde são preservadas tanto as partes duras quanto as moles. Entre eles podemos citar a preservação em âmbar, o congelamento e a mumificação. Já foram encontrados nódulos em âmbar (resina fóssil liberada por algumas gimnospermas e angiospermas) contendo organismos, como por exemplo insetos,

lagartos, anfíbios, aracnídeos, entre outros. Alguns mamutes e rinocerontes foram encontrados preservados porque estavam congelados em condições glaciais, apresentando até pele e músculos intactos. A preservação por dessecação, conhecida

também por mumificação, é registrada para

as preguiças que existiam em clima seco e árido, onde ocorre a desidratação do

indivíduo e as partes moles são protegidas

da ação bacteriana.

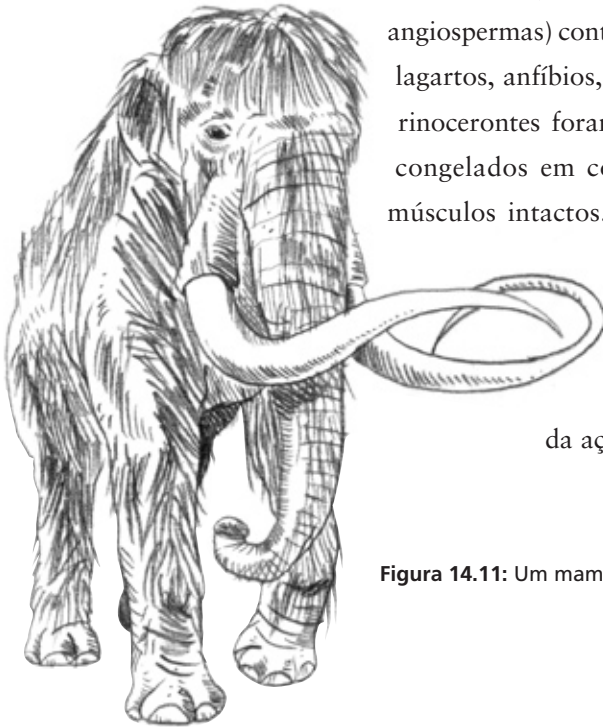


Figura 14.11: Um mamute.

## GLOSSÁRIO

**Permineralização:** processo muito comum. Ocorre quando todas as cavidades do organismo são preenchidas por um mineral.

**Recristalização:** ocorre quando surgem transformações na estrutura cristalina do mineral original sem alterar a composição química.

**Substituição:** ocorre a substituição da substância original por outra, sem afetar a preservação do material.

**Carbonificação:** ocorre a perda gradual dos elementos voláteis da matéria orgânica, ficando apenas uma película de carbono.

**RESUMO**

O Éon Fanerozóico é subdividido em três eras geológicas: Paleozóica, Mesozóica e Cenozóica. A era Paleozóica é, por sua vez, classicamente subdividida em seis períodos ou sistemas: Cambriano, Ordoviciano, Siluriano, Devoniano, Carbonífero e Permiano. A Era Paleozóica é marcada pela grande explosão do Cambriano e a grande extinção do final do Permiano. A era Mesozóica (mesos = intermediária), ou era Secundária abrange a história geológica da Terra entre o final da Era Paleozóica (242 M.A.) e o início da Era Mesozóica (64 M.A.). Para ser considerado fóssil, os restos ou vestígios de um organismo devem ter mais de 11.000 anos. Esse é o tempo, calculado com base na última glaciação, da duração estimada para a época geológica em que vivemos, chamada de Holoceno ou Recente. Chamamos de subfósseis os restos ou vestígios que possuem menos de 11.000 anos, como por exemplo alguns sambaquis (acúmulo de ossos, conchas e carvão resultante de atividade do Homem). Dubiofóssil é um termo utilizado para algumas estruturas cuja natureza orgânica ainda não foi comprovada. Utilizamos o termo pseudofóssil para estruturas inorgânicas que são semelhantes a organismos, como por exemplo os dendritos de óxido de manganês que se confundem com impressões de um vegetal. O organismo fossilizado não é necessariamente uma espécie extinta. Muitos animais e vegetais vivos são encontrados no registro fossilífero; algumas espécies ou, até mesmo, grupos inteiros sofreram poucas modificações durante os milhões de anos de sua evolução. São denominados fósseis-vivos ou formas-relíquias, como o celacanto.

**AUTO-AVALIAÇÃO**

1. Quais são as divisões principais do tempo geológico na Terra?
2. Que tipo de evidências são usadas para delimitação dessas divisões cronológicas?
3. Qual a importância dos fósseis em evolução?
4. Como são formados os fósseis?



# Metazoários e desenvolvimento

# AULA 15

## objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Familiarizar-se com os metazoários (animais).
- Compreender o desenvolvimento dos eucariontes multicelulares bem como a sua importância na evolução dos organismos.

### Pré-requisitos

Você precisará das noções básicas de Embriologia, e das nas Aulas 1, 2, 3, 4, 13 e 14.

## ORIGEM DOS METAZOÁRIOS

Na Aula 13, vimos que os primeiros eucariontes pertencem a um grupo de organismos chamados protistas. Naturalmente, podemos imaginar que os outros organismos eucariontes multicelulares surgiram de ancestrais protistas. Entretanto, que tipo de evidências apóiam essa idéia? O registro fóssil, que estudamos na aula anterior, é onde estão essas evidências.

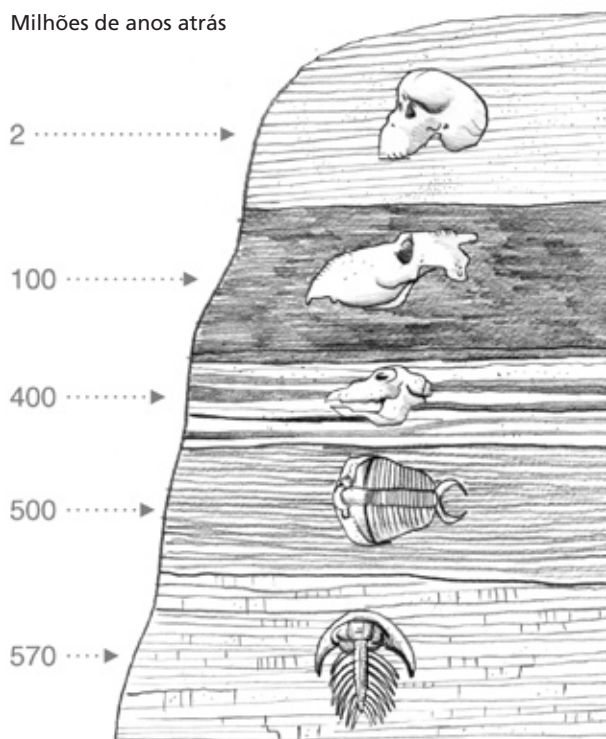
Se as escavações forem profundas o suficiente, o pesquisador encontrará fósseis em quase todas as partes do mundo. Os fósseis que encontramos distribuem-se nas camadas sedimentares (**Figura 15.1**). Em qualquer lugar do planeta, repete-se o mesmo padrão quando se começa a cavar; ou seja, no início aparecem organismos fósseis complexos e parecidos com os que habitam atualmente a Terra. No entanto, quanto mais profunda for a escavação, esses organismos fósseis complexos desaparecem continuando a surgir apenas os mais simples.

A partir de um determinado ponto de escavação, apenas encontramos organismos unicelulares, e, cavando mais fundo ainda, encontramos apenas

organismos fósseis procariontes. Ou seja, conforme se cava mais profundamente, descobre-se o passado mais e mais antigo do planeta. Isso porque as camadas da superfície foram sendo depositadas em cima de outras mais antigas e, assim, na maior parte dos casos, encontram-se camadas inferiores mais antigas do que as superiores.

A seqüência de fósseis encontrados revela, portanto, as diversas modificações que as diferentes linhagens sofreram ao longo de sua evolução. Isso reforça o fato de que toda a diversidade de seres vivos existente nos dias atuais foi originada a partir de outras formas mais simples que viveram no passado.

**Figura 15.1:** Diferentes camadas sedimentares com fósseis. Note a distribuição vertical que implica a distribuição temporal dos fósseis.



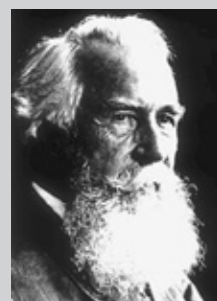


## MULTICELULARIDADE

A primeira edição do *Sistema Naturae*, de Lineu (ver Aula 2), define assim o Reino Animal: objetos naturais que crescem, vivem e sentem, em contraste com as plantas que também crescem, vivem, mas não sentem, e com os minerais que crescem, mas não vivem e nem sentem. Entretanto, Lineu não percebia a diversidade dos seres vivos como fruto de uma história evolutiva em comum dos organismos. Foi somente depois dos trabalhos de Darwin que um esquema de classificação com propósito evolutivo começou a tomar forma.

**HAECKEL** foi o primeiro sistemata a classificar os organismos com base na teoria de Darwin. Sua definição do Reino Animalia é ainda hoje largamente utilizada. Ele retirou os protistas da definição anterior de animais (*sensu* Lineu), baseado no fato de eles não possuírem tecidos ou órgãos. Nesse primeiro trabalho, ele excluiu as esponjas embora no segundo trabalho ele tenha tornado a incluí-las como membros do Filo Animalia.

Quando olhamos a natureza, percebemos que características com forte valor adaptativo freqüentemente aparecem mais de uma vez. Por exemplo, a capacidade de gerar calor para manter a temperatura do corpo constante (endotermia) apareceu várias vezes entre os vertebrados. Da mesma forma que a presença de asa (insetos, aves, pterodáctilos e mamíferos), também a multicelularidade é uma característica adaptativa (**Figura 15.2**). Realmente, se pensarmos rapidamente podemos encontrar inúmeras vantagens na multicelularidade. A principal delas é o crescimento acelerado do indivíduo multicelular. Células não podem aumentar muito de tamanho. As células de um elefante e de um ratinho, por exemplo, têm tamanhos muito semelhantes. Portanto, a maneira mais eficiente de aumentar o tamanho do corpo é aumentar o número de células e não aumentar o tamanho de cada célula. Entretanto, essa não é uma tarefa fácil, pois se você junta vários organismos unicelulares da mesma espécie o que vai acontecer é que as diferentes células (isto é, os diferentes organismos) não vão cooperar, como num organismo multicelular; ao contrário, na maioria das vezes elas irão competir.



**ERNST HAECKEL**  
(1834-1919)

Graduou-se como médico, mas logo abandonou a prática da Medicina. Começou a estudar Anatomia Comparada. Cunhou, em Biologia, termos fundamentais como Ecologia e Filogenia. Além disso, criou o nível taxonômico hierárquico do Filo.



**Figura 15.2:** Organismos multicelulares: o que eles têm em comum?

Vimos em aulas anteriores possíveis cenários da evolução da relação entre moléculas, RNA e proteínas, cooperando para formar um organismo com capacidade replicativa e catalítica. O aumento do número de células de um organismo envolve a cooperação entre células especializadas nas mais diversas funções. A mudança de organismos unicelulares para multicelulares envolveu mais uma vez a evolução de um outro nível de cooperação. Tendo em vista que as células passam a cooperar ao invés de competir, o organismo multicelular começa a evoluir como um todo passando a competir com outros organismos multicelulares.

Repare que a cooperação de células com outras necessariamente envolve características ligadas ao funcionamento de um organismo multicelular. As moléculas orgânicas complexas, que servem para facilitar a comunicação entre células, são exemplos desse tipo de característica. Como um único organismo multicelular possui um grande número de células, a comunicação entre suas células é fundamental. As células devem estar coordenadas de alguma forma para facilitar trocas de alimento, água e sais minerais entre elas.

A cooperação entre células surgiu uma série de vezes em grupos diferentes de organismos. Por exemplo, podemos encontrar formas diferentes de "multicelularidade" em grupos não relacionados como cianobactérias filamentosas, algas, protistas coloniais, metazoários, plantas etc. Ou seja, o ancestral comum desses organismos "multicelulares" não era multicelular; a multicelularidade surgiu independentemente nessas diversas linhagens.

### **Primeiros organismos multicelulares**

Ainda não sabemos como aconteceram as mudanças que levaram ao aparecimento dos eucariontes multicelulares. Entretanto, podemos notar algumas coisas interessantes observando o registro fóssil. Os primeiros eucariontes unicelulares datam de 1,6 a 1,8 bilhão de anos atrás. Formas unicelulares mais complexas apareceram mais tarde, cerca de um bilhão de anos atrás. Naturalmente, o registro fóssil não é perfeito, porque nem todos os organismos vivos deixam traços no registro fóssil. Portanto, a data de aparecimento de um determinado organismo nesse registro é simplesmente a data mínima de seu aparecimento.

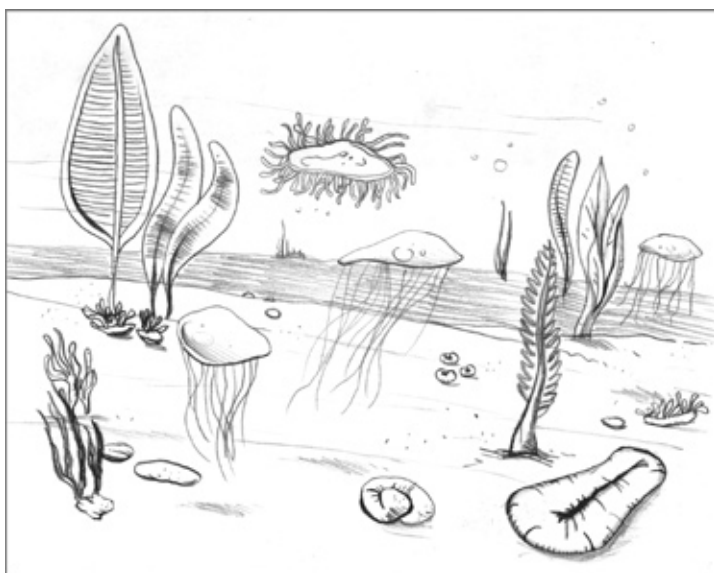
Ou seja, eles podem ter aparecido muito antes, mas seus restos não sofreram fossilização. Infelizmente não temos como afirmar com certeza se eles surgiram na terra muito antes ou apenas um pouco antes de sua primeira aparição no registro fóssil.

O registro fóssil também nos mostra alguns eventos bem demarcados. Por exemplo, sabemos que o período Cambriano marca a maior radiação de formas de que temos registro na história da vida na Terra. Realmente, no período que se conhece como pré-Cambriano, a diversidade de organismos era muito pequena, como podemos ver na **Figura 15.3**. Os organismos que habitavam a Terra nesse período são chamados de fauna de Ediacara. Como esses organismos não possuíam qualquer esqueleto (nem externo como os **CRUSTÁCEOS**, nem interno como nós, vertebrados) eles se tornam animais difíceis de deixar marcas no registro fóssil. Assim, alguns poucos locais no mundo têm condições muito especiais que permitam a preservação deles. O local mais famoso fica no sul da Austrália, os montes de Ediacara, onde os primeiros animais multicelulares são encontrados no registro fóssil. O nome fauna de Ediacara presta homenagem a esse local.

### CRUSTÁCEOS

São organismos do Filo Arthropoda (assim como insetos, aranhas e escorpiões), definidos por possuírem corpo segmentado e apêndices articulados.

O esqueleto externo dos crustáceos é o que temos que remover (a casca) quando limpamos o camarão para comê-lo.



**Figura 15.3:** Reconstrução da fauna de Ediacara de pouca diversidade.

**MEDUSAS**

As águas-vivas que você encontra às vezes na areia da praia são mais conhecidas entre os especialistas como medusas.

Existe um imenso debate sobre que tipos de animais habitaram a Terra nesta época. Para você entender a importância de Ediacara, basta lembrar que esse ambiente é tão especial que animais sem qualquer parte dura são preservados, como as **MEDUSAS**, além de proto-artrópodos (ancestrais dos artrópodos), e possivelmente vermes. Mais recentemente, esse mesmo tipo de fauna foi encontrado em diversos outros locais como a Namíbia, a Irlanda, a Inglaterra, a Rússia e o Canadá. Note que, neste caso, a fauna típica ajuda os pesquisadores a datar o sedimento e a compreender melhor a evolução dos animais. Como você pode ver na **Figura 15.3**, nenhum representante dessa fauna possui cabeça. Na realidade, eles nem mesmo possuíam sistemas (circulatório, respiratório e digestório) definidos. Repare que ainda nessa época todos os organismos que habitavam a Terra eram marinhos; o ambiente terrestre era árido, sem vida.

**CAMBRIANO**

No início do Cambriano (545 milhões de anos atrás), aconteceu uma sequência de mudanças dramáticas (biológicas, geológicas e climáticas) no planeta. Por exemplo, a posição das placas tectônicas era tal que os continentes estavam relativamente distantes uns dos outros (aumentando a área de mar raso na Terra) e concentrados ao longo do Equador (**Figura 15.4**). Esses dois fatores aumentavam a área de ambiente habitável pelos organismos cambrianos. Naquela época, como os organismos habitavam as margens dos continentes, quanto mais espalhadas estivessem as placas tectônicas maior o espaço disponível para os organismos ocuparem. Esse espaço não seria muito proveitoso se as placas estivessem nos pólos terrestres em vez do equador, pois a maior parte dos animais não consegue sobreviver em temperaturas muito baixas. Assim, durante o Cambriano, em termos geológicos e climáticos, as condições eram ótimas para os animais da época.

**Figura 15.4:** Posição dos continentes no início do Cambriano. Note o espalhamento dos continentes.





**Figura 15.5:** Fauna do Cambriano.

De uma maneira impressionante, a diversidade de vida na Terra passou de organismos simples, como aqueles classificados como esponjas e cnidários (Figura 15.3), a organismos extremamente complexos, como esses ilustrados na Figura 15.5. Essa diferença foi tão grande que os especialistas chamam a diversificação do Cambriano de explosão do Cambriano. Desde a época de Darwin, sabemos que a diversidade da vida na Terra aumentou durante esse período. Essa explosão de vida deu origem aos organismos com esqueleto, que aparecem e dominam rapidamente as paisagens do nosso planeta. Todos os filos que conhecemos hoje em dia, como Arthropoda (que hoje inclui os insetos, aranhas, escorpiões etc.), Chordata (que hoje inclui mamíferos, aves, anfíbios etc.), Echinodermata (que hoje inclui ouriços do mar, estrelas do mar etc.), Porifera (que hoje inclui esponjas) dentre outros já faziam parte da fauna do Cambriano. Na realidade, essa fauna do Cambriano era tão diversa que alguns animais que encontramos no registro fóssil dessa época não puderam ser classificados nos filos atuais.

Em termos de anatomia dos organismos, algumas características muito interessantes surgiram durante a explosão do Cambriano. A simetria bilateral, por exemplo, apareceu nessa época. Ou seja, os primeiros organismos que tinham o corpo formado por dois lados simétricos (espalhados), sendo a parte ventral diferente da parte dorsal. As vantagens desse tipo de simetria para os organismos ainda não estão bem estabelecidas. Uma outra questão interessante foi o aparecimento da metameria. Alguns autores acreditam que a **METAMERIA** (ou segmentação, formação do corpo através da multiplicação de um segmento) permite

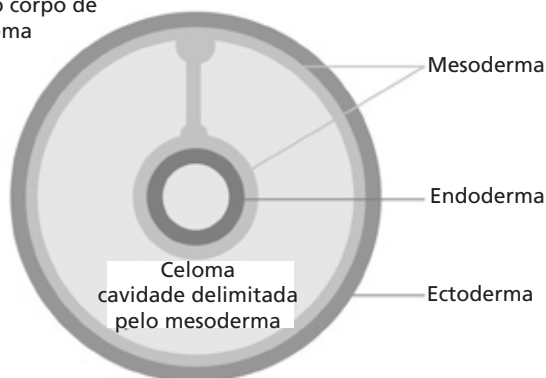
#### **METAMERIA**

Característica de animais cujos corpos são divididos em uma série longitudinal de unidades semelhantes repetidas, também chamadas de segmentos.

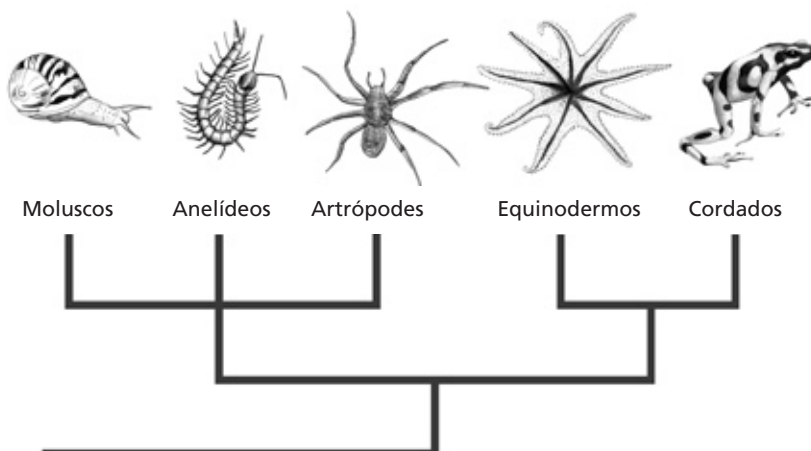
uma "economia" de genes. Isso significa que o organismo não precisaria de um gene determinando cada órgão, ou tecido para cada um dos segmentos, já que eles são idênticos anatomicamente. Um único gene determinante de metameria e genes determinantes para um segmento seriam suficientes para formar um organismo completo.

Uma outra característica que surgiu nos fósseis dessa época foi o celoma (Figura 15.6). O celoma é uma cavidade interna do corpo de alguns organismos dentro da qual órgãos se desenvolvem. Por exemplo, o tubo digestivo passa por dentro e é envolvido pela cavidade celomática nos vertebrados. Uma cavidade no interior do corpo ajudou os invertebrados da época do Cambriano a aumentarem de tamanho sem que fosse necessário aumento do fluxo de oxigênio para suprir as células. Além disso, o celoma ajudou os organismos a se locomoverem, já que o fluido celomático que preenche a cavidade celômica auxilia na movimentação do corpo.

Seção transversal do corpo de um animal com celoma



**Figura 15.6:** Esquema de celoma e filogenia dos organismos celomados.



## FILOS E PLANOS DE CORPO

Você se lembra da Aula 4 sobre a Taxonomia? Lembre-se de que os domínios são os grupamentos mais abrangentes, seguidos pelos reinos e pelos filos. Olhando para a diversidade de espécies naturais e para a diversidade dos grandes grupos você pode achar a separação pouco lógica. Por que o Filo Arthropoda possui em torno de 500.000 espécies, enquanto o Filo Chordata possui apenas 40.000? Se os filos são grupamentos equivalentes hierarquicamente, todos eles deveriam conter o mesmo número de espécies. Ou não? Na realidade, não. Se você pensar um pouquinho verá que esses nomes têm significados especiais. Você lembra daquele exemplo do estojo da Aula 1? Pois é, é como se tivéssemos muito mais canetas do que lapiseiras. Na realidade, os diferentes filos dos animais compreendem organismos que apresentam diferentes planos de corpo, o que não tem relação com o número de representantes do filo. Por exemplo, o Filo Arthropoda representa um plano de corpo diferente do Filo Chordata. Todos os artrópodos têm o corpo segmentado e têm apêndices articulados, isto é, suas pernas podem se dobrar. Os cordados são definidos de uma outra forma, que é a presença de uma notocorda que em uma parte desse grupo (i.e., nos vertebrados) vai dar origem à coluna vertebral. Assim, a importância da diversificação do Cambriano passa pela origem de todos os filos vivos e de mais outros que já se extinguiram.

## DESENVOLVIMENTO

A vida dos organismos multicelulares produzidos sexualmente começa com a fusão do espermatozóide com o óvulo, formando o zigoto. O zigoto irá se dividir em duas células, através da mitose. Essas duas células irão se dividir em quatro células e assim por diante até a formação do embrião que irá se desenvolver até o nascimento. Entretanto, organismos multicelulares não nascem completamente formados. Na realidade, eles se formam através de um processo lento de mudanças progressivas que chamamos de desenvolvimento. O estudo do desenvolvimento animal tem sido tradicionalmente chamado de embriologia, e o organismo em desenvolvimento era chamado de embrião. Entretanto, o desenvolvimento de um organismo não é limitado ao período antes do nascimento, pelo contrário, um organismo se desenvolve durante toda sua vida. O desenvolvimento tem duas consequências: a diferenciação celular e a reprodução do organismo. Através da diferenciação celular, uma única célula ovo (zigoto) dá origem a todos os tipos celulares de um organismo.

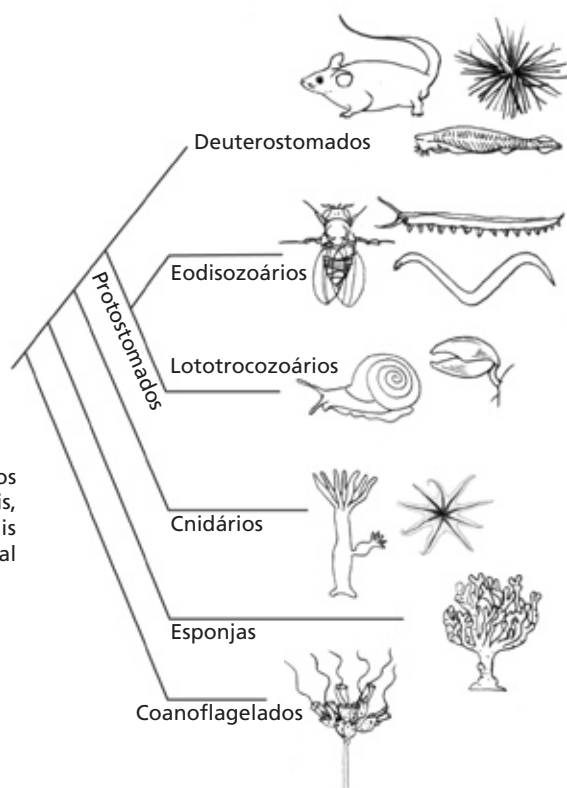


Os organismos multicelulares apareceram na história da vida na Terra depois dos organismos unicelulares, como já vimos no início da aula. Portanto, se quisermos entender o processo de desenvolvimento nos organismos multicelulares, devemos começar a entender esse processo nos protistas. Realmente, nos protistas já podemos encontrar alguns traços de desenvolvimento, como por exemplo, os primeiros indícios de controle de mudanças morfológicas, do uso da superfície celular mediando cooperação entre indivíduos, e as primeiras ocorrências de reprodução sexuada.

Dentre os animais, as esponjas são especiais, pois pouco se sabe sobre seu desenvolvimento. Os cnidários (como as medusas, anêmonas e corais) são **ANIMAIS DIPLOBLÁSTICOS** e com simetria radial do corpo. Os animais diploblásticos têm duas camadas embrionárias, enquanto os triploblásticos (insetos, anelídeos, equinodermas, cordados etc.) possuem três camadas embrionárias. Dentre os triploblásticos, os animais celomados apresentam a cavidade descrita anteriormente como celoma. Os celomados podem ser divididos, por sua vez, em dois grandes grupos: os protostomados e os deuterostomados, pela sequência de eventos que formam as aberturas embrionárias nesses dois grupos.

### ANIMAIS DIPLOBLÁSTICOS

Apresentam o endoderma e o ectoderma, e animais triploblásticos além dessas duas camadas apresentam também o mesoderma, que vai dar origem ao celoma.



**Figura 15.7:** Filogenia dos grandes grupos dos animais, com os protistas coloniais representando o ancestral comum a todos.



## EMBRIOLOGIA E EVOLUÇÃO

Podemos afirmar que o desenvolvimento embrionário é a única evolução realmente observável; a única transformação de um ser vivo, sensível à escala de vida humana, sem descontinuidades, sem lacunas, desde o ovo até o adulto. Resta saber se essa transformação de ovo fecundado (unicelular) a indivíduo adulto (multicelular) repete bem a imagem dessa evolução que se passou há milhões de anos, sob o efeito conjunto de variações, de isolamentos e da própria seleção natural. Apenas uma coisa é certa: um adulto não volta jamais à forma de ovo! Existe, portanto, uma polaridade no desenvolvimento embrionário. Nos vertebrados, o mostruário desse desenvolvimento durante o tempo evolutivo nos permite constatar que as características mais gerais (coluna vertebral, crânio, brânquias) aparecem antes, enquanto as mais especializadas (mandíbula, pulmões, patas e dedos) aparecem posteriormente. Existe, portanto, uma ordem no aparecimento das estruturas corporais que globalmente concorda com a ordem sugerida por nós através da observação da diversidade dos adultos. Isso nos confirma, por exemplo, que os traços dos organismos ligados à vida aquática precedem estes que permitem a vida dos organismos terrestres.

## RESUMO

O aumento do número de células de um organismo envolve a cooperação entre células especializadas nas mais diversas funções. Para células cooperarem, elas precisam se comunicar e essa comunicação permite a troca de água, alimento e sais minerais. Essa cooperação entre células aconteceu independentemente em animais, plantas, fungos, bactérias coloniais etc. Os primeiros eucariontes unicelulares datam de 1,6 ou 1,8 bilhão de anos atrás. Os primeiros animais multicelulares que habitavam a Terra no período Pré-Cambriano são chamados de Fauna de Ediacara. O período Cambriano marca a maior radiação de formas de que temos registro na história da vida na Terra. Todos os filos existentes e outros tantos já extintos surgiram naquela época. A cavidade celomática, a metameria e a simetria bilateral marcaram os animais do Cambriano, precipitando o surgimento dessa enorme diversidade. Em termos geológicos, os continentes estavam dispersos em suas placas tectônicas em torno do Equador. Esse posicionamento aumentou a área disponível para os organismos da época habitarem, ajudando a aumentar a diversificação das espécies do Cambriano.



## Origem do sexo

# AULA 16

## objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Entender a importância da reprodução sexuada na evolução dos organismos.
- Conhecer as vantagens e desvantagens da reprodução sexuada.

### Pré-requisitos

Aulas 5 e 6.

## REPRODUÇÃO E SEXO

Para que tenhamos uma medida da importância da reprodução nos organismos, vamos imaginar que um indivíduo pode ser capaz de obter comida, evitar ser predado, e sobreviver ao ambiente local. No entanto, só existe um fator que pode contribuir para seu sucesso evolutivo: a quantidade de genes com que o organismo contribui para a geração seguinte, ou seja, o sucesso reprodutivo do organismo. Ele pode ser o mais rápido e eficiente na captura de alimentos, pode evitar seus predadores, mas sem a capacidade de passar esses atributos para a próxima geração (i.e., de reproduzir-se), tais características morrerão junto com ele. Nesta aula, iremos discutir sobre a origem da reprodução sexuada.

### ANTROPOCENTRISMO

É a interpretação do universo em termos de valores e experiências humanas.

Como humanos, a palavra reprodução imediatamente nos remete a sexo entre dois indivíduos. Mas isso faz parte da visão **ANTROPOCÊNTRICA** do mundo que nos rodeia, já que muitos organismos se reproduzem sem sexo. Sexo evoluiu ao longo do curso da vida em nosso planeta. Como ocorreu essa evolução? Para responder a essa questão, vamos voltar aos procariontes.

### FISSÃO BINÁRIA

É a reprodução de uma célula por divisão simples em duas partes iguais.

Os procariontes se reproduzem assexuadamente através de **FISSÃO BINÁRIA**. Esse mecanismo de reprodução produz cópias idênticas da célula original (que é o indivíduo) sem recombinação gênica. Entretanto, outros processos podem promover a recombinação (isto é = troca) gênica entre procariontes, como por exemplo: a) transformação, na qual os genes são diretamente assimilados do ambiente através de moléculas de DNA livres no meio; b) conjugação, quando os genes são transferidos de um procarionte para outro; c) transdução, quando ocorre transferência de genes entre dois procariontes através de vírus.

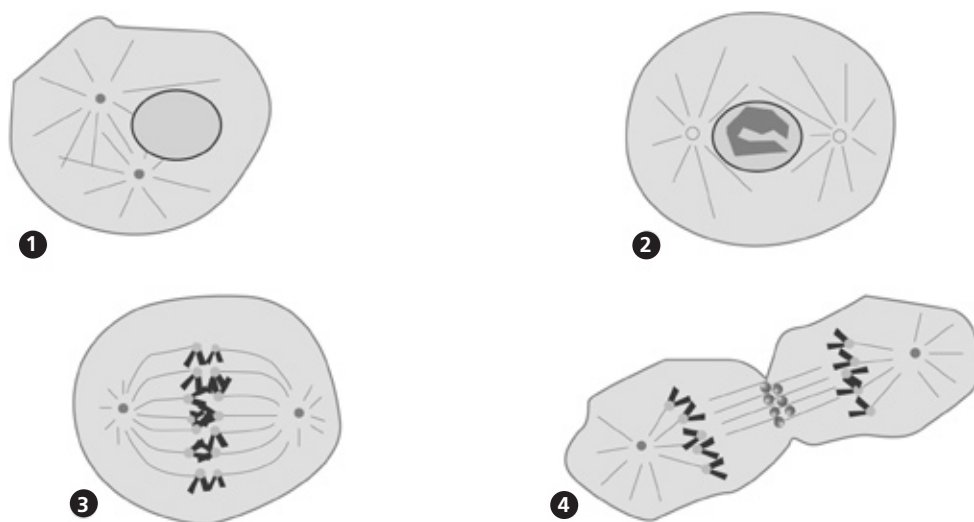
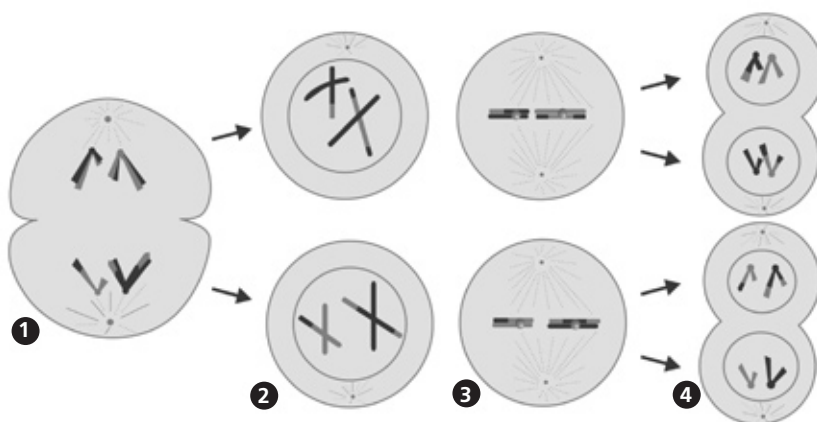


Figura 16.1: Esquema simplificado da mitose.

No entanto, qualquer um desses processos é radicalmente diferente daqueles que ocorrem hoje em organismos eucariontes, os quais são capazes de realizar reprodução sexuada envolvendo troca gênica entre dois indivíduos. A reprodução de organismos eucariontes se dá, em última análise, através da reprodução de suas células. No caso dos eucariontes, entretanto, dois processos são responsáveis pela reprodução celular: a **mitose** e a **meiose**.

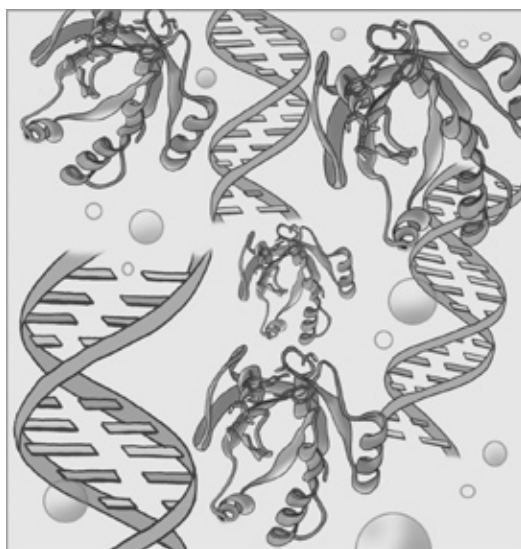


**Figura 16.2:** Esquema simplificado da meiose.

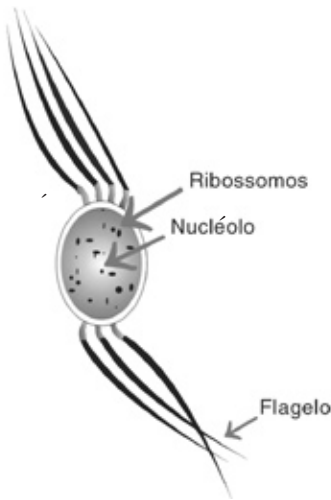
A mitose caracteriza-se por um ciclo que produz cópias idênticas à célula original (**Figura 16.1**). As células somáticas dos organismos eucariontes são duplicadas pela mitose. No caso da meiose, um ciclo produz células com metade do número de cromossomos da célula original (**Figura 16.2**). Apenas as células germinativas, que darão origem aos gametas, são produzidas pela meiose. Para fins deste curso, a reprodução assexuada é constituída por qualquer modo de reprodução que não envolva meiose e fertilização, como a reprodução sexuada.

### Origem do sexo

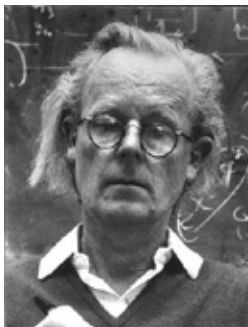
O mundo biológico provavelmente nasceu sexuado. Nos primórdios do mundo do RNA, trocas gênicas entre diferentes moléculas soltas na sopa primordial devem ter acontecido freqüentemente (veja Aula 7, sobre sopa primordial) (**Figura 16.3**). Naquele período, sem a proteção e o abrigo da membrana celular, os "genes" estavam expostos aos efeitos danosos do ambiente que os cercava.



**Figura 16.3:** Macromoléculas (DNA, e proteínas) numa sopa primordial, ainda sem a individualização dos organismos.



**Figura 16.4:** O primeiro organismo deve ter sido semelhante a uma bactéria.



**JOHN MAYNARD-SMITH**

Nasceu em Londres em 1920. No início de sua carreira foi engenheiro aéreo. Após essa experiência, se formou em Zoologia pela Universidade de Londres, e hoje é professor emérito da Universidade de Sussex. Seus principais trabalhos envolvem a teoria dos jogos e as grandes transições em evolução.

A quebra e a perda de nucleotídeos são exemplos de danos que provavelmente ameaçaram a existência daqueles "genes" antigos.

Misturados no ambiente, sem qualquer membrana para enclausurar seus erros, "genes" danificados simplesmente não seriam replicados. Eles serviriam como matéria-prima, i. e., como nucleotídeos, para que genes íntegros se replicassem. O sexo como mistura com objetivo de recuperação de erro genético viria facilmente a esses replicadores. No mundo do RNA (descrito na Aula 7), muita promiscuidade e pouca individualidade caracterizavam a vida.

A célula foi uma peça fundamental na evolução dos organismos (Figura 16.4). Ela protege os genes do indivíduo dos efeitos danosos do ambiente. Além disso, permite que recursos energéticos e proteínas estejam sempre disponíveis para uso interno e não em difusão, podendo ser usados por outros organismos. Em contrapartida, a individualidade tem seus custos. Uma vez com parede celular, os erros genéticos (ou seja, mutações) ficavam presos no interior da célula. Sexo pode ter surgido como uma forma de obter cópias funcionais de genes mutados entre diferentes indivíduos.

De acordo com a distribuição filogenética de características ligadas à reprodução sexuada e ao tempo estimado de divergência entre espécies, alguns autores inferiram que a recombinação evoluiu há mais de 3 bilhões de anos. A reprodução sexuada, propriamente dita, evoluiu bem mais tarde, numa linhagem antiga de eucariontes entre 1 e 2 bilhões de anos. Mas como essa evolução aconteceu?

Em aulas anteriores, observamos que o estudo da evolução de características complexas tais como a reprodução sexuada deve envolver a evolução da característica através de passos intermediários mais simples e possíveis de aparecerem espontaneamente ao longo da evolução dos organismos. Portanto, qual é o tipo mais simples de reprodução sexuada?

Qualquer modo sexuada de reprodução envolve duas fases. A primeira requer a produção de gametas pela meiose, uma divisão celular que reduz o número de cromossomos à metade. A segunda requer a fusão de dois gametas para produzir o zigoto e, assim, reconstituir o número original de cromossomos do indivíduo diplóide. No caso da evolução do sexo, um possível cenário foi descrito por John Maynard-Smith. Naturalmente, todos os passos intermediários devem apresentar vantagem imediata ao organismo portador, mesmo que pequena.

## FUSÃO CELULAR

Pode-se imaginar que o mecanismo de reprodução sexuada se iniciou com a simples fusão de duas células. A vantagem de uma fusão celular é clara: mais proteínas, mais organelas e mais material genético para o organismo. Nesse caso, mesmo que os organismos originais possuísem defeitos (mutações), a fusão provavelmente iria consertar os problemas, já que o material genético estava duplicado. Por exemplo, se um organismo tivesse um defeito em uma determinada enzima, a fusão com um organismo não defeituoso iria mascarar a mutação deletéria e o organismo fusionado iria continuar produzindo uma cópia da enzima funcional.

Por outro lado, com o aumento da quantidade de material genético, mais tempo a célula leva para duplicá-lo. Isso faria a célula diminuir a velocidade de reprodução pela metade, o que é uma grande desvantagem. Assim, manter a fusão celular só seria concebível por algumas gerações, já que a desaceleração exacerbada da reprodução inibiria outras possibilidades. Portanto, a redução do número de cromossomos (através da meiose) deve ter evoluído logo depois do mecanismo de fusão celular.

### SEXO E AMOR

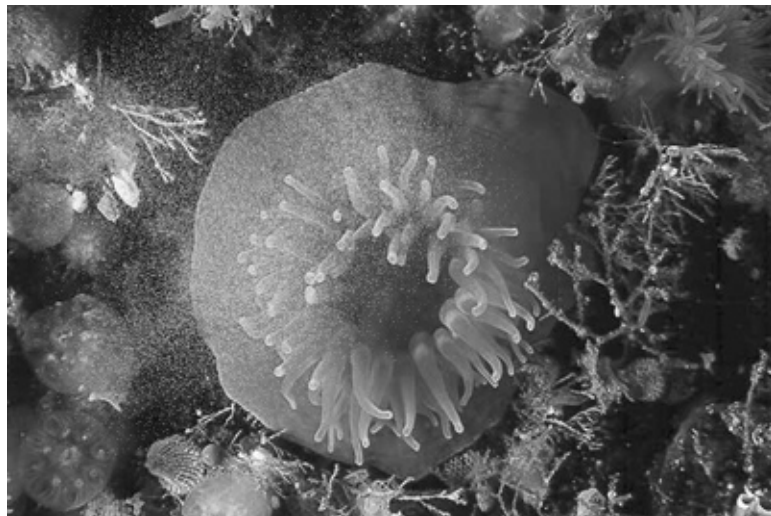
No início dos tempos, de acordo com Aristófanes, o mundo era povoado por seres humanos extraordinários. Cada indivíduo possuía quatro pernas, quatro braços, duas caras, dois corações – ou seja, o dobro do número de características do ser humano moderno. Foi aí que o deus maior, Zeus, querendo reduzir o poder da humanidade, ordenou a divisão de cada um dos seres em dois. O deus Apolo cortou os humanos pela metade, recolheu a pele cortada e alisou as rugas, com exceção de algumas na região do umbigo. Obedecendo às ordens de Zeus, a face humana ficou voltada para o umbigo para que eles se lembrassem da divisão. Desde então os humanos passam suas vidas numa busca constante para se reunir com as suas metades e a reprodução sexuada seria a forma de união dessas duas metades. Aristófanes explica que por isso o ser humano é motivado pelo amor, "o amor que restaura nossa condição ancestral, tentando moldar dois seres em um e cura todas as feridas que a humanidade sofreu ao longo dos anos".

## DESVANTAGEM DO SEXO

O primeiro grande problema para explicar a evolução do sexo é o enorme custo energético de manter um estilo de vida sexuado. Na conversão de energia em prole, a reprodução assexuada é mais eficiente. A reprodução de um indivíduo dá origem a outros que, em geral, são separados do organismo parental em estágios avançados de seu ciclo de vida, aumentando as chances de sobrevivência. Além disso, o indivíduo que se reproduz assexuadamente garante que 100% dos seus genes irão para cada um de seus descendentes. Por exemplo, em anêmonas do mar do gênero *Actinia* (Figura 16.5), a liberação da prole reproduzida assexuadamente ocorre através da liberação de pequenos indivíduos mantidos no interior do **CELÊTERO** da anêmona. Com isso, o custo energético devido a predação ou morte de gametas ou larvas na coluna d'água é economizado.

### CELÊTERO

É a cavidade interna das anêmonas.



**Figura 16.5:** Uma anêmona do mar do gênero *Actinia* liberando filhotes produzidos assexuadamente na coluna d'água.

Já no caso da reprodução sexuada em animais marinhos, a quantidade de energia desperdiçada por vezes é enorme, como no caso de organismos com fertilização externa (esponjas, anêmonas etc.), quando os organismos parentais liberam gametas na coluna d'água e milhões deles não são fertilizados. Na fertilização interna (como em mamíferos, aves etc.), um menor número de gametas é perdido, embora o organismo precise investir energia de outras maneiras, como no encontro do parceiro.



Além disso, o despendimento maior de energia por parte dos dois organismos parentais torna-se ainda mais custoso se pensarmos no fato de que apenas 50% de seus genes são passados para cada um de seus descendentes.

Um paradoxo surge quando alguém tenta explicar a evolução do mecanismo sexuado de reprodução. Existem dois tipos de reprodução sexuada no que diz respeito ao investimento na prole. Nas espécies **ISOGÂMICAS**, o gameta feminino e o masculino possuem aproximadamente o mesmo tamanho, indicando uma contribuição semelhante dos dois sexos para formação do zigoto.

Por outro lado, espécies anisogâmicas são aquelas em que o gameta feminino é maior que o masculino. O óvulo provê alimento para o zigoto e por isso a fêmea gasta mais energia para produzi-lo do que o macho na produção do espermatozóide. Grande parte dos animais é **ANISOGÂMICA**. Ou seja, os machos contribuem com menos energia na formação do zigoto, apesar de fornecerem os mesmos 50% em termos de sucesso reprodutivo de seus genes.

Logo após o cruzamento, a maior parte dos machos partem (freqüentemente para cruzar de novo), deixando para a fêmea toda a responsabilidade de cuidar e prover a cria. Alguns machos de peixes, aves, insetos, por exemplo, ficam e providenciam energia e recursos para cuidar de seus filhotes. Mas esses últimos são exceções na natureza, machos de uma maneira geral não cuidam de seus filhotes. Em espécies compostas inteiramente de fêmeas assexuadas, todos os indivíduos contribuem igualmente com a produção e o cuidado da prole.

Uma fêmea de espécie anisogâmica, com reprodução sexuada, poderia ter duas vezes mais netos se ela fosse assexuada com o mesmo despendimento energético. Por exemplo, se examinarmos a distribuição filogenética do sexo, observaremos exatamente o oposto do que poderíamos prever com conhecimento dos custos: em espécies isogâmicas (nas quais os dois indivíduos parentais contribuem igualmente na reprodução) a porcentagem de reprodução assexuada é maior do que em organismos anisogâmicos onde o custo da reprodução sexuada é maior.

**ISOGAMIA**

É quando os gametas femininos e masculinos têm tamanhos semelhantes, e

**ANISOGAMIA**

É quando seus tamanhos eles são diferenciáveis.

**DETERMINISMO**

Princípio segundo o qual tudo no universo está submetido a leis necessárias e imutáveis.

**VANTAGEM DO SEXO**

Apesar desse gasto superior de energia, a maior parte das espécies existentes possui alguma forma de reprodução sexuada; portanto, sem querer parecer **DETERMINISTA**, deve haver alguma vantagem na reprodução sexuada. Ela aumenta a produção e o alastramento de características vantajosas. Por exemplo, sexo pode ser um meio de criar novos fenótipos vantajosos, colocando, num mesmo indivíduo, alelos mutantes que apareceram inicialmente em indivíduos diferentes.

Duas teorias principais sobre o benefício do sexo foram propostas. A visão mais aceita é a que reconhece que o sexo permite a produção de uma prole mais diversa que qualquer uma produzida assexuadamente. De acordo com essa teoria, a habilidade de produzir variabilidade gênica aumenta a disposição de se adaptar a novas e complexas mudanças no ambiente. Uma nova abordagem admite que a variação ajuda organismos de vida longa a combater parasitas com tempo de vida mais curto e, portanto, que podem evoluir mais rapidamente. De acordo com essa visão da variação, o sexo não beneficia organismos sexuais, mas sim seus filhos.

Em outras palavras, se considerarmos dois indivíduos idênticos, um reproduzindo sexualmente e outro assexuadamente, o sexuado não tem maiores chances de reproduzir do que o assexuado. Pelo contrário, o sexuado deve ter menos chances de reproduzir do que o assexuado, como já mencionamos. No entanto, ter uma prole diversa pode significar que o organismo sexuado vai acabar com mais filhotes sobrevivendo e se reproduzindo do que o assexuado. Por exemplo, se o ambiente fica mais frio para um grupo de mamíferos, apenas os filhotes mais peludos deverão sobreviver. A variabilidade produzida por espécies sexuais pode facilitar a sobrevivência dos filhotes. Vários dados sugerem que organismos mais variáveis podem montar uma defesa mais eficiente contra parasitas do que hospedeiros menos variáveis.

Mesmo se esse tipo (mais vantajoso) ainda não existir na população, dois organismos sexuais têm alguma chance de produzi-lo através da recombinação de seus genes. Isso nos leva a uma outra vantagem da reprodução sexuada: a recombinação gênica. O benefício fica evidente quando mais de um *locus* carrega alelos vantajosos em indivíduos diferentes. Isso significa que apenas através da recombinação essa população poderá apresentar os dois alelos.

Por exemplo, vamos considerar dois *loci*, A e B, *fixados* para os genes A e B, respectivamente. Em um determinado momento, em um indivíduo da população, o gene A sofre uma mutação vantajosa e se torna **a**. A vantagem adaptativa do indivíduo é grande e ele vai espalhando rapidamente seus descendentes pela população. Antes da fixação desse novo alelo vantajoso na população, um indivíduo com genótipo A sofre uma mutação, também vantajosa, no *locus* B. Nesse caso, apenas através da reprodução assexuada, os indivíduos da população seriam **a** ou **b**, nunca **ab**, o genótipo ideal.

Por outro lado, alguns autores advocam que o sexo e a recombinação desfazem a vantagem que eles criam. Vamos considerar, por exemplo, um casal de aves que vive numa floresta cujas folhagens mudaram ligeiramente de cor. Um de seus filhotes, produzido sexuadamente, por sorte possui a cor da pelagem bem parecida e pode se disfarçar particularmente bem e evitar ser predado. Esse filhote consegue sobreviver e se reproduzir. No entanto, ele também se reproduz sexuadamente.

Assim, misturando suas características com as de seu parceiro, a combinação de genes que produziu a coloração poderá ser quebrada pela recombinação, retornando a pelagem à coloração original.

**Figura 16.6:** Uma catraca que através da corrente de água gera energia para moer cana.

## SEXUADO E ASSEXUADO

A situação ideal para uma população é quando ela tem a capacidade de se reproduzir tanto sexuada quanto assexuadamente. Quando uma espécie invade um ambiente abaixo da sua capacidade de suporte, o indivíduo se reproduz assexuadamente, e rapidamente a população se espalha pela área. Quando a espécie já está estabelecida, inicia uma fase de reprodução sexuada, aumentando sua variabilidade. No entanto, segundo alguns autores, essa situação de sexuada alternando com assexuada é perigosa. A catraca de Muller é uma teoria que diz que uma população, depois de um grande número de gerações reproduzidas assexuadamente, só conseguirá se reproduzir dessa maneira. Mas vamos devagar. Em primeiro lugar, catraca é uma roda denteada com uma trava que só permite rodar para um lado (Figura 16.6).



A analogia vem do fato de a roda não poder voltar atrás, assim como a população não pode voltar a se reproduzir sexuadamente. Mas por que isso acontece? Isso acontece porque, em qualquer população de uma espécie assexuada, um número grande de mutações deletérias recessivas são acumuladas com o tempo. Como essas mutações são recessivas, elas ficam mascaradas nos heterozigotos e os indivíduos portadores não são eliminados da população pela seleção natural. Assim, o número dessas mutações vai aumentando em relação ao tamanho da população. As mutações deletérias vão se acumulando nos diferentes *loci* e nos diferentes indivíduos. Pouco a pouco todos os indivíduos da população possuem centenas de alelos deletérios. Se eles voltarem a se reproduzir sexuadamente, a recombinação irá juntar dois alelos recessivos e deletérios em cada cruzamento. Dessa forma, aumenta a probabilidade de a população inteira ser extinta.

## RESUMO

Apenas as células germinativas, que darão origem aos gametas, são produzidas pela meiose. A reprodução assexuada é qualquer modo de reprodução que não envolva meiose e fertilização, como a reprodução sexuada. O primeiro grande problema para explicar a evolução do sexo é o custo energético ligado à reprodução sexuada. A escolha do parceiro e o desperdício de gametas são alguns dos fatores que levam ao maior gasto de energia na reprodução sexuada. Não obstante, quase todas, senão todas as espécies possuem algum mecanismo de troca do material genético entre seus indivíduos. A grande vantagem da reprodução sexuada é a geração de variabilidade no sentido de novas combinações de genes entre os indivíduos. Apenas através da recombinação, dois genes vantajosos que apareceram em organismos diferentes podem, em algumas gerações, ficar no mesmo indivíduo.

## **AUTO-AVALIAÇÃO**

1. Qual a diferença primordial entre reprodução sexuada e assexuada?
2. Qual o custo associado à reprodução sexuada?
3. Se a reprodução sexuada é tão desvantajosa (energeticamente), por que ela está presente na grande maioria das espécies vivas?



## Filogenia e biogeografia

AULA

17

### objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Familiarizar-se com as ferramentas de análise filogenética e biogeográfica.

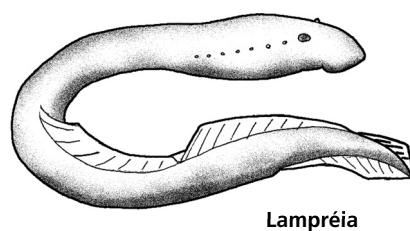
### Pré-requisitos

Aulas 3, 4, 5, 14 e 15.

## **INTRODUÇÃO**

Você se lembra das aulas de Filogenia e de Taxonomia? Você lembra como a Taxonomia se relaciona com a Filogenia? Pois é, a Taxonomia deve ser baseada na Filogenia. Como a Filogenia é simplesmente o traçado histórico das espécies de um determinado grupo, a divisão desse grupo em subgrupos deve ser baseada em história evolutiva também. Mais especificamente, as diferentes categorias da Taxonomia, como gêneros, famílias, ordens, etc. devem conter espécies que tenham uma maior proximidade evolutiva entre si do que com outras espécies de outras categorias.





Lampréia

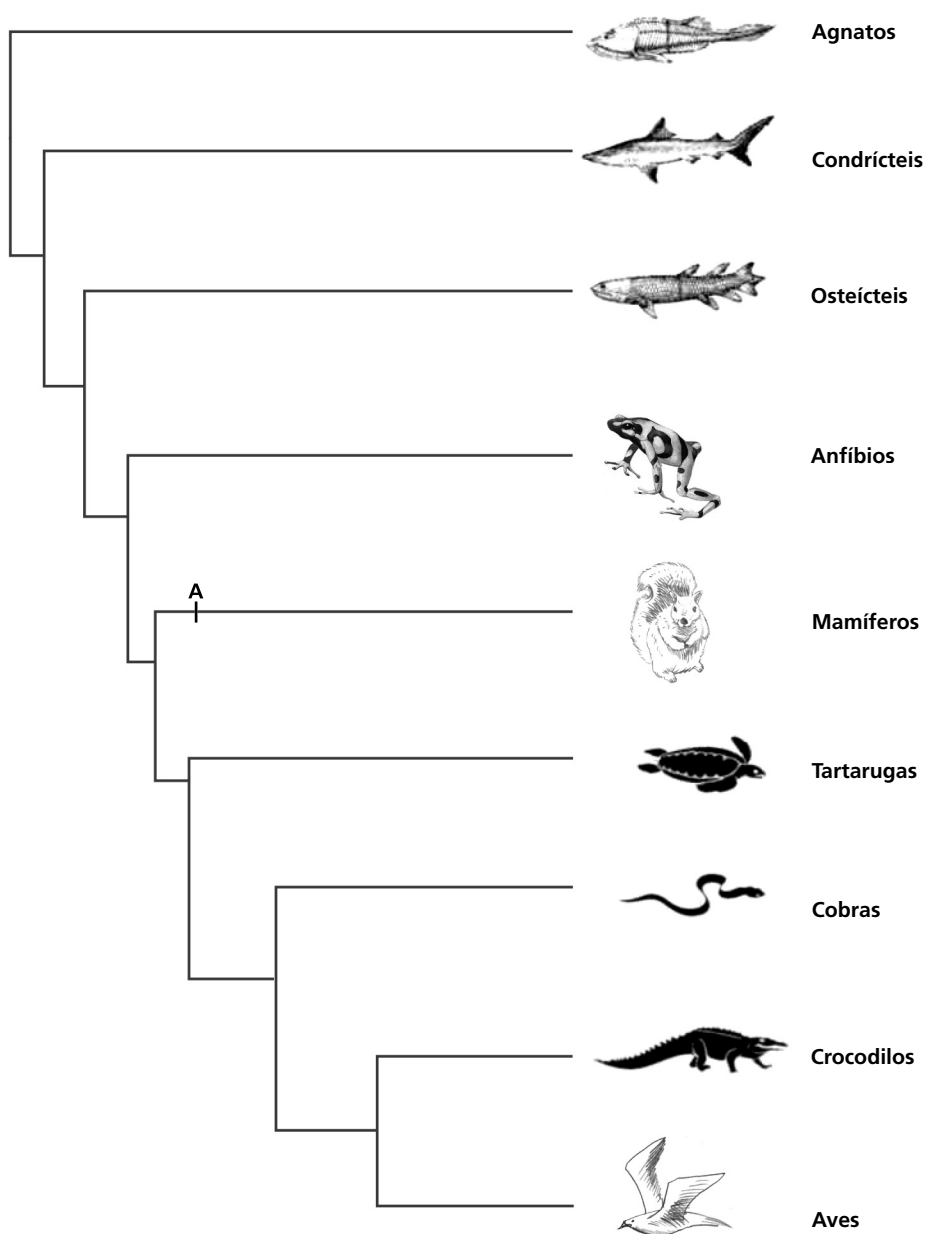


Figura 17.1: Filogenia de grandes grupos de deuterostomados.

Sistemática é a ciência que une a Taxonomia, ou seja, a ciência da classificação dos organismos, com a Filogenia, a ciência que traça a história evolutiva dos organismos. Assim, os sistematas fazem a Taxonomia baseada na Filogenia. Porém, a Taxonomia nem sempre foi assim. Para começar, ela surgiu antes mesmo de a evolução ser aceita por grande parte da comunidade científica. Isso significa que a Taxonomia é conceptível sem evolução. Vamos pensar mais um pouquinho. Ora, se Taxonomia é a simples classificação de organismos vivos, isso naturalmente pode acontecer sem evolução, pois sabemos classificar coisas inanimadas também, tais como mesas, cadeiras, portas etc. Você lembra daquele exemplo do estojo da primeira aula? Pois é, ali nós classificamos objetos que não são relacionados por evolução, e o fizemos em três categorias: canetas, lapiseiras e lápis. Portanto, claramente a classificação não requer qualquer tipo de relacionamento histórico entre os objetos classificados, nem mesmo entre os seres vivos. Dessa forma, os primórdios da Taxonomia de Lineu, as espécies eram classificadas pelo critério da semelhança, ou similariedade, o mesmo usado para classificar canetas, lapiseiras e lápis.

Entretanto, quando a evolução entra na história, a coisa muda um pouquinho. Para conseguirmos estabelecer quais espécies são mais próximas evolutivamente das outras, precisamos estudar cuidadosamente as características de todos os organismos em questão. (Em Introdução à Zoologia você verá com mais detalhes todo esse procedimento, mas aqui daremos uma breve introdução a essa área.) Porém, antes de iniciarmos essa análise de caracteres vamos estabelecer primeiro algumas definições novas e importantes para a análise filogenética.

Em Sistemática, as características que encontramos na diversidade biológica são chamadas de caracteres. Os caracteres se apresentam em determinados organismos como estados, que são as variações que esse apresenta nas espécies em questão. Ficou muito difícil? Então vamos dar um exemplo para facilitar. Na espécie humana, a cor dos olhos é um caráter que possui vários estados, tais como: olhos pretos, olhos castanhos, olhos verdes, olhos azuis, etc. Ou seja, estados do caráter “cor de olho” são os tipos de variação que ele exibe nos indivíduos da população humana. Repare que apenas a presença do caráter em si não denota variabilidade. Para termos variabilidade, um caráter deve apresentar pelo menos dois estados. Esses dois estados devem necessariamente se apresentar em organismos diferentes.

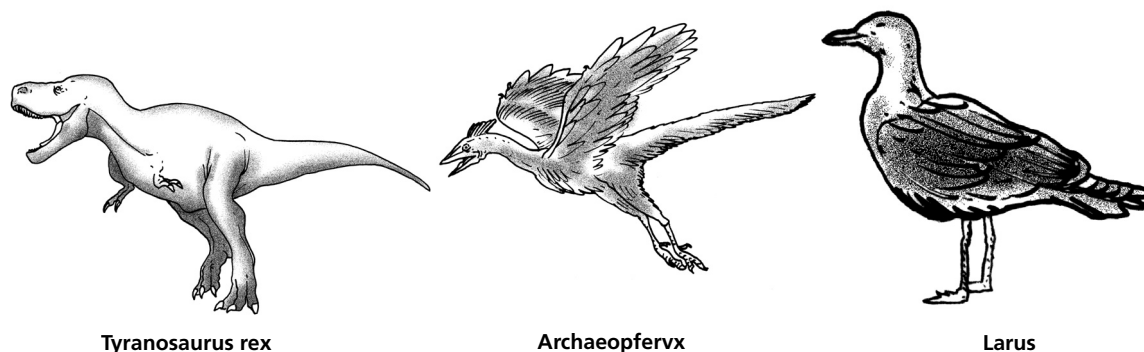


Figura 17.2

Por exemplo, na **Figura 17.2** temos três espécies, duas fósseis o dinossauro bipedal (*Tyrannosaurus rex*), a ave ancestral (*Archaeopteryx*) e uma espécie moderna, a gaivota (*Larus*). Essas três espécies possuem vários caracteres que podem ser usados para a taxonomia, como o caráter “presença/ausência de asas”. Esse caráter se apresenta em dois estados: com asas e sem asas. No dinossauro, que não possui asas, nós conferimos o estado de asas ausentes. Nas outras duas espécies, que possuem asas, nós conferimos o estado de asas presentes. Repare, que estamos comparando o mesmo caráter nas três espécies: a presença ou a ausência de asas.

Tal como a presença ou a ausência de asas, dois estados de caráter definem um caráter variável. Os caracteres variáveis podem ser usados para classificação, enquanto os invariáveis não. Isso é fácil de verificarmos a causa, imagine fazermos uma classificação de mamíferos, usando como caráter “presença/ausência de glândulas mamárias”. Seria impossível, não é mesmo? Pois todos os mamíferos possuem glândulas mamárias.

Portanto, para iniciarmos qualquer classificação precisamos escolher caracteres variáveis. Um fator complicador é que a variabilidade do caráter depende dos organismos que estamos estudando. Note, que o caráter “presença/ausência de glândulas mamárias” só é invariável, quando nosso universo de organismos se limita aos mamíferos. Quando o universo aumenta, para digamos vertebrados, o caráter se torna variável e, portanto, útil para a classificação.

Vamos agora pensar no significado desses conceitos. Um caráter que se apresenta com dois estados significa que, em algum ponto da evolução dos organismos, aconteceu uma mutação que acarretou na mudança do estado ancestral para o estado derivado. No caso dos vertebrados, o estado ancestral era a ausência de glândulas mamárias que sofreu uma mutação em uma linhagem particular e passou para presença de glândulas mamárias, no organismo mutante e em todos os seus descendentes. Essa mutação marcou a origem da linhagem e a diversificação dos mamíferos, pois todos eles apresentam esse estado derivado de presença de glândulas mamárias.

Mais especificamente, o caráter em questão se apresenta com dois estados dentre os vertebrados: ausente (como nos anfíbios, nas aves, nos peixes ósseos) e presente (como nos mamíferos), e assim pode ser usado para juntar (classificar) organismos que apresentam o mesmo estado. Na **Figura 17.1**, a filogenia mostra a história evolutiva dos deuterostomados e o momento (lembre-se que filogenias denotam tempo, não espaço) da aquisição das glândulas mamárias, marcado por A.

Agora vamos complicar mais um pouquinho. Repare que nesse caso, a filogenia une mamíferos com base no estado “presente”, mas não junta os outros com base no estado “ausente”. Por que isso? Isso é porque damos ênfase apenas nos estados derivados, também chamados de **SINAPOMORFIAS**. As glândulas mamárias são sinapomorfias de mamíferos, enquanto a coluna vertebral é uma sinapomorfia de vertebrados. Que outras sinapomorfias você conhece?

#### SINAPOMORFIA

É um estado de caráter, cuja mutação que deu origem aconteceu dentro dos limites da filogenia.

Grupos naturais em filogenia são identificados por meio do reconhecimento de sinapomorfias compartilhadas entre todos os membros do grupo. Uma associação interessante dos grupamentos naturais é o fato de que cada um de seus membros é mais próximo evolutivamente de outros membros do grupo, do que de membros de outros grupos naturais. Vamos rever esse conceito melhor. Aves são um grupo natural e todos os membros desse grupo são classificados como pertencente à Classe Aves. Mamíferos foram um outro grupo natural, classificados na Classe Mammalia. Todas e cada uma das espécies de aves são mais próximas filogeneticamente de qualquer ave do que de qualquer mamífero. Apesar de parecer trivial, esse conceito exprime um dos pontos mais fundamentais em evolução, pois a proximidade filogenética revela uma história compartilhada mais recente que, por sua vez, se reflete em uma

maior parte das mutações compartilhadas. Isto é, uma ave é mais próxima de outra ave em tudo que está baseado em seus genes. Isso vai desde a presença de uma via metabólica, até uma enzima funcionando a um pH específico, a particularidades do esqueleto, enfim a todas as características com base genética (que são, portanto, passadas para todos os descendentes de geração em geração) visíveis e invisíveis. Grupos naturais são chamados de grupos monofiléticos.

#### ANCESTRALIDADE EM COMUM

Darwin já comenta ao longo de todo seu livro *A origem das espécies* que hoje as espécies vivas não têm relação de parentesco umas com as outras, sendo então relacionadas através de uma ancestralidade comum. Na realidade, todas as espécies possuem um ancestral; a questão é apenas saber quando esse ancestral comum viveu. Trata-se de um conceito extremamente importante e a maior parte dos biólogos não tem uma visão sólida disso. Frequentemente podemos ouvir alguém dizer erroneamente: "tal espécie se assemelha tanto a tal espécie, que elas devem ter um ancestral em comum". Essa frase não tem qualquer fundamento lógico, pois todas as espécies possuem um ancestral em comum com todas as outras. Pergunta-se: se tivermos três organismos completamente diferentes tais como, uma bromélia, um tubarão e um ser humano (que neste caso pode ser eu ou você), essas três espécies têm um ancestral em comum? Claro que têm. Esse ancestral viveu há mais de um bilhão de anos e era parecido com um protista de hoje em dia. Como sabemos disso? Porque essas três espécies completamente diferentes morfológicamente têm inúmeras semelhanças nos níveis celular (como a presença de mitocôndrias na célula) e bioquímico (como a presença de histonas) que não são compartilhadas por outras espécies, como bactérias, por exemplo. Mas será que essas três espécies têm um ancestral em comum com as bactérias? Sim, é claro! Também temos um ancestral em comum com as bactérias. O ancestral comum de humanos e bactérias era um organismo semelhante às bactérias de hoje em dia. Por exemplo, esse ancestral em comum compartilhava o código genético universal.

Mas agora vem a pergunta, se para definirmos os grupos naturais (que irão receber nomes em taxonomia) precisamos saber quais são as sinapomorfias, como poderíamos distinguir os estados derivados dos estados primitivos antes de sabermos quais são os grupos naturais?

Ah, isso não é simples, mas temos algumas alternativas. A primeira alternativa é a comparação com o grupo externo. Mas o que vem a ser grupo externo? O grupo externo é uma espécie que certamente não faz parte do grupo que estamos analisando. Se estivermos estudando vertebrados, por exemplo, podemos selecionar como grupo externo um invertebrado. Se estudarmos, mamíferos, podemos usar uma ave como grupo externo.

Assim, na comparação com o grupo externo podemos afirmar se o estado de caráter é primitivo ou derivado isto é (sinapomórfico); se o grupo externo apresentar o mesmo estado, podemos descartar esse estado para definir um grupo como natural e dar nome a ele. Iremos procurar os outros estados daquele caráter para definir os grupos naturais. Tradicionalmente, colocamos números para os estados que variam de zero ao número de estados presentes na diversidade analisada.

## BIOGEOGRAFIA

Desde o início da civilização humana, o homem tenta explicar a distribuição dos diversos seres vivos, dentre os quais sua própria espécie. Podemos portanto considerar a explicação bíblica da Arca de Noé como uma das primeiras tentativas de entendimento da distribuição geográfica das espécies (neste caso somente as espécies animais). Todavia, a Biogeografia tal qual conhecemos hoje em dia ainda demoraria alguns séculos para tomar sua forma atual. Biogeografia tem significados distintos para diferentes pessoas, dependendo do enfoque dado. Ecólogos vêem a Biogeografia como uma distribuição de padrões de comunidades em vários níveis de organização (habitats, ecossistemas etc.) Já os biogeógrafos históricos tentam compreender os eventos evolutivos das biotas com base no estudo da história do planeta Terra, dando mais importância a eventos passados.

A palavra “Biogeografia” significa “geografia da vida”, e uma das primeiras pessoas a usar esse termo foi o explorador Alexander von Humboldt (1769-1859), que tentou explicar a vida de plantas e

animais, seus habitats e suas relações com os diversos fatores físicos do ambiente, tais como temperatura, altitude e latitude. Humboldt considerou a Biogeografia como uma nova ciência que cresceria na medida em que novas formas de vida fossem descobertas em espaços até então inexplorados.

#### **BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA X BIOGEOGRAFIA ECOLÓGICA**

Inicialmente, durante a evolução do pensamento biológico, observou-se que cada espécie de organismo tende a ocorrer apenas em uma parte limitada, onde ela é nativa ou endêmica. Essa observação levantou a questão de por que táxons (espécies e/ou grupos de espécies) estão confinados a certas áreas geográficas? Uma resposta óbvia foi: devido às áreas com climas particulares e ecologias diferentes. Espécies sobreviveriam apenas em lugares compatíveis com suas necessidades climáticas e ecológicas. Essa explicação de endemismo provou ser insuficiente, e os biólogos logo aprenderam que: 1) organismos transportados para certas áreas onde eles não são endêmicos freqüentemente sobrevivem e até prosperam; e 2) em áreas muito distantes, geralmente habitam táxons diferentes, não importando o quão similares sejam seu clima e ecologia. Em 1820, De Candolle distinguiu entre Biogeografia ecológica e Biogeografia histórica. Ele reconheceu que a explicação ecológica depende de “causas físicas operando no tempo presente”, enquanto a explicação histórica depende de “causas que não existem mais hoje em dia”. Ele acreditava que uma explicação ecológica sobre o endemismo, não importando o quanto fosse complexo, era o suficiente. De Candolle considerava ainda a Biogeografia histórica como um novo tipo de estudo, necessário para o entendimento da distribuição biológica.

Contrariamente à proposição de Humboldt, a Biogeografia nunca se desenvolveu como uma ciência própria. Ela persistiu como ferramenta para a descrição e explicação das relações entre a biota e o mundo físico, ocupando um espaço entre as ciências biológicas e geológicas. A Biogeografia passou a ser de interesse, principalmente, de biólogos, que se utilizaram de teorias geofísicas em suas explicações sobre a distribuição da vida das plantas e dos animais. Ultimamente, a Biogeografia tem se esforçado para amadurecer como uma ciência teórica e prognóstica sobre a distribuição de plantas e animais.

Historicamente, a Biogeografia pode ser subdividida em três períodos: o clássico, o de Wallace e o moderno.

O período clássico durou cerca de 100 anos. Começou com a publicação dos diversos volumes, entre 1749 e 1804, do *Tratado de História Natural*, de Buffon (1707-1788). Nessa obra encontra-se todo o conhecimento válido sobre História Natural, incluindo aspectos geológicos e biológicos. Mais tarde, o botânico suíço De Candolle (1778-1841) distinguiu Biogeografia ecológica de Biogeografia histórica, definindo as noções básicas de endemismo e das regiões biogeográficas. Charles Lyell (1797-1875), geólogo inglês, resumiu os resultados do período clássico em seu *Princípio da Geologia*, publicado primeiramente por volta de 1830. Os *Princípios* de Lyell tiveram grande influência na Europa e inspiraram diversos trabalhos posteriores.

O período de Wallace também tem duração de aproximadamente 100 anos (1860-1960), e foi assim nomeado devido à obra de Alfred Wallace (1823-1913). Wallace, um contemporâneo de Darwin, usou a teoria da evolução para explicar o endemismo e as diversas regiões biogeográficas. Ele acreditava que, pela seleção natural, espécies dominantes de plantas e animais surgiam em pequenos centros de origem, espalhando-se posteriormente e se diversificando pela Terra. A explicação de Wallace se baseava nas características geográficas da Terra – as bacias continentais e oceânicas – que eram consideradas como estáveis durante a evolução e dispersão das formas recentes de vida.

O período moderno começa por volta da década de 1960 e está relacionado, em parte, ao desenvolvimento da teoria de deriva continental. Seguindo esta teoria constata-se que, devido às placas tectônicas, as características geográficas da Terra têm sido bastante instáveis. A explicação da Biogeografia moderna é baseada na hipótese de que a vida na Terra está diretamente envolvida com a evolução geográfica da Terra. O período moderno tem sido um tempo para reflexões, críticas aos erros do passado e possibilidades de transformar a Biogeografia em uma ciência própria.



## REGIÕES BIOGEOGRÁFICAS

A noção de regiões biogeográficas tem uma longa história. De Candolle (1820) reconheceu, primeiramente, vinte regiões, que incluíam áreas como a Austrália, África do Sul, Chile, Sibéria, Índia, leste da Europa etc. Mais tarde, o cientista (1838) expandiu sua lista para totalizar quarenta regiões, principalmente pela adição de áreas insulares como Madagascar, Nova Zelândia, Nova Caledônia, Havaí etc. No intervalo entre as duas listas de De Candolle, surgiram, entretanto, linhas de pensamento diferentes que tentavam, ao contrário, dividir o mundo em um menor número de regiões biogeográficas. Por volta de 1876, a discussão havia terminado, e Wallace foi capaz de apresentar, decisivamente, um sistema com seis regiões: Neártica, Neotropical, Paleártica, Oriental, Etíopiana e Australiana (**Figura 17.3**). O modelo de Wallace foi prontamente adotado, tanto por botânicos quanto por zoólogos, e ainda é bastante usado atualmente. Podemos entender o modelo de Wallace como uma classificação na qual muitas regiões são agrupadas em umas poucas maiores. Como qualquer classificação, a de Wallace pode ser representada na forma de cladograma. Wallace acreditou que sua classificação de seis regiões fosse natural e para ela adaptou a teoria geográfica de seis continentes estáveis. A classificação, entretanto, não adaptou precisamente todas as relações biológicas. Wallace especificou algumas das anomalias nas observações de sua tabela. Essas relações permitem, entretanto, adaptar a teoria clássica da deriva continental às relações entre regiões biogeográficas sugeridas por Wallace.

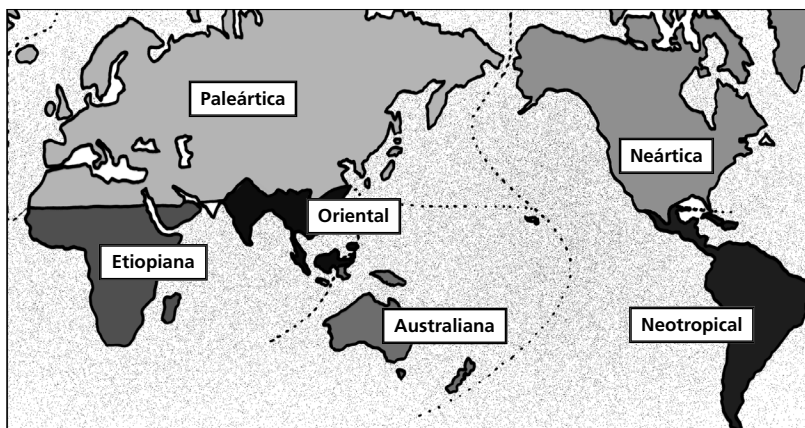


Figura 17.3

## VICARIÂNCIA E DISPERSÃO

A presença de determinados táxons em certas áreas pode ser explicada por duas maneiras distintas: 1) seus ancestrais originalmente ocorreram nessas áreas e por isso seus descendentes sobrevivem nela até hoje; ou 2) seus ancestrais originalmente ocorreram em algum outro lugar e, posteriormente, eles ou seus descendentes dispersaram-se para novas áreas, cruzando barreiras, onde seus descendentes sobrevivem até hoje. Essas duas razões caracterizam as duas explicações históricas para a distribuição atual das espécies, chamadas respectivamente de vicariância e de dispersão (Figura 17.4). Na explicação vicariante, uma população ancestral é dividida em subpopulações por uma barreira física qualquer que aparece separando as duas populações, que assim se desenvolvem em táxons diferentes. Na explicação por dispersão, parte de uma população ancestral coloniza, com sucesso, uma nova área além de uma barreira, permanecendo isolada da área ancestral e, eventualmente, dando origem a um táxon diferente. Na explicação vicariante, o aparecimento de uma barreira é visto como a causa da disjunção (separação da população em subpopulações). A barreira, entretanto, não é considerada mais antiga que a disjunção. Na explicação de dispersão, a barreira é considerada mais antiga que a disjunção.

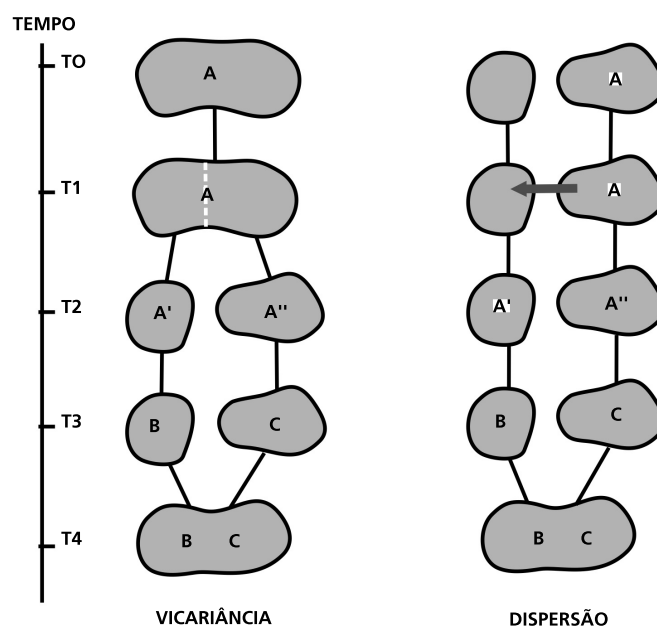


Figura 17.4

Um dos mais antigos exemplos de explicação por vicariância foi dado em 1853 pelo botânico inglês Joseph Hooker (1817-1911). Estudando as plantas das partes temperadas dos continentes do sul, ele concluiu que a África do Sul, a Austrália e o sul da América do Sul tinham uma biota distinta, mas que havia muitas peculiaridades entre essas três áreas; tantas quantas existiam entre as formas árticas e as das zonas temperadas do norte. Isto o levou a propor a hipótese de que toda essa flora seria oriunda de uma outra com distribuição mais extensa, desmembrada por fatores climáticos e geológicos.

Hooker considerou que as floras do hemisfério sul apresentavam, entre si, uma maior relação do que qualquer uma destas em relação aos continentes do norte. A divergência entre as floras dos continentes norte e sul deveria, portanto, ter ocorrido antes da fragmentação da flora dos continentes do sul. Em resumo, esse autor conseguiu visualizar uma grande flora inicial, que teria primeiramente sido subdividida por barreiras entre os continentes norte e sul. Posteriormente, a biota do sul teria sido subdividida por barreiras – oceanos – separando a flora do sul em setores africanos, australianos e americanos. Essas relações entre as floras temperadas do sul foram explicadas por padrões de conexões de terras que não existiriam mais hoje em dia.

A hipótese de Hooker foi rejeitada por Wallace, que em 1876 apresentou uma visão alternativa e uma explicação por dispersão: a divisão do norte e do sul mostraria, de fato, que os grandes continentes do norte seriam o ponto de origem para todas as formas maiores de vida, enquanto os continentes do sul teriam sua biota derivada, em sua maior parte, senão a totalidade, da biota dos continentes do norte. Para Hooker, o modelo básico das relações dividia os táxons do norte dos do sul por um modelo vicariante, enquanto, para Wallace, o modelo básico de distribuição era explicado por dispersão, a partir de centros de origem no norte.

**RESUMO**

A Sistemática é a ciência que une a Taxonomia, que trata da classificação dos organismos, à Filogenia, que traça a história evolutiva dos organismos. A Taxonomia hoje é baseada na Filogenia das espécies, mas isso nem sempre ocorreu assim. Na época de Lineu, as espécies eram classificadas pelos critério da semelhança, da mesma forma que podemos usar para agrupar canetas, lapiseiras e lápis. Em Sistemática, características são chamadas de caracteres. Os caracteres apresentam estados. Os estados dos caracteres são as variações que eles apresentam pelas espécies em questão. Os pesquisadores daqueles tempos tinham suas preferências em relação a que caracteres usar em Sistemática e as classificações mudavam muito frequentemente. Alguns se cansaram desse tipo de sistemática. Nesse novo tipo de classificação, a Fenética, os pesquisadores usavam o maior número possível de características. O objetivo dos feneticistas foi obter uma classificação estável mais útil aos organismos. A partir dos anos 60, a sistemática filogenética apareceu como um novo método para avaliar as relações entre os organismos. Esse método, já prenunciado nos trabalhos de sistematas do século XIX e do início do século XX, foi proposto e formalizado pelo entomólogo alemão Willi Hennig, em 1950. A grande revolução promovida por Hennig é que semelhanças entre organismos não significam apenas parentesco próximo ou convergência (caracteres que apareceram independentemente em dois grupos). Um dos pontos principais dos cladistas é que eles fazem distinções de caracteres, de estados de caracteres. Os seguidores dessa escola levam em conta apenas aqueles estados que são derivados (i. e., apomorfias) e são compartilhados por um ancestral e por todos os seus descendentes (sinapomorfias). Estados de caracteres primitivos não são usados em sistemática filogenética. Um outro ponto importante do método de Hennig mostra que dois táxons ou espécies que dividem uma sinapomorfia são táxons irmãos ou espécies irmãs. Isso significa que eles são mais próximos um do outro que de qualquer outra espécie. A sinapomorfia é um conceito extremamente importante, pois serve para definir grupamentos monofiléticos. Ou seja, agrupamento de espécies de acordo com sinapomorfias produzem grupos monofiléticos. Grupos monofiléticos são aqueles que, ao contrário dos parafiléticos ou polifiléticos, possuem um único ancestral comum e todos os descendentes desse ancestral estão incluídos no grupo. Aves formam um grupo monofilético e possuem várias sinapomorfias, entre elas, a presença de penas, que não ocorre em nenhuma espécie que não seja ave.

## **AUTO-AVALIAÇÃO**

1. Por que a taxonomia deve ser estável?
2. Qual é a diferença entre um caráter e um estado de caráter?
3. Como se diferencia um grupo monofilético de um não-monofilético?
4. Quando devemos usar sinapomorfias em filogenias? E quando não devemos?
5. Quais grandes grupos de vertebrados não são monofiléticos?



## Tempo, espaço e forma

---

# objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Estabelecer os pontos centrais sobre processos importantes na evolução das espécies em larga escala.

---

### Pré-requisitos

Rever as Aulas 3, 4, 5, 14, 15 e 17.

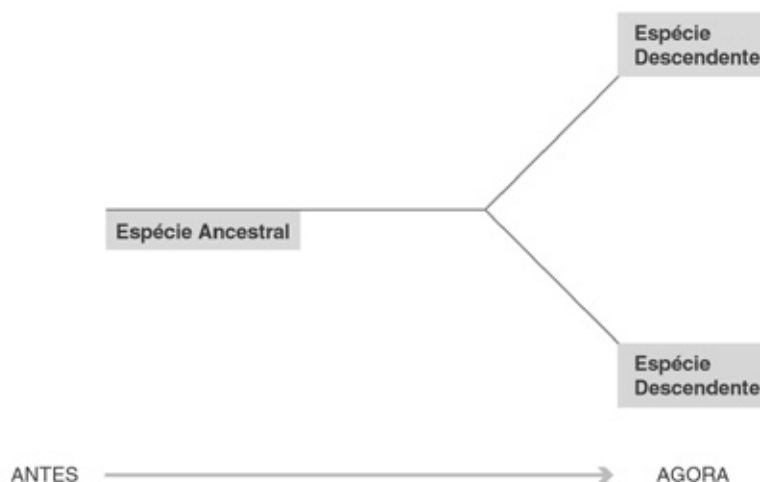
## EVOLUÇÃO DOS ORGANISMOS

Desde a primeira aula, estamos falando em organismos e em evolução. Mas vamos fazer um parêntese nesse ponto. Nesta aula falaremos um pouco sobre a teoria da evolução em si. Por exemplo, uma coisa que deve ficar clara para você é que o organismo em si não evolui. Mas como assim? – você pergunta. É verdade, você pode perceber que os organismos nascem, se desenvolvem e morrem. Mas isso não é evolução. Não importa o que aconteça com ele, sua morte porá fim a todos os componentes desse organismo e certamente, o material genético (DNA) estará incluído nessa degradação.

Entretanto, quando um organismo morre, duas possibilidades existem para seus genes. Eles podem morrer com o organismo (morte genética), ou podem sobreviver em um ou em vários organismos **DESCENDENTES**. Evolução não é o que acontece com o material genético durante a vida de um organismo. Um organismo descendente é aquele que foi gerado a partir da reprodução do primeiro organismo. Por exemplo, se tomamos X como um indivíduo ancestral, seus filhos, seus netos, seus bisnetos, seus tataranetos serão todos organismos descendentes de X.

### DESCENDENTES

Um organismo descendente é aquele que foi gerado a partir da reprodução do primeiro organismo. Por exemplo, se tomarmos X como um indivíduo ancestral (Figura 18.1), seus filhos, seus netos, seus bisnetos, seus tataranetos serão todos organismos descendentes de X.



**Figura 18.1:** Uma linhagem se dividindo em duas linhagens, mostrando a espécie ancestral e seus descendentes.



Evolução é o que acontece com o material genético quando passado de uma geração para outra, ou seja, quando o material genético é trocado entre organismos. Conforme esse material é passado através das gerações, ele acumula erros também chamados de mutações. São essas mutações que promovem a evolução. A mutação é o ponto de partida para evolução. Sem mutações certamente não haveria evolução. Mas, o que leva um indivíduo a passar ou não seu material genético para a próxima geração? É a seleção natural o principal fator que determina a morte genética do indivíduo ou a passagem de seus genes para as próximas gerações. A seleção natural é a peneira que não permite a sobrevivência de todos, mas de apenas alguns escolhidos a dedo. A evolução das espécies caminha dessa forma.

#### OUTRAS PENEIRAS

Dizemos que a seleção natural é o principal fator e você se pergunta: – Existem outros? Sim, é claro. Nas populações humanas, por exemplo, existem algumas pessoas que optam por não ter filhos, não é mesmo? Dessa forma, essas pessoas não contribuirão com seus genes para a próxima geração. Concluindo: em nossa espécie a vontade própria também conta. Existem casais, porém, que querem muito ter filhos, mas um deles ou ambos é estéril. Esse problema é mais comum do que se pensa. Contudo, apesar de cada caso ser diferente, a Medicina tem ajudado cada vez mais na solução desses problemas, ministrando remédios fertilizantes que aumentam a quantidade de gametas produzidos. É a fertilização *in vitro*. Nesse tipo de fertilização, o médico retira o óvulo da mãe e o fecunda com o espermatozóide do pai, fora do útero materno. As crianças geradas dessa forma eram chamadas "bebês de proveta".

Pensando melhor, a informação gênica do organismo não muda no curso de sua vida e muito menos a informação que esse indivíduo passa para seus descendentes. Se um indivíduo nasce albino, ele será albino durante toda sua vida. Portanto, a evolução pode ser definida como modificações em sua descendência, pois o que acontece com um organismo ao longo de sua vida não é evolução. Evolução é o que acontece nas linhagens. Como já vimos na Aula 1, uma linhagem é o fluxo de material genético ao longo do tempo. Como esse fluxo é limitado a uma única espécie, no momento da especiação, uma linhagem se transforma em duas linhagens, como podemos perceber na **Figura 18.1**.

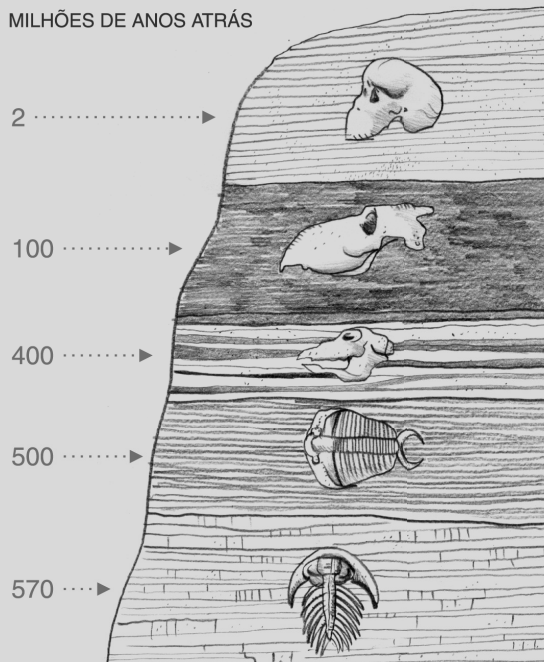
#### CITOGENÉTICA

Ramo da Biologia que estuda a hereditariedade, e une a Citologia e a Genética.

Já vimos que Darwin definia evolução como descendência com modificação. Ou seja, as espécies evoluem através de seus indivíduos, os quais deixam descendentes ligeiramente modificados. Nesta aula iremos discorrer acerca de como acontecem essas modificações na forma dos organismos ao longo do tempo e do espaço. Nesse caso, a forma é descrita pelos sistematas. A forma pode ser de caráter morfológico, anatômico, fisiológico, **CITOGENÉTICO** ou molecular. A variação ao longo do tempo é percebida primariamente pelos paleontólogos que estudam o registro fóssil e enxergam a variação ao longo do tempo. Finalmente, a variação da característica ao longo do espaço é estudada pelos pesquisadores, na área de Biogeografia, que estudam por que as espécies têm a distribuição geográfica atual e antiga.

#### UM POUCO MAIS SOBRE FÓSSEIS

O registro fóssil é uma ferramenta muito importante para entendermos como aconteceu a história dos organismos, conforme já vimos em aulas anteriores. Ele nos permite perceber uma janela para essa história. Naturalmente, tal janela não é perfeita. Vimos, na Aula 14, que o registro fóssil é incompleto, pois apenas uma pequena parcela das evidências da diversidade que ocorreu em nosso planeta sobreviveu aos eventos de erosão. Entretanto, esse registro provê peças fundamentais sobre caracteres ancestrais, organismos extintos e suas antigas distribuições geográficas. Uma das características mais marcantes do registro fóssil é o conteúdo de fósseis (conteúdo fossilífero) que varia verticalmente e não horizontalmente. O que isso quer dizer? Isso significa que conforme cavamos, o conteúdo fossilífero varia quando subimos ou quando descemos no estrato. Os mesmos fósseis são encontrados na mesma ordem ao redor do mundo. Assim, pode-se datar um sedimento pelo conteúdo fossilífero dessa camada. Com base nessa variação, o pesquisador pode distinguir e reconhecer camadas aproximadamente da mesma idade. (Figura 18.2)

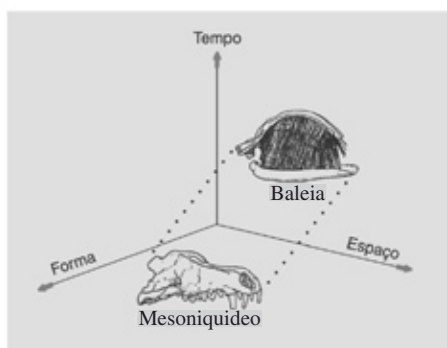


**Figura 18.2:** As diferentes faixas de sedimentos apresentam composições fossilíferas diferenciadas. Os geólogos usam os fósseis para datar faixas de sedimentos, como vimos anteriormente com os trilobitos. Como esses organismos desapareceram na extinção do Permiano (cerca de 250 milhões de anos atrás), sabemos que esse sedimento data de antes dessa época.

## OS TRÊS EIXOS DA EVOLUÇÃO

Vamos aprofundar um pouco nossos conhecimentos sobre as bases do processo evolutivo. A vida possui três eixos principais. Podemos perceber a vida como se ela estivesse evoluindo num espaço tridimensional. Nesse espaço, um eixo define a forma do organismo, o segundo define o ambiente (dimensões e tipo) que o organismo ocupa, e o terceiro caracteriza o tempo que delinea e define as mudanças nos outros dois eixos. Veremos que, mais do que em qualquer outra percepção, a evolução é congregadora. Os evolucionistas congregam informações da Zoologia, da Paleontologia, da Geologia, da Ecologia, e transformam todos os dados colhidos dos mais diferentes cientistas em uma única história da vida na Terra.

Nesse espaço tridimensional da evolução dos organismos, o primeiro eixo que define a forma é aquele estudado pelos sistematas dos grupos através da análise filogenética que vimos na última aula. O segundo eixo, que define o espaço que o organismo ocupa, fica a cargo dos pesquisadores que estudam os padrões biogeográficos que também vimos na última aula. Finalmente, o terceiro eixo é o tempo, associado à Geologia e à Paleontologia ou ao estudo dos fósseis, conforme vimos na Aula 14. A junção desses três eixos promove uma visão **HOLÍSTICA** da biologia (Figura 18.3).



**Figura 18.3:** Espaço tridimensional representando a mudança de caráter de um determinado organismo (no exemplo, o aparelho bucal de uma baleia ao longo do tempo e do espaço).

### HOLÍSTICA

A visão holística da biologia é uma visão geral relacionada ao todo e não ao somatório das partes.

O que muda ao longo do tempo e do espaço é a forma do organismo, que reúne todas as suas características. Hoje sabemos que um animal terrestre pode mudar sua forma em função das alterações geológicas do local. Assim, chama-se evolução aos padrões de variação em si, e aos registros paleontológicos que permitem o detalhamento dessa variação passada, vinculada à forma como essas variações flutuavam no espaço.

Com esses conhecimentos você terá tudo o que for necessário para entender o que aconteceu na história evolutiva desse organismo. Por exemplo, olhando o registro fóssil, você irá entender que os cavalos são originários da América do Norte, e que há milhões de anos eles tinham 5 dedos, como vimos na última aula.

#### GRANDES PASSOS DO PENSAMENTO HUMANO

Para que você possa perceber a marca fundamental de Darwin, não apenas na Biologia mas na ciência como um todo, e na própria imagem que o ser humano tem de si mesmo, alguns pensadores colocam na história do pensamento humano três passos fundamentais. O primeiro foi a redescoberta do pensamento aristotélico por volta do século XII. Através desse fato, um conhecimento sistemático e lógico, antes desconhecidos, permeou todo o pensamento medieval. O segundo grande passo ocorreu no século XVI, com a revolução científica, ao se admitir que a Terra não era o centro do Universo. Essa revolução estabeleceu modelos para o estudo da matéria, como causas e efeitos. O terceiro e último passo aconteceu no século XIX e colocou o ser humano junto a todos os outros animais e organismos, sem qualquer lugar especial. Esse terceiro passo está associado à teoria da seleção natural de Darwin, como mecanismo coerente para explicar a origem das espécies, inclusive da espécie humana. Em homenagem a esse grande e precioso livro que marcou nossa história profundamente, iremos transcrever ao longo destas últimas aulas do nosso curso de Diversidade dos Seres Vivos algumas passagens interessantes e algumas posições fundamentais que fazem desse livro uma necessidade básica em qualquer biblioteca sobre Ciências em geral. Sugerimos a você, estudante de Biologia, que comece a lê-lo com muita atenção e cuidado.

## DIVERSIDADE DE ESPÉCIES

Já falamos em como a forma das espécies se altera com o tempo. Agora vamos falar do número, ou seja, como a diversidade de espécies varia ao longo do tempo. Todos os seres vivos descendem de um organismo que viveu há pelo menos 3,5 bilhões de anos, já que essa é a idade dos fósseis mais antigos encontrados até o momento. Entretanto, hoje existem cerca de dois milhões de espécies já descritas na literatura. O que aconteceu durante esses três bilhões de anos que transformou a Terra, um planeta sem vida naquela época, no planeta em que vivemos hoje em dia?

Em primeiro lugar, vamos falar da diversidade de espécies na Terra atualmente. Algumas estimativas indicam que a Terra abriga, na realidade, um número entre 5 e 50 milhões de espécies de organismos vivos. Você deve estranhar esse tipo de dúvida em relação à grandeza da diversidade em nosso planeta. Essa dúvida reflete a parcela da diversidade não conhecida pela ciência. Em outras palavras, qual é a parcela de diversidade ainda por ser descoberta e descrita? Essa é uma pergunta difícil, senão impossível de ser respondida. Como saber quantas espécies estão para ser descobertas no interior da Amazônia? No interior das florestas africanas? Quantas espécies de bactérias ainda estão por ser descobertas? Realmente, isso é uma tarefa impossível. Provavelmente o melhor que podemos fazer é ir eliminando os menores números à medida que formos descobrindo e descrevendo mais e mais espécies. Ou seja, quando atingirmos o número de 5 milhões de espécies descritas pelos sistematas sabemos que o número de espécies da Terra tem que ser maior do que isso.

No entanto, na história do nosso planeta, a diversidade nem sempre foi tão grande quanto observamos hoje em dia. Essa diversidade variou imensamente dependendo das taxas de **ESPECIAÇÃO** e **EXTINÇÃO** das espécies. Isso significa que a diversidade aumentou em períodos em que a taxa de especiação superou largamente a taxa de extinção. Essas épocas são denominadas de Grandes Radiações. Um dos maiores exemplos de grandes radiações foi o que se denominou explosão do Cambriano, há cerca de 550 milhões de anos, como vimos nas Aulas 14 e 15.

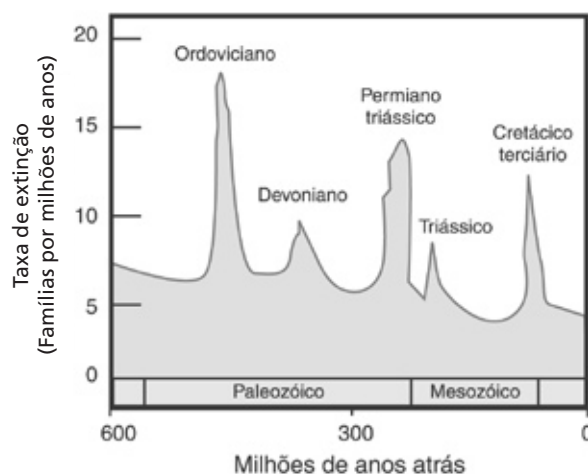
### ESPECIAÇÃO

É um processo onde ocorre o isolamento reprodutivo de populações que originalmente se intercruzavam.

### EXTINÇÃO

É a eliminação de um táxon (isto é, uma espécie, um gênero, uma família etc.), por causas naturais ou antropogênicas.

Por outro lado, a diversidade diminuiu em períodos que a taxa de extinção superou largamente a taxa de especiação. Essas épocas são denominadas Grandes Extinções. Certamente, a mais conhecida das grandes extinções foi aquela que dizimou os dinossauros há 65 milhões de anos e que é conhecida como extinção do Cretáceo. Grandes extinções marcam o final de períodos geológicos, como podemos perceber na **Figura 18.4**.



**Figura 18.4:** Variação da diversidade das espécies vivas em diferentes períodos da história da vida na Terra.

Uma questão interessante que marca esses períodos é a recuperação da diversidade logo após uma extinção. Na realidade, quanto maior o evento de extinção, maior e mais rápida é a recuperação da diversidade. Por que acontece isso? Isso acontece por dois motivos. O primeiro é a seletividade que marca os períodos de extinção. Ou seja, já tivemos inúmeros eventos de extinção, mas podemos contar nos dedos os grandes grupos de organismos que desapareceram. A razão é simples, as extinções eliminam organismos que competem por recursos e habitats com organismos mais bem adaptados do que eles. Em períodos de extinção, a seleção natural vai também atuar como aquela peneira que vimos no início da aula. Isto é, os organismos mais aparentados (por exemplo, pertencentes a um mesmo gênero) são eliminados e os grandes grupos (como por exemplo as ordens e as famílias) são preservados.

Um exemplo vai ajudá-lo a compreender melhor essa questão. A extinção dos dinossauros é a mais estudada, mas nem de longe foi a pior de todas as extinções. A pior foi a do final do Permiano. Essa extinção dizimou cerca de 95% das espécies que habitavam a Terra naquela época. Se essa extinção tivesse eliminado mais 5% do que fez, não estaríamos aqui para contar essa história!

Entretanto, se pensarmos em termos de famílias, ou seja, de grupos mais abrangentes, a extinção eliminou apenas 50%. Isso significa que apesar de 95% das espécies estarem extintas depois do Permiano, apenas 50% das famílias também se foram. Como falamos anteriormente, a razão é simples, indivíduos da mesma família competem mais por recursos do que competem indivíduos de famílias diferentes. Assim, os grandes grupos de espécies (famílias, ordens, filos) são preservados na maior parte dessas extinções.

## A EXTINÇÃO ATUAL

Podemos dizer que hoje estamos vivendo um período de extinções, pois inúmeras espécies se encontram ameaçadas ou mesmo já foram extintas pela ação do ser humano. A extinção de hoje é mais grave, pois não preserva essa diversidade dos grupos numa extinção natural. Por isso, grupos inteiros de organismos muito próximos a nós evolutivamente tendem a desaparecer. Baleias, felinos e outras tantas espécies podem se tornar desconhecidas das gerações futuras que só terão conhecimento delas através da vitrine de um museu de História Natural com seus fósseis. As espécies mais ameaçadas por nós não são aquelas que perderam na competição por recursos ou por espaço. São aquelas que, mortas, fornecem algum benefício ao ser humano, como os elefantes com suas presas extraídas por causa do marfim. Outro exemplo é a onça que mata animais do rebanho para se alimentar e provoca a ira do fazendeiro. Alguns animais ainda estão ameaçados apenas por habitarem uma área determinada. Estimamos que hoje exista apenas 5% da Mata Atlântica que havia na costa brasileira quando os portugueses aqui chegaram. Os animais que habitavam essa área desmatada obviamente se extinguiram. Há muito nos esquecemos de compartilhar nossos recursos e nosso ambiente com os organismos que habitam este planeta (em alguns casos, há muito mais tempo do que nós). É hora de nos darmos conta da importância de toda e qualquer forma de vida e tentar preservá-la, para que nossos filhos, netos e bisnetos desfrutem da mesma sensação que temos quando olhamos para uma floresta bem preservada, para um macaco fazendo cambalhotas nas árvores, para um pássaro dando um rasante para pegar um peixe.

## GRANDES FLUTUAÇÕES DA DIVERSIDADE

Como já vimos, as espécies se mantêm como unidades discretas e coesas, através da reprodução entre indivíduos e da produção da próxima geração pelos indivíduos da geração anterior. Darwin já percebia a importância da visão genealógica na evolução das espécies. Isso o levou a perceber inúmeros padrões de continuidade e de relacionamentos. Entretanto, Darwin acreditava que as interações bióticas entre as espécies eram primordiais e explicativas de tudo. As espécies se extinguíam puramente por competição, ignorando as causas físicas, geológicas e climáticas. Ou seja, para ele os fatores preponderantes que delineavam a evolução das espécies eram bióticos e não-abióticos. Mas o que faz acontecer uma extinção ou uma radiação de espécies? Na realidade, a relação entre essas duas taxas depende de uma série de fatores, tais como:

*Recursos e habitats disponíveis* – Quanto maior a disponibilidade de recursos (ex.: água, comida) e de habitats (ex.: abrigos, etc.) maiores devem ser as taxas de especiação. Isso porque se uma espécie tem comida e ambiente mais do que suficientes para sobreviver, o número de indivíduos dela tende a aumentar. Por sua vez, com o aumento no número de indivíduos a espécie tende a se expandir geograficamente e com isso aumenta também a possibilidade de especiação.

*Interações entre as espécies* – Quanto maior o número de espécies partilhando o mesmo nicho ou nichos semelhantes, maior será a competição entre essas espécies por espaço e por alimento e maior a possibilidade de extinção. Por outro lado, outros tipos de interação entre as espécies, como mutualismo, podem estimular as espécies em questão e nesse tipo de interação ambas as espécies são beneficiadas por ela.

*Mudanças climáticas* – O clima de um local tem grande influência sobre as espécies que habitam esse local. Por exemplo, se o clima for seco e árido, depois de um período longo de chuvas, as espécies tendem a se espalhar e a se multiplicar e novas espécies serão formadas.



*Adaptações* – Algumas adaptações são tão importantes que permitem à espécie prosperar e se multiplicar. Por exemplo, os dinossauros dominaram o planeta porque, diferentemente dos anfíbios, eles não precisam reproduzir-se na água. Os dinossauros, como todos os répteis, aves e mamíferos, formam o grupo Amniota. Todos os membros do grupo possuem um saco amniótico que permite ao animal reproduzir-se sem que o embrião sofra dessecação.

*Catástrofes* – As grandes catástrofes são períodos onde um determinado local sofreu uma forte influência geológica. Nesse caso, o ambiente que as espécies habitavam mudou drasticamente e com isso muitas espécies irão desaparecer. Um exemplo de uma catástrofe foi no Final do Permiano, há cerca de 250 milhões de anos. Essa extinção, considerada a maior de todas, aconteceu em decorrência do movimento tectônico que agrupou todos os continentes, diminuindo drasticamente a área de águas rasas onde a maior parte da diversidade da época habitava.

**RESUMO**

Nesta aula, abordamos algumas questões teóricas em evolução. Quando um organismo morre, duas possibilidades existem para seus genes. Eles podem morrer com o organismo (morte genética), ou sobreviver em um ou vários organismos descendentes. Evolução não é o que acontece com o material genético durante a vida de um organismo, mas sim com o material genético passado de uma geração para outra, ou seja, trocado entre organismos. A mutação é o ponto de partida para evolução que não existiria sem ela. Porém, o que leva um indivíduo a passar seu material genético para a próxima geração?

Naturalmente, a seleção natural é o principal fator que determina a morte genética do indivíduo ou a passagem de seus genes para as próximas gerações.

Nesta aula, também discorreremos sobre como acontecem as modificações na forma do indivíduo ao longo do tempo e do espaço. Nesse caso, a forma é descrita pelos sistematistas ou taxonomistas. Ela pode ser um caráter morfológico, anatômico, fisiológico, citogenético ou molecular. A variação ao longo do tempo é percebida primariamente pelos paleontólogos que estudam o registro fóssil e enxergam a variação ao longo do tempo. Finalmente, a variação da característica ao longo do espaço é estudada pelos pesquisadores na área de Biogeografia que investigam por que as espécies têm a distribuição geográfica atual e antiga. A junção desses três eixos promove uma visão holística da Biologia. Quando olhamos os registros da vida no nosso planeta, percebemos que a diversidade não foi sempre tão grande quanto observamos atualmente. Hoje, ela varia imensamente dependendo das taxas de especiação e extinção das espécies. Isso significa que a diversidade aumentou em períodos onde a taxa de especiação superou largamente a taxa de extinção. Essas épocas são denominadas Grandes Radiações. Outras épocas, quando as taxas de extinção superaram as de especiação, são chamadas de Grandes Extinções. A relação entre essas duas taxas depende de uma série de fatores, como recursos e *habitats* disponíveis, interação entre espécies, mudanças climáticas, catástrofes e adaptações. Na maior parte desses eventos de extinções, os grandes grupos de espécies (famílias, ordens, filos) são preservados e o número de espécies em cada um dos grupos é que diminui.

## A invasão do ambiente terrestre

# AULA 19

## objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Compreender como ocorreu, através de diversas adaptações, a invasão do ambiente terrestre pelas plantas, pelos invertebrados e pelos vertebrados.

### Pré-requisitos

Aulas 5, 14, e 15.

## INTRODUÇÃO

Você já deve ter percebido que as filogenias servem para vermos como aconteceu a evolução. Por exemplo, uma árvore filogenética dos animais nos mostra que o estágio aquático é encontrado nos artrópodes (como crustáceos, por exemplo), nos moluscos, nos anelídeos (poliquetas) e nos vertebrados. Analisando-se a totalidade dos seres vivos, podemos constatar que numerosos grupos jamais puderam conquistar plenamente o ambiente terrestre, embora não exista nenhum grupo terrestre que não tenha um parente no ambiente aquático. Assim, a repartição do modo de vida terrestre na árvore filogenética dos animais mostra que a saída das águas se deu várias vezes independentemente, nos diversos grupos zoológicos ou botânicos, com maior ou menor sucesso. Dependendo do grupo, alguns ficaram dependentes do ambiente úmido.

Entre as conquistas mais espetaculares do ambiente terrestre podemos citar: a) os artrópodes (aranhas, escorpiões, insetos etc.), capazes de conquistar as zonas áridas; b) as plantas com flores que conseguiram, entre outras coisas, substituir a água pelo vento e pelos insetos no transporte de suas células reprodutivas; c) os vertebrados amniotas (tartarugas, lagartos, crocodilos, aves e mamíferos) que conseguem manter a umidade de seu embrião, graças ao desenvolvimento de um ovo. Um fato notável é que as diversas saídas do ambiente aquático tenham ocorrido mais ou menos na mesma época, entre 420 e 360 milhões de anos. O sucesso dessa conquista dependeu principalmente dos nichos ecológicos ainda vazios nos terrenos continentais.

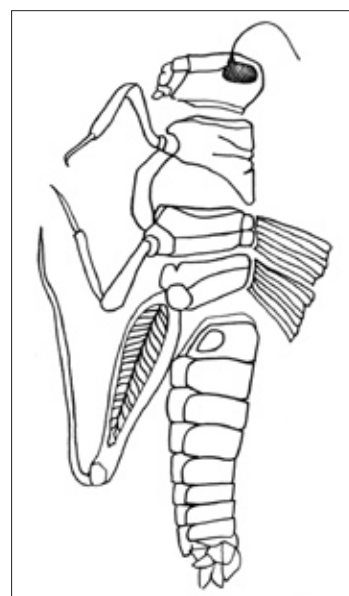
## OS INSETOS

Neste curso de diversidade dos seres vivos, se fôssemos ser justos, deveríamos separar aproximadamente 25% das aulas para os insetos. Como vimos, esse grupo detém cerca de  $\frac{1}{4}$  da diversidade de espécies já descritas pelos taxonomistas. Entretanto, sentimos que uma visão um pouco mais ampla é necessária nesse seu início de curso, mesmo que isso signifique que os insetos serão prejudicados. Mas os insetos terão seu momento de glória à medida que foram eles os primeiros animais a invadir o ambiente terrestre. Na realidade, vocês irão saber mais sobre esse grupo e sobre todos os outros nos cursos de Zoologia e Botânica a partir do segundo período. Até lá, portanto, iremos dar uma visão superficial, mas de cunho evolutivo, sobre os fatos que mais marcaram a diversificação desses grandes grupos.

Os registros mais antigos da maioria das ordens dos insetos datam do Permiano e são encontrados como restos não alterados aprisionados em âmbar (seiva fossilizada). Os insetos são os invertebrados que mais se destacam na invasão do ambiente terrestre, pois venceram as limitações do novo habitat superando a dessecação e representando um grupo com enorme variedade de formas e a maior diversidade de espécies. A grande capacidade adaptativa e reprodutora dos insetos permitiu que eles habitassem todos os ambientes, exceto os mares. Eles são os principais invertebrados a viver em ambiente seco e são os únicos que têm asas e voam. Essas características só foram possíveis graças à presença de um envoltório externo e impermeável (a carapaça quitinosa), e à respiração aérea feita por traquéias (evitam dessecação no ambiente terrestre); graças também à presença de asas (vôo) e às eficientes estratégias reprodutivas que garantem a perpetuação e a dispersão das espécies até os dias atuais.

A diversidade de formas dentro do grupo dos insetos é imensa em termos de tamanho, cores, ornamentações, projeções coriáceas etc. A primeira vista, quando olhamos a diversidade de insetos, podemos nos perguntar: que características únicas esse grupo possui? Ou seja, qual é a sinapomorfia dos insetos? Olhando mais atentamente, podemos perceber algumas características básicas encontradas nessa classe. O corpo é dividido em três partes: cabeça, tórax e abdômen (**Figura 19.1**); existem três pares de pernas e um par de antenas. As antenas estão presas à cabeça e as patas (e asas) presas ao tórax. No abdômen estão as estruturas sensoriais e outras que auxiliam na **CÓPULA**. Algumas espécies têm ferrão na região mais posterior do abdômen. A cabeça é uma cápsula esclerotizada com um par de olhos compostos, três ocelos, um par de antenas e peças bucais especializadas.

A epiderme é simples e apresenta, além da cutícula, uma fina camada de cera para impedir a desidratação, importante para a conquista do ambiente terrestre. O esqueleto externo de quitina é rígido e implica em trocas periódicas para permitir o crescimento do organismo. As trocas são chamadas de ecdise (Ver box explicativo "A muda em insetos"). Vários hormônios estão envolvidos nesse processo essencial na vida de qualquer inseto.



**Figura 19.1:** As partes componentes de um inseto: cabeça, tórax e abdômen.

#### **CÓPULA**

É o ato da reprodução sexuada durante o qual os indivíduos fazem com que seus gametas se encontrem e ocorra a fecundação.

Para a sua locomoção em terra, os insetos possuem três pares de pernas e, em geral, um ou dois pares de asas para voar. Cada par de pernas é composto por cinco segmentos e, conforme suas funções, elas podem ser classificadas em marchadoras, saltatorias, natatorias, raptorais e fossoriais. Por exemplo, quando você observa um gafanhoto pulando no jardim, ele está usando suas pernas saltatorias.

As asas dos insetos atuais se desenvolveram como dobras do tegumento. As veias presentes nas asas contêm hemolinfa e originariamente eram traquéias que se modificaram em tubos que servem como suporte. Essas veias presentes nas asas são importantes caracteres na sistemática das diversas categorias taxonômicas, como a mosca *Drosophila*. Por ações complexas de orientações das asas, os insetos podem flutuar, voar para a frente e para trás e efetuar manobras altamente sofisticadas, possibilitadas pela ação de diferentes grupos de músculos. No entanto, nem todos os insetos utilizam as asas para voar. Muitos insetos pequenos ou imaturos se dispersam apenas pelo poder do vento.

O sangue dos insetos é chamado de hemolinfa e não contém pigmentos respiratórios, como a hemoglobina em nosso sangue. Portanto, os gases respiratórios como o oxigênio e o gás carbônico são absorvidos e eliminados diretamente pelas células. A circulação da hemolinfa serve basicamente para o transporte de alimentos e resíduos, não de gases como no nosso corpo. A respiração é traqueal. Cada traquéia é um sistema tubular ramificado que possui uma abertura para o exterior onde ocorre a captação de oxigênio e a liberação de gás carbônico. O coração dos insetos consiste em um tubo dorsal com várias aberturas laterais. A excreção é feita pelos túbulos de Malpighi que se comunicam com a porção terminal do intestino, onde os excretas são liberados. O sistema nervoso é do tipo ganglionar. Na cabeça, a fusão de gânglios nervosos forma o "cérebro", do qual parte o cordão nervoso ventral duplo. Os gânglios desse cordão nervoso emitem nervos para todas as partes do corpo. Os insetos possuem estruturas sensoriais muito desenvolvidas. Os olhos são simples ou compostos; nas antenas encontram-se órgãos tácteis e olfativos, e na abertura bucal e na extremidade das patas anteriores ficam os órgãos gustativos.

O sistema digestivo é completo e o tipo de aparelho bucal indica a espécie de alimento do animal e constitui importante elemento na sistemática do grupo. Pode estar adaptado ao hábito alimentar de cada espécie, serve para triturar, lamber, picar e sugar. Dentro da escala evolutiva do grupo, o tipo mastigador é o mais primitivo, porém em algumas espécies atuais esse padrão foi mantido, principalmente nas larvas. Apresentam sexos separados. É comum o dimorfismo sexual. A fecundação é interna. São ovíparos e o desenvolvimento pode ser direto ou indireto. No caso do desenvolvimento indireto, ocorre a metamorfose, que pode ser parcial ou total. Em cada cópula, um grande número de espermatozoides são transferidos do macho para a fêmea. A fêmea estoca e controla os espermatozoides de forma que apenas um pequeno número é liberado quando os ovos passam pelo oviduto. Em consequência, um grande número de insetos copula apenas uma vez em suas vidas.

Os olhos dos insetos são classificados em simples (ocelos) e compostos. Cada olho composto é uma estrutura multifacetada formada por inúmeras unidades visuais chamadas omatídeos. O número de omatídeos varia muito e está intimamente relacionado ao tipo de vida do inseto, podendo chegar a 25.000 unidades em besouros. O tipo de imagem formado pelos olhos compostos está relacionado aos hábitos noturnos ou diurnos do grupo.

#### A MUDA EM INSETOS

Para que seja possível o crescimento dos insetos, é necessário que o exoesqueleto seja totalmente trocado durante um complexo processo chamado muda ou ecdise. Durante esse período, os insetos ficam vulneráveis a predadores e têm seu metabolismo totalmente modificado. A ruptura é feita através das chamadas "linhas de ruptura", onde a cutícula está fraca e rompe-se através da pressão da hemolinfa. O inseto pode engolir água ou ar para auxiliar nesse processo. Após a muda, o inseto aproveita a relativa elasticidade do esqueleto (a nova cutícula ainda não está completamente rígida) para inflar-se com ar ou água, aumentando o volume interno e possibilitando uma pequena margem de crescimento. O número de mudas varia conforme a espécie; algumas passam toda a vida sofrendo ecdises periódicas, outras sofrem apenas uma ecdise e logo após a sua reprodução morrem.

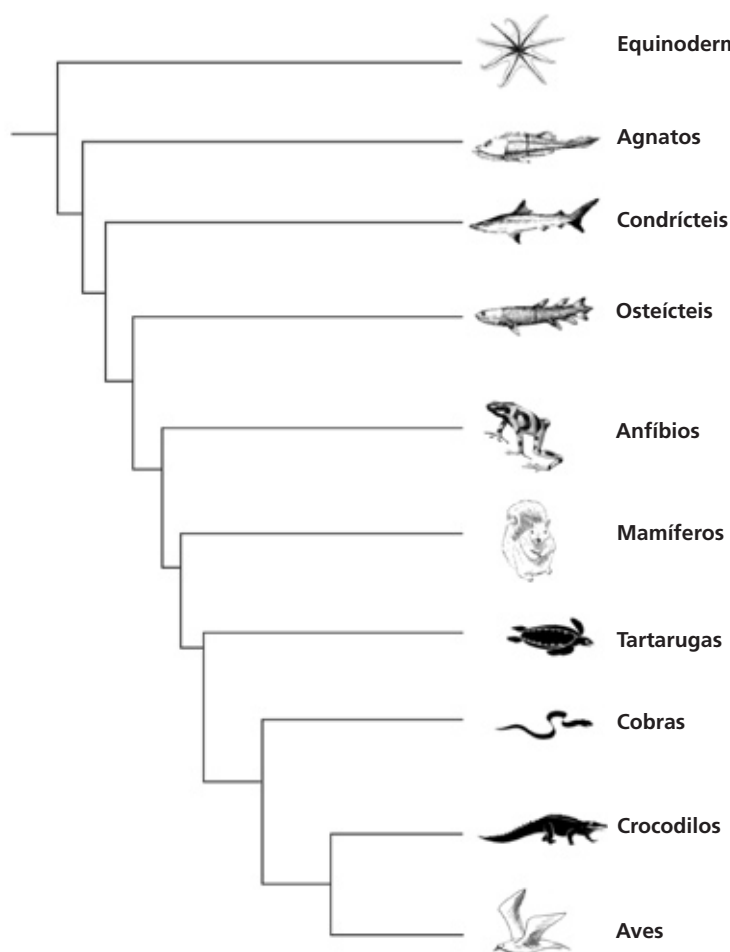
## PLANTAS

Nas plantas clorofiladas, a hierarquia dos caracteres nos mostra que o estado terrestre das plantas vasculares é secundário em relação ao estado aquático das algas. Essa subordinação dos caracteres, dos quais o ganho mais conhecido é a clorofila contida nos cloroplastos das células, esporos, cutículas, tecidos condutores, raízes, grãos e flores, nos permite construir uma árvore genealógica desses vegetais. Seguindo essa mesma hierarquia, vemos ainda que a vida terrestre dessas plantas coincide com o surgimento dos tecidos condutores de seiva e, numa medida menor, com a presença da cutícula ou de esporos. Assim, o ancestral comum das plantas vasculares e dos musgos deveria resistir aos raios ultravioleta e à desidratação graças a sua cutícula protetora, mas ainda era muito dependente de um ambiente apropriadamente úmido. Por outro lado, o ancestral comum dessas plantas e de todas as plantas clorofiladas era aquático. Infelizmente, no caso dos vegetais, o desenvolvimento não nos mostra quase nada porque

o crescimento das plantas não se dá propriamente através de um desenvolvimento embrionário.

Por outro lado, o registro paleontológico nos confirma que as algas, assim como os musgos, já existiam bem antes do aparecimento das primeiras plantas vasculares terrestres.

**Figura 19.2:** Organismos terrestres e seus parentes aquáticos.





A Paleontologia nos mostra que, logo que apareceram os primeiros vertebrados terrestres, no período Devoniano, há cerca de 365 milhões de anos, a história dos vertebrados já contava com mais de 200 milhões de anos de vida aquática, e que todos os grandes grupos de peixes atuais (cf. lampréias, tubarões, peixes ósseos com nadadeiras raiadas, celacantos e peixes pulmonados) já existiam há muito tempo. Assim, toda uma quantidade de dados comparativos, biológicos, embriológicos e paleontológicos convergem para a anterioridade da vida aquática em relação à vida terrestre nos vertebrados.

## VERTEBRADOS

A Paleontologia nos mostra que, logo que apareceram os primeiros vertebrados terrestres, no período Devoniano, há cerca de 365 milhões de anos, a história dos vertebrados já contava com mais de 200 milhões de anos de vida aquática, e que todos os grandes grupos de peixes atuais ( lampréias, tubarões, peixes ósseos com nadadeiras raiadas, celacantos e peixes pulmonados) já existiam há muito tempo. Assim, toda uma quantidade de dados comparativos, biológicos, embriológicos e paleontológicos convergem para a anterioridade da vida aquática em relação à vida terrestre nos vertebrados.

No caminho inverso, um grande número de espécies fez, posteriormente à conquista da terra, o caminho contrário de retorno às águas. Entre os vertebrados, podemos citar as baleias, os golfinhos, as tartarugas (**Figura 19.2**) e formas já extintas, como os ictiossauros, os mosassauros e os plesiossauros. Entre os artrópodes, algumas aranhas e insetos atuais vivem nas águas, além de ser no ambiente aquático que um bom número de larvas de insetos tenham encontrado refúgio e alimentação. Finalmente, existem plantas com flores que têm suas raízes fixas em ambiente marinho e suportam imersão total. Todavia, nenhum desses animais ou vegetais reencontrou as funções ou os órgãos perdidos durante a saída das águas de seus longínquos ancestrais. Vertebrados e artrópodes guardam seus pulmões e traquéias, respectivamente; as plantas guardam seus vasos condutores e pólenes.

Existiu, portanto, um tempo certo para a conquista dos continentes: antes deste, as condições estavam muito hostis, depois deste, todos os lugares estavam ocupados. A Paleontologia, como todas as ciências históricas, usa constantemente a forma narrativa, fator que a torna atrativa ao grande público. Todavia, não devemos nos esquecer de que a história da vida está fundada em testemunhos descontínuos, fragmentários e raros e que não podem ser interpretados a partir da comparação com o que conhecemos na natureza atual. Os paleontólogos tentam construir a história da vida a partir de alguns fragmentos de imagem, os fósseis, ordenados no tempo. Todavia, a descoberta de um novo fóssil pode modificar consideravelmente esse cenário.

**RESUMO**

Uma árvore filogenética dos animais nos mostra que um estágio aquático é encontrado nos artrópodes (crustáceos), nos moluscos, nos anelídeos (poliquetas) e nos vertebrados, ou seja, várias linhagens de animais deixaram seus parentes terrestres e se dedicaram à mesma vida aquática de seus ancestrais. O grupo mais importante, em termos de número de espécies, é o dos artrópodos. A diversidade de formas dentro do grupo dos insetos é tão grande que poderíamos nos perguntar: mas que características únicas esse grupo possui? Ou seja, quais são as características únicas (sinapomorfias) que os insetos possuem não compartilhadas por nenhum outro grupo? O corpo desses organismos é dividido em três partes: cabeça, tórax e abdômen; existem três pares de pernas e um par de antenas. Eles são os principais invertebrados a viver em ambiente seco e são os únicos a terem asas e a voar. Essas características só foram possíveis graças à presença de um envoltório externo e impermeável (a carapaça quitinosa), à respiração aérea (feita por traquéias, que evitam dessecação no ambiente terrestre), à presença de asas (vôo) e às eficientes estratégias reprodutivas; elas garantem a perpetuação e a dispersão das espécies até os dias atuais. Entre os artrópodes, algumas aranhas e insetos atuais vivem nas águas, além de ser no ambiente aquático que um bom número de larvas de insetos tenham encontrado refúgio e alimentação. No caso da invasão das plantas ao ambiente terrestre, vemos que esse evento coincide com o surgimento dos tecidos condutores de seiva e, numa medida menor, com a presença da cutícula ou de esporos. Assim, o ancestral comum das plantas vasculares e dos musgos deveria resistir aos raios ultravioleta e à desidratação graças a sua cutícula protetora, mas ainda era muito dependente de um ambiente apropriadamente úmido. Por outro lado, o ancestral comum dessas plantas e de todas as plantas clorofiladas era aquático. No caminho inverso, um grande número de espécies fez, posteriormente à conquista da terra, o caminho contrário, de retorno às águas. Entre os vertebrados, podemos citar as baleias, os golfinhos e as tartarugas, além de formas já extintas, como os ictiossauros, os mosassauros e os plesiossauros.



Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Familiarizar-se com a origem e diversificação das plantas terrestres.

### **Pré-requisitos**

Aulas 5, 14, 15 e 19.

## INTRODUÇÃO

### AMIDO

A maisena que compramos no supermercado para engrossar a comida ou fazer papinha para bebê nada mais é do que amido de milho purificado.

Todas as plantas são eucariontes multicelulares autotróficos fotossintéticos. Elas possuem uma parede celular feita primariamente de celulose e armazenam o excesso de nutrientes sob a forma de **AMIDO**. Todas as partes verdes de uma planta possuem cloroplastos. Estes são verdes porque contêm pigmentos que refletem e transmitem a luz verde. Os cloroplastos absorvem primariamente a luz vermelha e a azul.

As plantas geralmente se reproduzem sexuadamente, mas a maioria também é capaz de se reproduzir assexuadamente. Todas as plantas têm ciclos de vida com alternância de gerações entre esporófitos diplóides, que produzem esporos, e gametófitos haplóides, que produzem gametas (óvulo e espermatozóide). O período e a importância de cada estágio varia de planta para planta. Por exemplo, nas samambaias, o esporófito é a geração dominante quando comparado com os musgos, nos quais o gametófito é a geração mais proeminente.

A maior parte dos evolucionistas acredita que a origem das plantas vasculares terrestres está nas algas verdes, que, por sua vez, tiveram sua origem em organismos flagelados unicelulares. Evidências para essa origem vêm de diversas fontes. Por exemplo, algumas espécies de algas verdes, assim como plantas superiores, alternam fases sexuada e assexuada em seu ciclo de vida. Além disso, as algas verdes também armazenam suas reservas de carboidratos em forma de amido, muitas algas possuem paredes celulares reforçadas de celulose, e finalmente usam formas similares de clorofila e carotenóides.

As primeiras plantas terrestres ocorreram no Período Siluriano (cerca de 430 milhões de anos atrás). Na passagem para o modo de vida terrestre, o aspecto mais fundamental da adaptação é a prevenção da perda de água pela evaporação na superfície celular. Algumas espécies de algas lidaram com esse problema ficando dormentes em períodos de seca e crescendo em condições aquáticas. A ausência de vacúolos celulares para depositar água previne outras espécies de sofrer grandes mudanças de forma em suas células em períodos de seca. Outras espécies mantêm uma cutícula com uma cera que retarda a perda de água em regiões expostas ao ar.

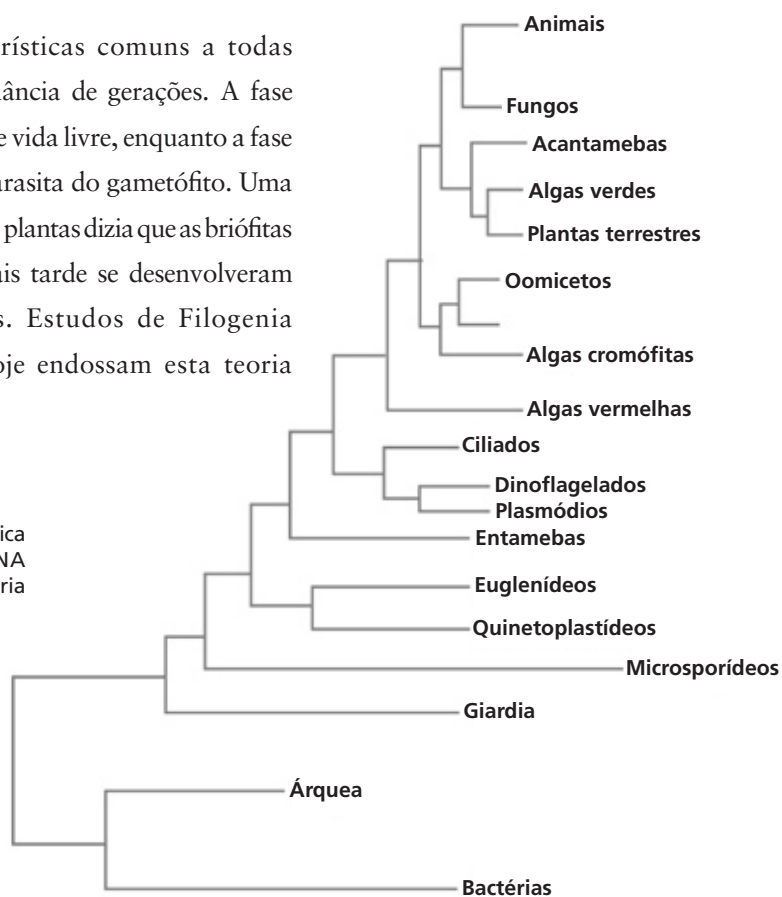
## BRIÓFITAS

Botânicos classificam as formas mais simples de plantas terrestres modernas num único grupo, as briófitas. Hoje em dia, existem descritas aproximadamente 17.000 espécies de briófitas, incluindo os musgos. Esse grupo apresenta algumas características comuns a todas as plantas terrestres: estruturas reprodutivas multicelulares, cutícula em suas partes aéreas e poros epidérmicos (estômatos) que permitem a transferência de dióxido de carbono, vapor d'água e oxigênio entre tecidos e com a atmosfera.

As briófitas não são consideradas plantas vasculares. Entretanto, algumas espécies apresentam tecidos específicos para transportar água e comida que não são tão eficientes como o floema e o xilema das plantas vasculares. A ineficiência do transporte de água e de alimento pelo corpo das briófitas limitam seu tamanho a uma estatura pequena (= no máximo 20cm) e seu hábito a lugares sempre úmidos. Em ambientes frios ou secos essas plantas suspendem seu crescimento até a chegada de uma estação mais quente e úmida.

Entre as características comuns a todas as briófitas está a alternância de gerações. A fase gametófito é haplóide e de vida livre, enquanto a fase esporófito é diplóide e parasita do gametófito. Uma teoria sobre a evolução das plantas dizia que as briófitas evoluíram de algas e mais tarde se desenvolveram em plantas vasculares. Estudos de Filogenia molecular feitos até hoje endossam esta teoria (Figura 20.1).

**Figura 20.1:** Árvore filogenética usando seqüências de RNA ribossomal para traçar a história evolutiva de eucariontes.



Uma outra teoria diz que as briófitas e as plantas vasculares são tão diferentes que provavelmente tiveram suas origens independentes em diferentes grupos de algas verdes. Por exemplo, a fase esporofítica das briófitas, é dependente do gametófito para nutrientes e suporte físico, enquanto nas plantas vasculares o esporófito é independente. Além disso, a aparição de briófitas no registro fóssil ocorre no Devoniano (400 milhões de anos) enquanto as plantas vasculares apareceram anteriormente, no período do Siluriano (430 milhões de anos). De acordo com essa hipótese, a similaridade entre briófitas e plantas vasculares vem de evolução paralela e não de homologia.

## PTERIDÓFITAS

Qualquer que seja a origem das plantas terrestres, haverá sempre uma rápida radiação evolutiva desde sua primeira aparição no registro fóssil. Cinquenta milhões de anos depois do primeiro registro de plantas terrestres, florestas já tinham se estabelecido com uma grande variedade de formas. Essas florestas eram formadas por plantas vasculares. Ou seja, plantas que transportam água e nutrientes em seu organismo através de tecidos condutores.

Esses tecidos, xilema e floema, permitem à planta a distribuição de água e nutrientes até as suas partes mais altas. O xilema é o tecido que transporta minerais e água da raiz até as folhas. O floema transporta os nutrientes fabricados por fotossíntese das folhas para outras partes da planta. Alguns botânicos denominam **TRAQUEÓFITAS** as plantas que apresentam esses tecidos. O grupo de plantas vasculares inicial são as pteridófitas, ou samambaias. Existem cerca de 10.000 espécies de samambaias descritas hoje em dia. Entre essas encontram-se espécies pequenas, como aquelas que mantemos dentro de casa, bem como espécies de árvores grandes que formavam as primeiras florestas.

### TRAQUEÓFITAS

São plantas que apresentam tecidos condutores: pteridófitas, gimnospermas e angiospermas.



## GIMNOSPERMAS

Embora de enorme sucesso, as plantas que se reproduziam por esporos (briófitas e pteridófitas) eram limitadas a ambientes úmidos, já que o gameta masculino móvel dependia da transmissão aquosa para atingir o gametófito feminino. Para alcançar a terra firme e seca, as plantas tiveram que desenvolver gametófitos protegidos da dessecação, nos quais a fertilização cruzada acontecia pelo vento. Em essência, a redução de tamanho do gametófito e a evolução do pólen de fácil dispersão (gametófito masculino) e de sementes (embriões) tornaram possível a conquista da terra seca. De acordo com o registro fóssil, as gimnospermas (plantas com sementes nuas) apareceram durante o Carbonífero (360 milhões de anos atrás). Hoje existem menos de 1.000 espécies de gimnospermas.

## ANGIOSPERMAS

Poucas mudanças marcaram mais a paisagem e a ecologia da Terra mais do que o aparecimento das plantas com flores, as angiospermas (plantas com sementes cobertas). Durante o início do Cretáceo, as gimnospermas continuaram a dominar a flora da Terra. Entretanto, dentre as diferentes linhagens de gimnospermas, apenas as coníferas estavam realmente prosperando.

As demais estavam fadadas ou encaminhadas para a extinção.

Os primeiros fósseis de angiospermas apareceram no início do período Cretáceo, cerca de 130 milhões de anos atrás. Esses fósseis são em geral grãos de pólen de plantas encontrados no sul da Inglaterra. Cerca de 10 milhões de anos depois (120 a 100 milhões de anos atrás), pólen e folhas são encontrados na América do Norte, na Rússia e em Israel. A distribuição mostra que as angiospermas se espalharam e se diversificaram rapidamente. No final do Cretáceo, 50 famílias modernas já eram encontradas. Hoje em dia são conhecidas cerca de 250.000 espécies de angiospermas (500 famílias), comparadas com apenas 550 espécies de coníferas.

Diferente das gimnospermas, cujas sementes são nuas, as angiospermas abrigam as suas dentro de um ovário. Esse ovário protege as sementes do ambiente contra infecções fungais, ressecamento, e contra o ataque de insetos. A flor, característica mais marcante desse grupo de plantas, tem uma incrível variedade de cores, cheiros e formas. Esse aparato se torna essencial à reprodução das angiospermas e mostra inúmeras vantagens sobre o modo reprodutivo presente nas gimnospermas.

O aparato reprodutivo feminino das angiospermas consiste nas pétalas e no carpelo. As pétalas são a parte mais conspícua das flores, responsáveis pela cor e cheiro das mesmas. O carpelo é uma estrutura em forma de garrafa, onde encontramos na base o ovário e o óvulo (= precursor da semente) e, na parte superior, o estigma (receptor de pólen). Essa parte feminina do aparato reprodutivo se chama megaesporófilo, enquanto a parte masculina se chama microesporófilo. O aparato reprodutivo masculino é limitado a uma série de pequenos ramos finos, encapados por estruturas cheias de pólen no topo.

O óvulo das angiospermas é eficientemente protegido de danos, mantido dentro do ovário. Esse é o último estágio em termos de desenvolvimento em plantas, que começou com os esporos natantes das plantas primitivas. O grão de pólen também é o estágio final do gametófito masculino que consistia em uma planta diferente. Da mesma forma que acontece com as coníferas gimnospermas, a planta forma um tubo polínico que leva o esperma diretamente ao óvulo. No entanto, no caso das angiospermas, uma superfície especial é designada para receber o grão de pólen e dar espaço ao tubo que leva ao óvulo.

Um outro avanço das angiospermas é o mecanismo que é freqüentemente chamado de fertilização dupla. Existem dois núcleos na parte superior do tubo polínico. O primeiro se funde ao óvulo no saco embrionário, que é o último estágio em termos de gametófito. Ao mesmo tempo, o segundo núcleo se funde com outro núcleo no ovário, se dividindo rapidamente para se tornar um suprimento alimentar para o embrião em desenvolvimento (semente). Esse desenho é bastante econômico na medida em que a planta investe pouca energia, com exceção da fabricação do ovário, para garantir a fertilização.

A vantagem adaptativa da polinização por animais é simples. Em primeiro lugar, garante a fertilização cruzada com outros membros de sua espécie usando apenas uma pequena quantidade de pólen. A economia de energia dessa forma é imensa, quando comparada com a grande quantidade de pólen necessária para fertilizar com o vento. Como resultado, as flores, derivadas de folhas diferenciadas em pétalas, sépalas e outras estruturas, possuem cores, formas e odores diferentes que atraem polinizadores específicos. A especificidade de polinizadores é essencial, já que o transporte do pólen para uma planta de espécie diferente não apresenta vantagem alguma. Uma outra adaptação importante foi o desenvolvimento de genes de auto-incompatibilidade, ou auto-esterilidade. Assim, pólen com o mesmo alelo do óvulo não o fecundaria. Isso é importante em plantas cujas flores são bissexuais, protegendo a variabilidade da espécie.

## RESUMO

Todas as plantas são eucariontes multicelulares autotróficos fotossintéticos, com uma parede celular de celulose, e armazenam o excesso de nutrientes, como amido. Todas as partes verdes de uma planta possuem cloroplastos. As plantas geralmente se reproduzem sexuadamente, mas a maioria também é capaz de se reproduzir assexuadamente. A maior parte dos evolucionistas acredita que a origem das plantas vasculares terrestres está nas algas verdes, que, por sua vez, tiveram sua origem em organismos flagelados unicelulares. As formas mais simples de plantas terrestres modernas são classificadas como briófitas, que não são consideradas plantas vasculares. A ineficiência do transporte limita seu tamanho e seu hábito a lugares sempre úmidos. Depois do aparecimento das primeiras plantas vasculares, florestas formadas por elas foram estabelecidas rapidamente. O grupo inicial de plantas vasculares são as pteridófitas. Todas as plantas descritas anteriormente se reproduziam através de esporos e por isso eram limitadas a ambientes úmidos, pois o gameta masculino móvel dependia da transmissão aquosa para chegar ao gametófito feminino. Para alcançar a terra firme e seca, as plantas tiveram que desenvolver gametófitos protegidos da dessecação que tornaram possível a conquista da terra seca. Essas primeiras plantas com semente eram gimnospermas. Hoje, pouco mais de 1.000 espécies de gimnospermas estão vivas.

Poucas mudanças marcaram a paisagem e a ecologia da Terra como o aparecimento das plantas com flores, as angiospermas (= plantas com sementes cobertas). As angiospermas abrigam as sementes dentro de um ovário que protege as sementes de infecções fungais, do ressecamento e do ataque de insetos. A flor, característica mais marcante desse grupo de plantas, é essencial à reprodução das angiospermas. A principal vantagem, que é responsável pelo grande sucesso das angiospermas, é a possibilidade da polinização por animais. Esse modo de fertilização garante o cruzamento com uma pequena quantidade de pólen. A economia de energia dessa forma é imensa quando comparada com a grande quantidade de pólen necessária para fertilizar com o vento. Uma outra adaptação importante foi o desenvolvimento de genes de auto-incompatibilidade, ou auto-esterilidade.

# objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Familiarizar-se com a origem e diversificação dos invertebrados.

## Pré-requisitos

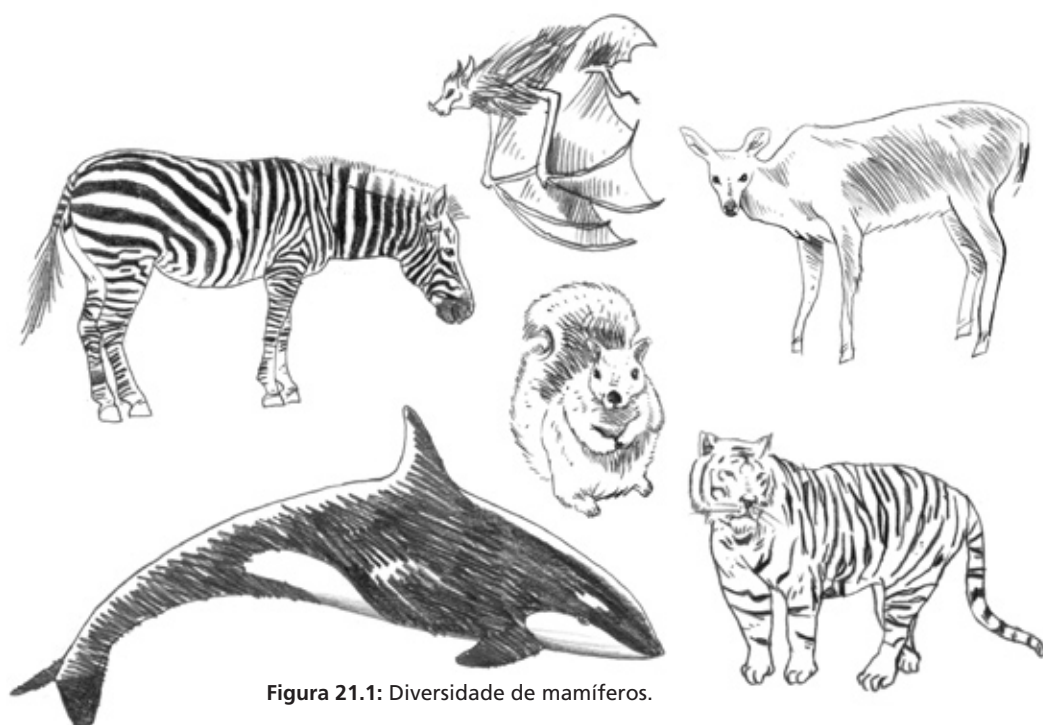
Aulas 5, 14, 15 e 19.

## INTRODUÇÃO

### NOTOCORDA

É uma estrutura flexível em forma de bastão que passa ao longo de quase todo o corpo dos cordados. Alguns cordados possuem notocorda apenas na sua fase larval; outros, ao longo de toda sua vida.

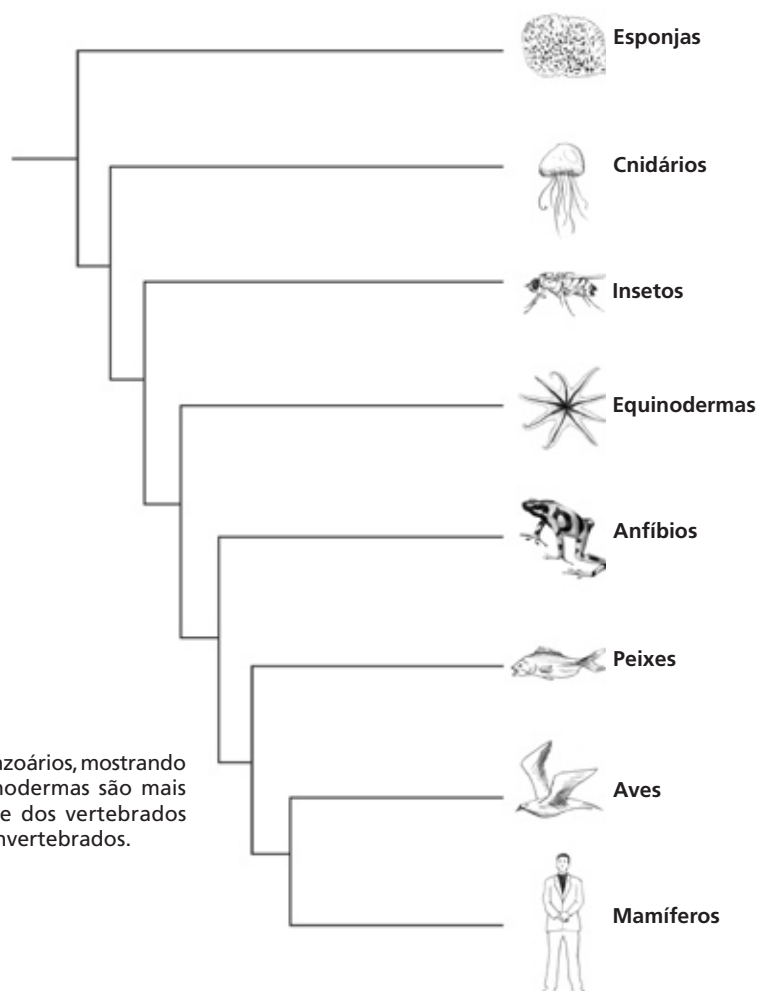
Nós vivemos em um planeta maravilhosamente diverso e bonito. Já vimos que para facilitar a comunicação entre pesquisadores e entre pessoas de um modo geral, um sistema binomial hierárquico foi criado por Lineu. Porém, os níveis hierárquicos desse sistema de classificação não são divididos de forma que cada nível agrupe o mesmo número de espécies. Por exemplo, os insetos, os crustáceos, os gongolos, as aranhas, e os escorpiões fazem parte do imenso Filo Arthropoda. Para termos uma idéia dessa diversidade, provavelmente mais espécies de artrópodos existem do que de todos os outros filos combinados! Na realidade, a maior parte dos animais existentes é bem diferente daqueles com que temos maiores contatos. O seu peixe no aquário, o gato no quintal do seu vizinho, o cachorro da casa da sua avó, além de você, fazem parte de um único Filo Chordata. Esse filo apresenta um número grande de espécies, e a maior parte das espécies de cordados está incluída no grupo dos vertebrados. Os cordados são organismos que possuem uma **NOTOCORDA**, que nos vertebrados é protegida pela coluna vertebral. Nesta aula, veremos um pouco sobre a radiação dos animais que não são vertebrados, ou seja, dos animais chamados invertebrados. Já vimos o aparecimento dos diferentes planos de corpo na Aula 15, vimos seus registros fósseis na Aula 14, e a invasão do ambiente terrestre na Aula 19. Nesta aula, iremos estudar a diversificação desses animais. Os invertebrados são definidos como metazoários que não possuem coluna vertebral. Neste momento, você deve estar se perguntando sobre a Aula 17 (Análise Filogenética e Biogeografia), na qual dissemos que não podíamos definir um grupo pela ausência de uma característica. Você se lembra disso? A razão é simples, pois os grupos devem ser definidos pelas sinapomorfias, ou seja, pela presença de uma característica comum a todos os membros do grupo e que esteja ausente em todos os organismos que não fazem parte dele. Entretanto, o que isso tem a ver com a coluna vertebral? Ora, a ausência de coluna vertebral não é uma característica apenas dos invertebrados, é? Não, pois as plantas também não possuem coluna vertebral, tampouco os fungos ou os protistas ou mesmo as bactérias. Então, mais especificamente, isso não significa que não podemos falar em "invertebrados". Lembre-se de que a nomenclatura serve para nos comunicarmos, e se eu falo invertebrados, você sabe o que eu estou falando. Assim, a palavra "invertebrados" serve à sua proposta, ou seja, serve para nos ajudar a nos comunicar de maneira rápida e eficiente.



**Figura 21.1:** Diversidade de mamíferos.

Por outro lado, é importante esclarecer que os invertebrados não formam um grupo monofilético. Ou seja, eles não são mais próximos filogeneticamente entre si do que qualquer invertebrado com membros de outros grupos. Vejamos um exemplo para sabermos se ficou claro. Os mamíferos são um grupo monofilético porque uma lebre, um ratinho, um morcego, um golfinho e um macaco são todos mais próximos filogeneticamente entre si do que qualquer um deles com aves, répteis, anfíbios ou qualquer espécie de não-mamífero (**Figura 21.1**). Mas, e no caso dos invertebrados? Os invertebrados não obedecem a essa regra. Por exemplo, um grupo interessante de invertebrados são os equinodermas (estrelas-do-mar, pepinos-do-mar, ouriços-do-mar, entre outros). Os equinodermas são metazoários que não possuem coluna vertebral, ou seja, são invertebrados. Entretanto, eles são mais próximos filogeneticamente de vertebrados como os anfíbios e os mamíferos, que de outros invertebrados, como os cnidários e os insetos. Você pode estar se perguntando: – "Por que isso acontece?". Repare na **Figura**

**21.2**, a Filogenia dos grandes grupos de metazoários. Observe também que o ancestral comum dos equinodermas com os vertebrados é o organismo A. O ancestral comum dos equinodermas com os cnidários é B. Como as relações filogenéticas são definidas pelo mais recente ancestral comum dos dois grupos (ver Aula 17) e A é mais recente do que B (veja que a árvore tem sentido temporal), então os equinodermas possuem um ancestral em comum com os vertebrados que não é compartilhado pelos outros invertebrados e, portanto, são mais próximos filogeneticamente dos vertebrados. Por essa razão, é perigoso definirmos um grupo pela ausência de determinada característica, pois poderemos estar juntando organismos de acordo com critérios pouco objetivos.



**Figura 21.2:** Filogenia de metazoários, mostrando que os invertebrados equinodermas são mais próximos filogeneticamente dos vertebrados que de outros organismos invertebrados.

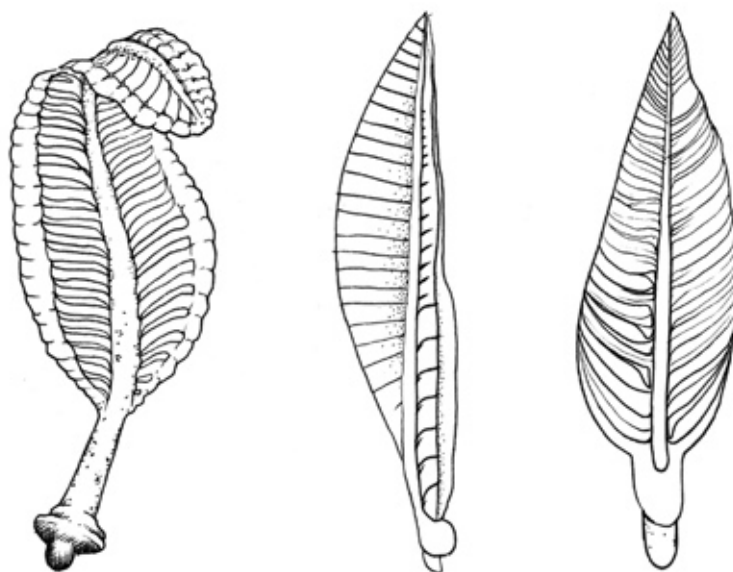


## FAUNA DE EDIACARA

Na Aula 15, vimos um pouco sobre a diversificação desse grupo, bem como a importância da fauna de Ediacara e a do Cambriano, marcada pela explosão dessa última. Vimos que a fauna de Ediacara, por não possuir esqueleto, necessita de condições muito especiais para deixar fósseis, ou seja, traços de sua vida na Terra. Uma das coisas mais interessantes sobre os fósseis de Ediacara é que não podemos ter certeza de sua natureza animal (**Figura 21.3**). À primeira vista, essa questão pode parecer ridícula: como não saber se um determinado organismo é planta ou animal? Entretanto, pensando um pouco melhor, vemos que a questão não é tão simples. Lembre-se de que boa parte das diferenças entre plantas e animais envolve estruturas ou substâncias não preservadas no registro fóssil. Por exemplo, o sistema nervoso, acúmulo diferenciado de **SUBSTÂNCIAS**, cloroplastos, entre outras são algumas características que nos permitem diferenciar esses dois reinos (Reino Plantae e Reino Animalia).

### SUBSTÂNCIAS

Como reserva de alimentos, as plantas acumulam amido, enquanto os animais acumulam glicogênio.



**Figura 21.3:** Fósseis de Ediacara parecidos com plantas, respectivamente, *Charniodiscus oppositus*, *Yunnanzoon lividum* e *Thaumaptilon walcotti* (<http://www.biology.appstate.edu/dewelra.htm>).



**Figura 21.4:** Um cnidário penatuláceo.

Realmente, não temos meios de saber se eram animais ou plantas, mas intuitivamente parece se tratar de animais. Por quê? Esses organismos aparecem no registro fóssil de 620 a 550 milhões de anos atrás. Conforme vimos na aula de plantas, as multicelulares mais simples, as briófitas, apareceram no registro fóssil apenas há cerca de 400 milhões de anos. Ou seja, com uma defasagem de 200 milhões de anos. Quando comparamos com os primeiros animais no registro fóssil, há cerca de 550 milhões de anos, a conclusão mais simples é que a fauna de Ediacara representa animais de um plano de corpo experimental. Olhando a diversidade de animais vivos com cuidado, podemos perceber um grupo muito parecido com o organismo de Ediacara da **Figura 21.3**. Esse grupo de animais é formado pelos penatuláceos, que são membros da Classe Anthozoa, e do Filo Cnidária. Repare, na **Figura 21.4** como esses organismos são parecidos com os de Ediacara.

Aparentemente, uma ausência importante da fauna de Ediacara é o grupo das esponjas marinhas. As esponjas naturais, que podemos usar no banho, são membros desse grupo de animais. Tal ausência no registro fóssil de Ediacara é intrigante, pois as esponjas são consideradas animais mais antigos que os cnidários. Isso porque as esponjas não possuem uma série de sinapomorfias que unem os cnidários e os outros metazoários em um grupo monofilético. Por exemplo, elas não possuem tecidos verdadeiros nem diferenciação celular irreversível, características dos outros animais. Entretanto, apenas recentemente alguns fósseis de esponjas foram descritos em rochas com a fauna de Ediacara, indicando apenas a dificuldade de preservação do fóssil, e não sua ausência do registro fóssil. Em evolução, dizemos que a ausência da evidência não é evidência de sua ausência. Mais especificamente, se não encontramos uma determinada característica em um ser vivo, pode ser por três razões: o organismo nunca teve a característica, ou ele a perdeu ao longo da evolução ou nós não estamos procurando-os direito quando investigamos. Como vimos anteriormente, também no registro fóssil a ausência do fóssil pode simplesmente significar que não conseguimos encontrá-lo por estarmos procurando nos lugares errados ou pelo fato de o organismo não deixar registro.

## EXPLOSÃO DO CAMBRIANO

O período Cambriano tem esse nome devido ao antigo País de Gales, Cambria, onde foram encontrados os primeiros sedimentos dessa época. Vimos na Aula 14, que a reconstrução dos animais que viveram durante o Cambriano não é uma tarefa fácil. Naturalmente, nada é fácil em evolução. Como evolução é um processo histórico, isso significa que ela já aconteceu e o melhor que podemos fazer é juntar as peças como as de um quebra-cabeça.

Essas peças são evidências coletadas pelos mais variados pesquisadores. Os geólogos podem indicar qual a posição dos continentes naquele momento (isto é, segundo a teoria da **DERIVA CONTINENTAL**), quais os que estavam conectados e os que estavam isolados uns dos outros. Os paleobotânicos podem indicar as espécies de plantas que habitaram o local naquela época, através da análise de pólenes fossilizados. Os paleozoólogos irão descrever, através do estudo dos fósseis, as espécies de animais herbívoros e carnívoros que habitavam esse local. Assim, poderemos construir um cenário antigo, ou seja, um **PALEOCENÁRIO** onde fosse sugerido um ambiente passado. Nesse paleocenário, o herbívoro predador a planta e o carnívoro predador o herbívoro. Essas associações devem ser feitas com base no que sabemos dos organismos. A maior parte das dificuldades de reconstrução de paleocenários é a falta de fósseis.

Estudar o Período Cambriano é um desafio interessante. A maior obstáculo não é a ausência de fósseis, mas sim a enorme diversidade deles encontradas no Cambriano. Realmente, a diversidade de fósseis do Cambriano é tão grande e, mais importante do que isso, tão diferente de tudo que conhecemos que, para muitos organismos, não temos a menor idéia de que nicho ecológico eles ocuparam. Nicho ecológico é a posição funcional do organismo num ambiente. Ele é composto pelo habitat que ocupa, pelos períodos em que está ativo, e pelos recursos que consome, entre outros fatores. Assim, sem conseguirmos diferenciar as estruturas presentes nas espécies fósseis daquelas presentes nas atuais, não conseguiremos fazer uma reconstrução desse paleoambiente.

### DERIVA CONTINENTAL

É a movimentação natural das placas tectônicas que formam os continentes.

### PALEOCENÁRIO

É uma hipótese de ecossistema ancestral ou antigo. Um paleocenário é baseado em evidências, principalmente fósseis.

### **MOLUSCOS**

Alguns organismos que compõem o Filo Mollusca são bastante conhecidos como por exemplo a lesma, o mexilhão, a lula, o polvo, o caracol e a ostra.

Mas vamos juntar as peças de nosso paleo-quebra-cabeça. A primeira coisa aparente, quando comparamos a fauna de Ediacara à do Cambriano, é a presença de fósseis com esqueleto nessa última. Alguns são pequenos tubos e outros parecem representar **MOLUSCOS** antigos. Os fósseis do Cambriano são consideravelmente mais complexos do que os do Ediacara. Então, no início do Cambriano, alguns passos importantes foram dados pelos nossos ancestrais. Uma linhagem ancestral apresentou esqueleto (externo) pela primeira vez. Além disso, como veremos nas figuras, as formas de corpo se tornaram consideravelmente mais complexas do que as da fauna de Ediacara. Entretanto, como saber mais sobre o que aconteceu nessa transição? Que tipo de atividades ocorreram pela primeira vez no Cambriano? Para conseguirmos visualizar um pouco melhor esse cenário, vamos à parte mais importante desta aula que é o Xisto de Burgess.

### **XISTO DE BURGESS**

#### **XISTO DE BURGESS**

É mais conhecido por seu nome em inglês, *Burgess Shale*.

O **XISTO DE BURGESS** é uma montanha em meio a uma cadeia chamada Montanhas Rochosas, que atravessa o Canadá. Ela abriga milhares de fósseis de organismos perfeitamente preservados que viveram há mais de 500 milhões de anos. Mais importante do que isso, o Xisto ainda abriga vestígios de atividades desses organismos, como traços de outros que se arrastaram e deixaram tais evidências. O mais impressionante é que, apesar dessa diversidade e importância, a maior parte dos fósseis do Xisto de Burgess ficou negligenciada até aproximadamente de 1960!

### **A DESCOBERTA DO XISTO DE BURGESS**

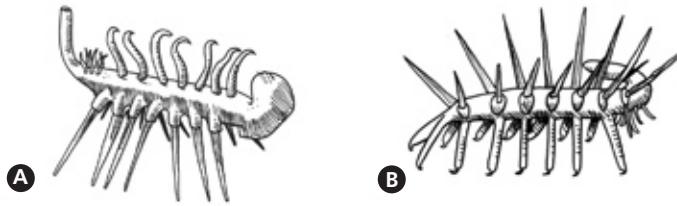
Quando o Canadá se estabeleceu como uma nação independente, seus habitantes se deram conta da importância de um sistema eficiente de locomoção. As dificuldades eram muitas. O Canadá tem a maior parte de sua superfície coberta por gelo durante quase todo o ano. Além disso, a cadeia de Montanhas Rochosas impede fácil acesso de um lado a outro do país. Portanto, a primeira providência, quando carros e aviões eram caros demais ou mesmo inexistentes, era a construção de ferrovias, construídas por entre as montanhas em desafiantes projetos de engenharia. Repare que isso estava acontecendo no final do século XIX.

As primeiras dicas de que ali, nas Rochosas, se encontravam fósseis, vieram com a construção dessa ferrovia. Os primeiros fósseis encontrados são os comuns trilobitas, presentes na totalidade de fósseis desse período. Entretanto, pouco a pouco novos fósseis foram surgindo e eles eram cada vez mais estranhos. A descoberta do Xisto de Burgess se deu, segundo a lenda, quando a expedição de **CHARLES WALCOTT** estava cavalgando nas Rochosas e o cavalo de sua mulher tropeçou num bloco de pedra. Seu marido desmontou de seu próprio cavalo e, com um martelo, quebrou o bloco de pedra. Para o espanto de todos no grupo, quando a pedra se abriu, fósseis de organismos com suas partes moles intactas foram revelados. Charles veio trabalhar com sua esposa, Helen, e seu filho, Stuart, nas montanhas, coletando e estudando seus fósseis pelo resto de sua vida, ano após ano. As temporadas de coleta eram apenas no verão, pois no inverno as montanhas eram cobertas por neve, impedindo as expedições. Ao final de cada temporada de coleta, os fósseis eram colocados para serem carregados por cavalos, levados para a ferrovia mais próxima e encaminhados para os Estados Unidos. Mais especificamente, os fósseis eram encaminhados para o Instituto Smithsonian, onde era diretor. Sua última expedição ao Xisto foi aos 66 anos; pouco a pouco, seu tempo foi sendo ocupado com trabalho burocrático, e tinha cada vez menos tempo para estudar os fósseis.

Depois de 1960, os profissionais começaram a estudar com mais afinco, e a ficar cada vez mais impressionados com o que estavam descobrindo. Essas descobertas não eram apenas no Xisto de Burgess, mas também em outras inúmeras montanhas desse tipo na mesma região. Rapidamente, autoridades do Canadá se apressaram a coletar fósseis para serem guardados nas coleções canadenses e não serem encaminhados para os Estados Unidos. Traços delicados de organismos do Cambriano se encontram preservados no Xisto de Burgess. Casos interessantes, como o do organismo da **Figura 21.5**, *Hallucigenia sparsa*, foi originalmente reconstruído de cabeça para baixo. As pernas do organismo A viraram os espinhos protetores do corpo em B. Pela primeira vez, as pernas mostravam claramente a locomoção no fundo do mar, e os espinhos, uma adaptação para afastar predadores. Mas que tipo de predadores havia no Cambriano?

**CHARLES DOOLITTLE  
WALCOTT  
(1850-1927)**

Foi um geólogo americano. Tinha pouca formação acadêmica (não completou o ginásio), mas deu uma contribuição grande para o estudo dos fósseis do Cambriano. Foi diretor do Instituto Smithsonian, em Washington, capital dos Estados Unidos. Publicou uma série de artigos científicos sobre suas descobertas.

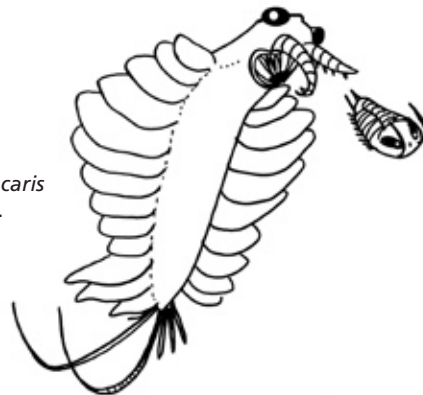


**Figura 21.5:** A espécie *Hallucigenia sparsa* foi reconstruída originalmente como o organismo A, e reconstruções posteriores confirmaram que o animal original estava de cabeça para baixo; o organismo B seria o animal realmente.

#### ANOMALOCARIS

Algumas espécies de *Anomalocaris* pertencem atualmente ao gênero *Laggania*.

**ANOMALOCARIS** era um dos maiores predadores do mar do Cambriano, tinha cerca de 60cm e uma boca circular cheia de dentes que se abriam e fechavam comendo sua presa (**Figura 21.6**). Esse organismo, além de grande, era extremamente complexo em termos de anatomia. Por isso, como o registro fóssil nos dá apenas uma idéia de como era o animal, essa espécie foi confundida com três espécies diferentes. Você deve estar se perguntando: Mas como assim? Realmente, sua boca foi originalmente interpretada como uma medusa. Seus tentáculos frontais foram interpretados como uma cauda de um crustáceo primitivo. E seu corpo como uma holotúria (pepino-do-mar, um equinoderma). Você pode ter uma idéia de como esse animal nadava na coluna d'água na página da web. <http://www.geocities.com/goniagnostus/anohome.html>.



**Figura 21.6:** A espécie *Anomalocaris* saron perseguindo um trilobita.

**RESUMO**

É importante deixar claro que os invertebrados não formam um grupo monofilético. Ou seja, os invertebrados não são mais próximos filogeneticamente entre si do que qualquer invertebrado com membros de outros grupos. Por exemplo, um grupo interessante de invertebrados são os equinodermas. Equinodermas são as estrelas-do-mar, os pepinos-do-mar, os ouriços-do-mar, entre outros. Os equinodermas são metazoários que não possuem coluna vertebral, isto é, são invertebrados. Entretanto, eles são mais próximos filogeneticamente dos vertebrados como os anfíbios, os mamíferos, do que de outros invertebrados, como os cnidários e os insetos. A fauna de Ediacara já foi confundida com plantas, mas olhando cuidadosamente a diversidade animal hoje, encontramos os penatuláceos, cnidários parentes das anêmonas, que são bem parecidos com os organismos fósseis dessa época. Quando comparamos a fauna de Ediacara com a fauna do Cambriano, notamos o aparecimento de algumas estruturas interessantes, como a boca do *Anomalocaris*, que mostra claramente que essa espécie era predadora. A *Hallucigenia* foi confundida e interpretada originalmente de cabeça para baixo. Um dos registros mais importantes sobre a fauna do Cambriano é o Xisto de Burgess, nas Montanhas Rochosas do Canadá. Ali, milhares de espécimens de dezenas de espécies estão preservados nos mais perfeitos detalhes.





## Introdução aos vertebrados

AULA

# 22

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Familiarizar-se com os assuntos relativos aos vertebrados, mais especificamente aos peixes.
- Identificar a importância da duplicação gênica e tetraploidização em evolução.

### Pré-requisitos

Aulas 3, 4, 5, 14, 15, e 17.

## INTRODUÇÃO

Vamos iniciar agora, a parte do curso que envolve os organismos que estamos mais acostumados a ver em nosso cotidiano. Como consequência, a diversidade de vertebrados é mais fácil de ser descrita por nós, professores, e mais fácil de ser entendida por você, aluno. Por exemplo, se você for a um restaurante japonês e pedir sashimi, você vai receber fatias dos organismos que iremos ver nesta e nas próximas duas aulas: os peixes. A separação inicial dos peixes em três aulas tem algumas razões. A primeira delas é que o primeiro vertebrado, ou seja, o primeiro organismo a apresentar uma coluna vertebral, foi um peixe. A segunda razão é que os peixes são um grupo muito heterogêneo. Você lembra da definição, na Aula 17, de grupos monofiléticos?

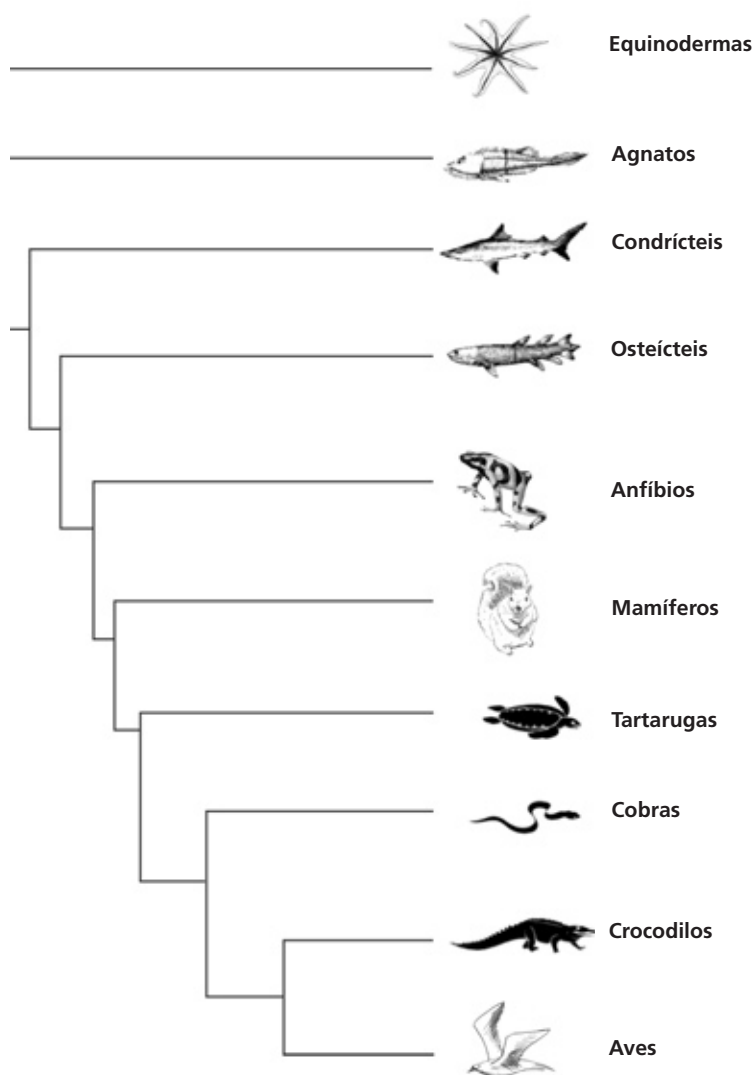
Grupos monofiléticos apresentam um único ancestral em comum, e todos os seus descendentes estão incluídos dentro desse grupo. Pois é, os peixes não são monofiléticos, da mesma forma, conforme vimos, que invertebrados também não o são. Os peixes, na verdade, formam um grupo parafilético basal de vertebrados (**Figura 22.1**). Eles são conhecidos pelos sistematas como representantes da superclasse Pisces. Constituem um grupo heterogêneo de organismos vivos intuitivamente definidos como vertebrados sem patas. Alternativamente, os peixes podem ser definidos como vertebrados com nadadeiras. Essa definição convém perfeitamente a este grupo não natural que agrupa, atualmente, os peixes-bruxa, as lampréias, os Condricíes (tubarões, raias e quimeras) e os Osteicíes (subdivididos em actinoptérigeos e sarcopterígeos, estes últimos incluindo os celacantos, os peixes pulmonados e os tetrápodos), além de formas fósseis como os ostracodermas, os placodermas e os acantódios. A diversidade desse grupo é enorme, visto que existem mais espécies de peixes atuais descritos do que todos os outros vertebrados juntos.

Uma teoria que explica a evolução dos vertebrados (ou craniados) é que eles foram formados por pedomorfose. Pedomorfose é a retenção de características jovens por adultos. Por exemplo, se um filhote se torna maduro sexualmente e dá origem a uma nova espécie, isso é pedomorfose. Alguns cientistas acreditam que os vertebrados se originaram dessa forma. Ou seja, os primeiros craniados eram muito parecidos com as larvas de cordados primitivos. Realmente, nos tunicados, apenas a larva apresenta a notocorda. Nos vertebrados, a notocorda, protegida pela coluna vertebral, permanece ao longo de toda a vida.

Se a larva de um **TUNICADO** primitivo conseguiu se reproduzir, isso pode ter gerado toda a linhagem dos vertebrados conhecidos atualmente: peixes, anfíbios, répteis, aves e mamíferos.

**TUNICADOS**

São comumente chamados de ascídias. Eles são do subfilo Urochordata.



**Figura 22.1:** Grandes grupos de vertebrados, mostrando os grupos de peixes. Repare que o ancestral comum a todos os peixes também deu origem a vertebrados que não estão incluídos em peixes, como os anfíbios, os répteis, as aves e os mamíferos.

## AGNATOS

Na literatura corrente, encontramos como representantes atuais dos agnatos as *myxines* (peixes-bruxa) e os petromizontídeos (lampréias), muitas vezes considerados juntos, formando um grupo denominado Ciclostomados. Todavia, os Ciclostomados não formam um grupo monofilético. Atualmente, se sabe que os peixes-bruxa apresentam apenas a caixa craniana calcificada, ao passo que a partir das lampréias, as vértebras também se calcificam. Dessa forma, as lampréias junto com os Gnatostomados (vertebrados com mandíbula), são considerados vertebrados, e os peixes-bruxa são considerados apenas como craniados.

Os Ciclostomados eram definidos com base em caracteres primitivos (cf. ausência de cobertura dérmica e de nadadeiras pares, narina mediana e simples, boca circular, uma complexa língua dentada controlada por músculos longitudinais e circulares), ao passo que um número de características derivadas de um ancestral comum propõe um grupo natural formado pelas lampréias e pelos Gnatostomados.

## PEIXES-BRUXA

Esse grupo de craniados com aparência vermiforme vive em ambiente marinho, enterrado na lama e alimentando-se de peixes doentes ou mortos. O grupo é caracterizado por um corpo alongado, a cabeça terminando em um orifício naso-faríngeo. Os olhos são escondidos pela musculatura cefálica, a boca, retrátil, é munida de numerosos dentes córneos e de um número de orifícios branquiais variado (15 no gênero *Eptatretus* e 1 em *Myxine*). Ventralmente esses peixes apresentam, ao longo de seu flanco, uma série de glândulas mucosas.

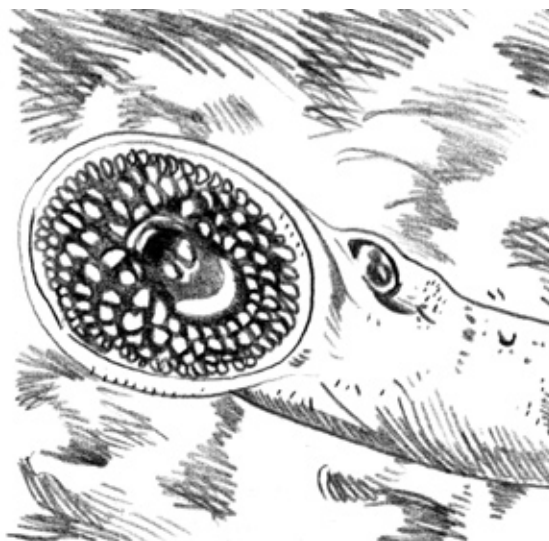
O labirinto órgão localizado na cabeça e responsável pela percepção da gravidade) aparentemente possui apenas um único canal semicircular vertical e duas ampolas. Não possuem nadadeiras pares, sua nadadeira caudal possui a forma de flecha arredondada.

Pouco se conhece sobre a ontogenia e as relações de parentesco desse grupo. Aparentemente, a presença de vários orifícios branquiais é considerada como uma característica primitiva, sendo o gênero *Myxine* o táxon mais derivado do grupo, por apresentar apenas um orifício. Fósseis de peixe-bruxa são raros e até o presente, somente o gênero *Gilpichthyes* do Carbonífero dos Estados Unidos, foi descoberto.

## LAMPRÉIAS

As lampréias são consideradas o primeiro grupo zoológico a apresentar vértebras calcificadas. Encontrado em ambiente marinho e dulcícola, esse grupo é caracterizado por seu corpo alongado, vermiforme, olhos grandes, presença de um olho pineal fotossensível coberto por uma placa dérmica. A cápsula ótica contém o labirinto com dois canais semicirculares e suas respectivas ampolas. Assim como os peixes-bruxa, as lampréias não apresentam nadadeiras pares. Dorsalmente encontra-se ainda um pequeno orifício naso-hipofisal por onde se abre o órgão olfativo. A boca é terminal, em forma de ventosa, portando numerosos dentes córneos além de uma língua raspadora adaptada ao modo de vida hematófago (ectoparasita de outros peixes e mamíferos marinhos) (**Figura 22.2**). O animal se fixa sobre um peixe pela sua ventosa bucal e raspa a carne e o sangue. As glândulas salivares desembocam sobre a língua e a saliva contém uma substância anticoagulante. Assim como nos Condricteis, as lampréias apresentam uma válvula espiral no intestino.

As lampréias apresentam sete orifícios branquiais laterais. Quando adultos, possuem uma ou duas nadadeiras dorsais, com vários raios precedidos por pequenos músculos radiais. O esqueleto é exclusivamente cartilaginoso e muito reduzido. A forma larvar é denominada Amnocoetes, e já foi considerada como um táxon distinto. Essa larva é extremamente diferente do adulto, apresentando como principais características uma boca circundada por duas dobras que não funcionam como ventosas, ausência de dentes e língua, apresentando alimentação micrófaga; possuem uma estrutura denominada véu, muito desenvolvida para capturar partículas na água, e têm um endóstilo.



**Figura 22.2:** A boca da lampréia é modificada para se fixar em peixes e se alimentar por sucção.

A lampréia marinha habita os mares europeus, a África Ocidental e a América do Norte. Ela passa grande parte da sua vida no mar, depois volta para os rios, onde desova em seguida morre. Os fósseis de lampréias são conhecidos no Carbonífero de Ilinois (*Myomizon*) e de Montana (*Hardistiella*) nos Estados Unidos. Estes gêneros apresentam características consideradas primitivas em relação às formas atuais e a outros fósseis do grupo, tais como a presença de uma nadadeira anal diferenciada.

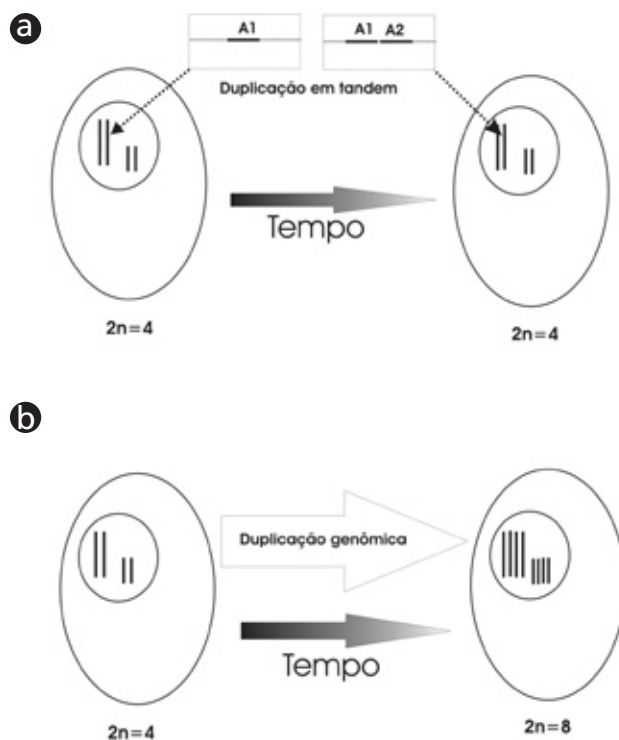
## OSTRACODERMAS

Na verdade, esse grupo de agnatos fósseis não forma um grupo natural e é representado por diversos grupos distintos que não serão tratados detalhadamente aqui (cf. Heterostráceos, Anáspidas, Osteostráceos, Galeaspídeos e Telodontes). Os primeiros representantes de vertebrados (ou craniados) são Heterostráceos dos gêneros *Arandaspis*, do Ordoviciano da Austrália, e *Sacabambaspis*, do Ordoviciano da Bolívia. Esses dois táxons, muito parecidos entre si, apresentam uma carapaça simples formada por um disco dorsal e um disco ventral separados por uma série de pequenas placas branquiais, e por numerosas placas orais bem finas que poderiam ter função filtradora. Os olhos se encontram na parte anterior do disco dorsal em uma fossa que dá saída, também, às aberturas nasais. Apresentam numerosos orifícios branquiais (20) e uma linha lateral bem desenvolvida sobre todo o comprimento da cabeça e do corpo, este coberto por inúmeras escamas longas e finas. Os ostracodermas não apresentam nadadeiras pares. Alguns possuem osso celular, e outros, considerados mais primitivos, possuem tecido ósseo acelular (aspidina). O corpo é fusiforme, coberto por pequenas escamas ou por uma carapaça óssea.

## DUPLICAÇÃO GÊNICA

Você deve estar reparando que nosso modo de abordar este curso é partindo da diferenciação das linhagens. Entretanto, existem outras formas de encarar a evolução dos organismos. Por exemplo, de uma forma semelhante às linhagens, os genes também podem se transformar em dois genes. Esse fenômeno é chamado de duplicação gênica. A duplicação gênica é importante na geração da diversidade gênica, que determina a adaptabilidade de uma espécie a um ambiente. Haldane foi o primeiro a sugerir que um gene duplicado pode adquirir uma função diferente, por meio de mutações, e pode, eventualmente, se transformar em um novo gene. Duas explicações foram propostas para justificar a existência de múltiplas cópias dos genes. A primeira é que o número de cópias aumenta por duplicação do tipo tandem, isto é, a enzima (polimerase) que promove a duplicação do DNA faz a cópia original do gene A na nova fita de DNA que está sendo sintetizada (**Figura 22.3.a**). Entretanto, nesse ponto ela "escorrega" e começa a sintetizar o gene A outra vez. Assim, o organismo que vai herdar a nova cópia do DNA receberá duas cópias do gene A. Pouco a pouco, os dois genes vão sofrer diferentes mutações aleatórias e irão se diferenciar, como acontece também com as populações isoladas de uma espécie original. O interessante é que esse é um fenômeno muito frequente nas populações de todas as espécies. A principal razão é porque não existe nenhuma desvantagem em você ter uma cópia a mais de um gene, muito pelo contrário. Assim, nesses eventos, o gene duplicado acaba se espalhando para as outras populações.

A segunda explicação para duplicações gênicas se dá por meio de eventos de tetraploidização. Nesse segundo caso, a tetraploidização é a duplicação de todo o genoma do organismo (**Figura 22.3.b**).



**Figura 22.3:** Dois mecanismos de duplicação gênica. O primeiro é a duplicação de um único gene (acima) e a segunda é a duplicação de todo o genoma do indivíduo que vira um tetraplóide.

A tetraploidização acontece quando ocorre a não disjunção dos cromossomas na meiose. Durante a meiose, as células que darão origem aos gametas masculinos e aos femininos passam por uma divisão do material genético. Ou seja, cada gameta recebe um dos cromossomas homólogos do indivíduo diplóide. Assim, na reprodução sexuada, um gameta haplóide paterno se funde com um outro haplóide materno, dando origem a um indivíduo diplóide. Entretanto, quando ocorre uma não disjunção, o gameta não tem a metade, mas sim o número completo de cromossomas do pai (ou da mãe). Se isso acontecer na linhagem materna e paterna, a fusão dos gametas diplóides dará origem a um indivíduo tetraplóide. Quando esse indivíduo cruza com um outro organismo tetraplóide, dá origem a uma linhagem tetraplóide. Muitas espécies de vertebrados são tetraplóides, como salmões, trutas e alguns sapos. Na realidade, há autores que sugerem que, na história evolutiva da humanidade, alguns eventos de tetraploidização aconteceram em nossa linhagem antes de nos tornarmos mamíferos.

#### A SÍNDROME DE DOWN

Apesar da duplicação gênica ser benéfica para as populações, a duplicação de um único cromossoma já causa sérios problemas à saúde dos indivíduos humanos. Isso acontece porque ocorre uma perda de balanço no momento das divisões celulares que requerem números pares de cromossomas. Os seres humanos possuem normalmente 46 cromossomas, ou seja, 23 pares de cromossomas homólogos. Em cada par homólogo, um foi herdado do pai e o outro da mãe. Entretanto, alguns indivíduos possuem 47, ou seja, um dos pais contribuiu com não um, mas dois cromossomas. A maior parte dos casos de trissomia são do cromossoma 21, que dá origem a pessoas com a síndrome de Down. Essa síndrome é associada com inúmeros problemas fisiológicos e anatômicos aos seus portadores e é a principal causa de retardo mental em populações humanas. É estimado que 1 em cada 800 partos seja de um bebê com essa síndrome. Apesar disso, mais preconceitos do que problemas físicos causam os conflitos das pessoas portadoras da síndrome de Down. Muitos indivíduos, se guiados de maneira eficiente e com carinho dos pais e amigos, aprendem a maior parte das atividades que realizamos no cotidiano, como estudar, trabalhar, dançar, cantar, sorrir, enfim, aprendem a aproveitar a vida de maneira completa e feliz, como todos nós.



**RESUMO**

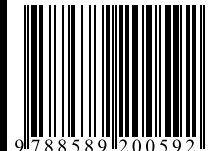
Os peixes são um grupo parafilético basal de vertebrados. Eles são conhecidos pelos sistematas como representantes da superclasse Pisces. Constituem um grupo heterogêneo, de organismos vivos intuitivamente definidos como vertebrados sem patas. Essa definição convém perfeitamente a esse grupo não natural que agrupa, atualmente, os peixes-bruxa, as lampréias, os Condrícties (tubarões, raias e quimeras) e os Osteícties (subdivididos em actinoptérigeos e sarcopterígeos, estes últimos incluindo os celacantos, os peixes pulmonados e os tetrápodos), além de formas fósseis como os ostracodermas, os placodermas e os acantódios. A diversidade desse grupo é enorme, visto que existem mais espécies de peixes atuais descritos do que todos os outros vertebrados juntos. Uma teoria que explica a evolução dos vertebrados (ou craniados) é a de que eles foram formados por pedomorfose. Pedomorfose é a retenção de características jovens por adultos. Os representantes atuais dos agnatas são as mixines (peixes-bruxa) e os petromizontídeos (lampréias). As lampréias são consideradas o primeiro grupo zoológico a apresentar vértebras calcificadas. Esse grupo, encontrado em ambiente marinho e dulcícola, é caracterizado por seu corpo alongado, vermiforme, olhos grandes, presença de um olho pineal fotossensível coberto por uma placa dérmica.

**AUTO-AVALIAÇÃO**

1. Qual a explicação mais aceita sobre a origem dos vertebrados?
2. O que os peixes têm em comum com os invertebrados?
3. Quais os grandes grupos de peixes?
4. Qual a importância da duplicação gênica na evolução dos vertebrados?



ISBN 85-89200-59-0



9 788589 200592



**UENF**  
Universidade Estadual  
do Norte Fluminense



Universidade Federal Fluminense



**GOVERNO DO  
Rio de Janeiro**

SECRETARIA DE  
CIÊNCIA E TECNOLOGIA

Ministério  
da Educação

