

# A Evolução é Fato



#### Diretoria da Academia Brasileira de Ciências

Triênio 2022-2025

#### Presidente

Helena Bonciani Nader

#### Vice-Presidente

Jailson Bittencourt de Andrade

#### **Vice-Presidentes Regionais**

Norte: Adalberto Luis Val

Nordeste e Espírito Santo: Jailson Bittencourt de Andrade

Minas Gerais e Centro-Oeste: Virgílio Augusto Fernandes Almeida

Rio de Janeiro: Maria Domingues Vargas

São Paulo: Glaucius Oliva Sul: Ruben George Oliven

#### **Diretores**

Alvaro Toubes Prata Maria Domingues Vargas Mariangela Hungria Roberto Lent

Virgílio Augusto Fernandes Almeida

#### **MEMBROS INSTITUCIONAIS**

#### DIAMANTE

























#### **APOIOS INSTITUCIONAIS**





# A Evolução é Fato

#### Coordenador

Carlos Frederico Martins Menck

Rio de Janeiro, 2024



© Direitos autorais, 2024, de publicação, de organização, da

Academia Brasileira de Ciências

Rua Anfilófio de Carvalho, 29 - 3º Andar

20030-060 - Rio de Janeiro, RJ - Brasil

Tel: +55 21 3907-8100

www.abc.org.br

#### Assessoria

Marcos Cortesão Barnsley Scheuenstuhl

Vitor Vieira de Oliveira Souza

#### Edição e Revisão Textual

Murilo Bomfim Lobo Braga

#### Projeto Gráfico e Diagramação

Hermano Serviços de Editoração

#### Ilustrações

Fábio Andriolo

## Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) (Câmara Brasileira do Livro, SP, Brasil)

A Evolução é fato / coordenação Carlos Frederico Martins Menck. -- 1. ed. -- Rio de Janeiro : Academia Brasileira de Ciências, 2024.

Vários autores. Bibliografia. ISBN 978-65-981763-3-4

- 1. Divulgação científica 2. Evolução (Biologia)
- 3. Homem Evolução 4. Pesquisa científica
- 5. Universo Origem I. Menck, Carlos Frederico Martins.

24-224797 CDD-576.8

#### Índices para catálogo sistemático:

1. Evolução : Biologia 576.8

Aline Graziele Benitez - Bibliotecária - CRB-1/3129

### Prefácio

O conceito de evolução, conforme apresentado pela pesquisa e evidência científica, descreve o processo pelo qual a vida na Terra mudou e se diversificou ao longo de bilhões de anos. A Academia Brasileira de Ciências (ABC) reuniu especialistas para elaborar o livro "A Evolução é Fato", que busca trazer ao público um panorama atual e bem fundamentado dessa teoria, essencial para a ciência, apresentando casos concretos de como a evolução ocorre, inclusive com exemplos brasileiros.

Esse conceito de evolução surgiu das ideias inovadoras de Charles Darwin e Alfred Russel Wallace, que introduziram a teoria da seleção natural, a qual explica como as espécies se adaptam e evoluem. A teoria é fortemente apoiada por diversas áreas da ciência, como paleontologia, ecologia, genética, biologia do desenvolvimento, biologia molecular, entre outras. As evidências vêm de várias frentes: desde o registro fóssil, que mostra a progressão das formas de vida ao longo do tempo, até o DNA, cujos sequenciamentos genéticos revelam semelhanças impressionantes entre seres distintos, sublinhando uma ancestralidade comum. Por exemplo, a comparação do DNA humano com o dos chimpanzés mostra uma semelhança de quase 98,8%, indicando um ancestral comum relativamente recente. Além disso, a teoria é ilustrada pela distribuição geográfica das espécies e por processos como radiação adaptativa e convergência adaptativa, que ocorrem quando um grupo ancestral coloniza diferentes ambientes e pode originar outras espécies. A embriologia comparativa e a biologia do desenvolvimento também mostram como pequenas variações genéticas durante as fases iniciais do desenvolvimento podem resultar em grandes diferenças na forma e função dos adultos.

A seleção natural é fundamental para explicar a diversidade de vida no planeta e é considerada uma das teorias mais robustas da ciência. Ela busca entender não somente a variedade da vida na Terra, mas também os processos vitais que sustentam todas as formas vivas. A evolução é mais do que uma teoria sobre a origem das espécies; é o alicerce para compreendermos a biologia, influenciando desde a ecologia e a genética até a medicina e a saúde pública.

A pesquisa científica reforça que todas as espécies têm ancestrais comuns, e os fósseis demonstram que muitas espécies já se extinguiram, o que contradiz as explicações criacionistas sobre a origem da vida. Esta publicação não apenas informa, mas também reforça a importância da evolução como um conceito central para nossa compreensão da vida, ressaltando o papel crucial de métodos científicos rigorosos e evidências empíricas na nossa visão do mundo natural.

Compreender a evolução é fundamental para enfrentarmos desafios atuais como a conservação da biodiversidade, a proliferação de doenças infecciosas e a resistência aos antibióticos, incluindo a aplicação dos conceitos da teoria evolutiva para aprimorar a compreensão de doenças comuns na sociedade contemporânea, como diabetes e câncer. Este conhecimento nos capacita a tomar decisões conscientes e fundamentadas sobre o meio ambiente e nossa saúde.

A ABC tem como base filosófica o Estado Democrático de Direito, a separação entre ciência e religião, a laicidade do Estado, a não participação da instituição em partidos políticos, os direitos humanos, a sustentabilidade e o meio ambiente, sempre pautando suas ações pela ética e transparência e as melhores evidências científicas disponíveis.

A ABC entende que religião e ciência não são mutuamente excludentes. Copérnico, Mendel, Bacon, Bošković, Gassendi, Steno, Kircher, Riccioli e muitos outros clérigos figuram entre os grandes cientistas que contribuíram para o avanço do conhecimento em ciências como física, matemática, genética, geologia, botânica, anatomia e astronomia. A teoria do *Big Bang* foi proposta em 1931 pelo padre católico e físico Georges Lemaître.

No entanto, cabe lembrar que este livro reafirma a importância da evolução como conceito central para entender a vida na Terra, destacando o papel dos métodos científicos rigorosos e das evidências empíricas na formação do nosso conhecimento. O presente trabalho busca explicar, em linguagem acessível, a origem e a evolução da vida a partir de uma abordagem científica. Por meio desta publicação, a ABC aponta como a ciência se diferencia do criacionismo e expressa, de forma inequívoca, a sua visão, afirmando que o criacionismo ou design inteligente não têm lugar na explicação da origem da vida no mundo em que vivemos. Evolução é fato!

lelena B. Nader

Presidente

Academia Brasileira de Ciências

# Índice

10	Introdução -	A teoria	da avol	ucão	á um	fato
TO	introducão –	A teoria	da evoi	lucao	e um	Tato

Carlos Frederico Martins Menck Adalberto Luis Val

#### Marcas geológicas e genéticas do tempo comprovam a evolução

Sérgio D. J. Pena Alexander W. A. Kellner

#### Os processos cósmicos que permitiram a origem da vida na Terra

Augusto Damineli

# 36 Evolução dinâmica do planeta Terra no tempo geológico – implicações para a evolução biológica

Umberto G. Cordani Thomas R. Fairchild

#### A biosfera e o planeta Terra – 4 bilhões de anos de interações

Thomas R. Fairchild Marly Babinski Umberto G. Cordani

#### 66 A emergência da vida na Terra

Iolanda Midea Cuccovia Hernan Chaimovich

#### 74 Do mundo do RNA ao Último Ancestral Universal Comum

Sávio Torres de Farias

#### 82 O último ancestral universal comum – LUCA e a árvore da vida

Carlos Frederico Martins Menck Marie-Anne Van Sluys

# 90 Produção de oxigênio: origem e evolução da fotossíntese — e suas implicações para o planeta

Alfredo Leonardo Porfírio-Sousa Daniel José Galafasse Lahr

#### 102 A origem da célula eucariótica e de suas organelas

Mariana Cabral de Oliveira Anibal Eugenio Vercesi

#### 110 O mundo dos microrganismos eucarióticos

Giulia Magri Ribeiro Walter Colli Lucile Maria Floeter Winter Daniel José Galafasse Lahr

#### 118 Evolução do genoma eucarionte

Sandro José de Souza

#### 124 A evolução das plantas

Marie-Anne Van Sluys

#### 134 Transição dos vertebrados: da vida na água para a vida na terra

Adalberto Luis Val

# 144 Biologia Evolutiva do Desenvolvimento (Evo-Devo) — contribuições para a teoria evolutiva

Rodrigo Nunes-da-Fonseca Tiana Kohlsdorf

#### 156 Fósseis: testemunhas da história da vida na Terra

Alexander W. A. Kellner Marina Bento Soares

#### 170 A extinção dos dinossauros e o momento dos mamíferos

Marina Bento Soares Alexander W. A. Kellner

# Microevolução: forças evolutivas, isolamento reprodutivo e especiação

Marcelo Vallinoto Maria Paula Cruz Schneider Vera Lúcia da Silva Valente-Gaiesky

#### 190 A evolução humana entre os primatas

Fabrício R. Santos

#### 200 Não existem raças humanas (e isso é uma afirmação!)

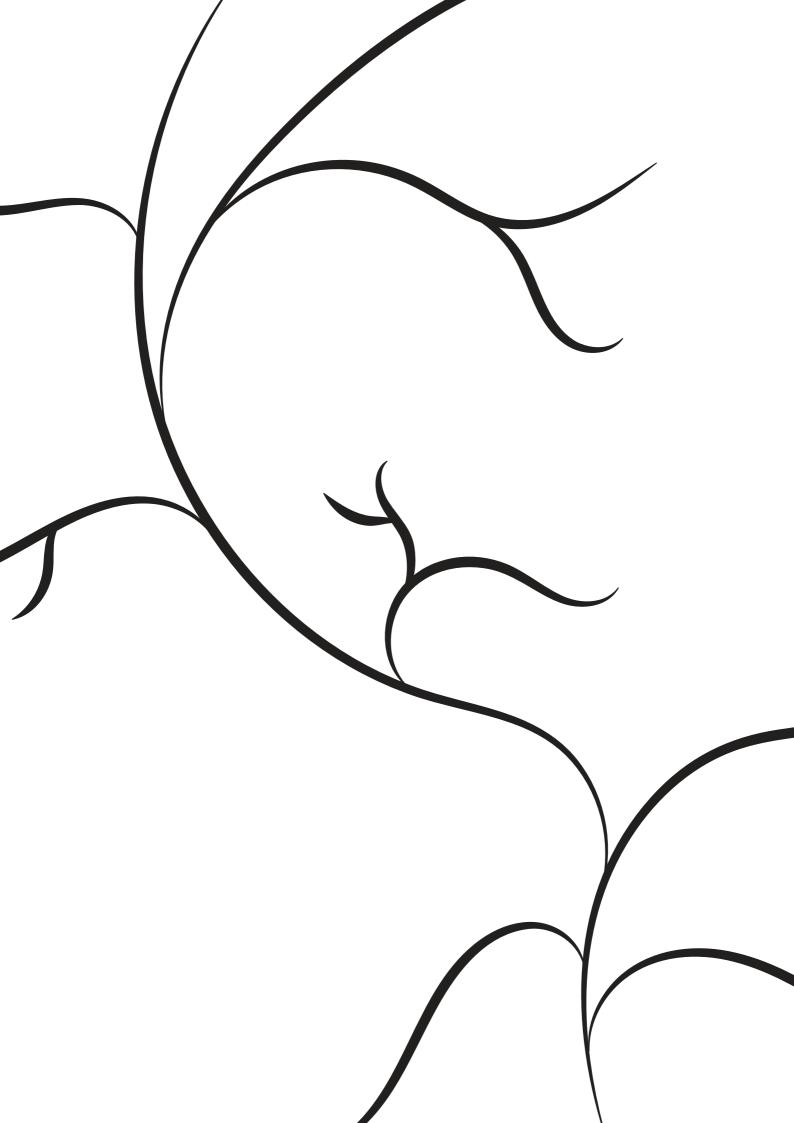
Sérgio D. J. Pena

#### 206 Os humanos na América

Mara H. Hutz Fabrício R. Santos

#### 214 Evolução em tempo real

Sérgio D. J. Pena







# Introdução – A teoria da evolução é um fato



Carlos Frederico Martins Menck Instituto de Ciências Biomédicas, Universidade de São Paulo (USP)

Adalberto Luis Val Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia (INPA) ma das funções mais fascinantes da ciência é responder às grandes questões da humanidade. Algumas ainda não foram respondidas (como "existe vida fora da Terra?"), outras já têm respostas bastante demonstradas — um exemplo é "como os seres vivos evoluem?".

Essa questão motivou o naturalista britânico Charles Darwin a observar a natureza e a diversidade biológica e geológica da Terra, sobretudo em sua expedição no navio Beagle, em 1830, pela América do Sul (passando pelas Ilhas Galápagos), Austrália e Oceano Índico, e em seu retorno à Inglaterra. Os estudos de Darwin o levaram a publicar o livro "A Origem das Espécies" em 1859 — um verdadeiro marco na história da humanidade. A obra trazia uma proposta clara da evolução dos seres vivos: era o que o autor chamava de seleção natural e adaptação ao meio ambiente. No mesmo período (1855-1858), outro naturalista britânico, Alfred Russel Wallace, chegou a conclusões similares (a evolução ocorre pela adaptação ao meio ambiente através das gerações) também por observação da diversidade e da relação dos organismos vivos com os diferentes ambientes. Darwin e Wallace são responsáveis pela teoria da evolução, baseada em observações e em fatos obtidos na época. Curiosamente, ambos passaram pelo Brasil, e a diversidade da natureza e da geologia brasileiras marcaram suas ideias. Suas vindas ao país permitiram a eles a elaboração do pensamento de que o meio ambiente é fundamental no processo evolutivo — e que isso ocorre por meio da seleção natural.

A ideia levantada por Darwin e Wallace não foi bem aceita à época, tendo sido contestada por muitos pesquisadores e pela sociedade. Mesmo hoje, em um momento em que o negacionismo científico ganha força, é fundamental esclarecer que a evolução pela seleção natural é um fato. Nos últimos 165 anos, a ciência vem acumulando dados que dão suporte a essa teoria da evolução da vida na Terra e que nos permitiram compreender melhor como ocorreu a origem e a evolução do próprio Universo (Big Bang), das estrelas e dos planetas. Podemos, inclusive, entender um pouco das condições que existiam há cerca de 4 bilhões de anos, quando a Terra apresentou as primeiras formas de vida em sua superfície. Este livro, aliás, começa explicando como a geologia influenciou a vida, e como a vida influencia a geologia. A descoberta de milhares de fósseis ao longo desses últimos 165 anos, por exemplo, nos ajudou a confirmar a evolução em si e como ela ocorreu: sempre por meio da extinção e sobrevivência dos organismos mais adaptados ao ambiente. São fatos fundamentais para compreender o mundo atual.

O Brasil teve participação ativa na obtenção de dados que confirmam a teoria de evolução. O naturalista alemão Fritz Müller, por exemplo, tendo imigrado para o Brasil em 1852, publicou o livro "Para Darwin"

em 1864. No volume, ele descreve seus estudos com crustáceos na Ilha de Santa Catarina (hoje Florianópolis), corroborando a evolução por seleção natural (figuras 1 e 2). Müller foi pioneiro em apresentar modelos matemáticos explicando a teoria da evolução. Por meio da troca de cartas, ele teve contato extenso com o próprio Darwin, que o chamou de "o príncipe dos observadores". Além disso, foi um dos mais importantes cientistas a descrever a flora e fauna brasileira (mais precisamente catarinense) no final do século XIX.

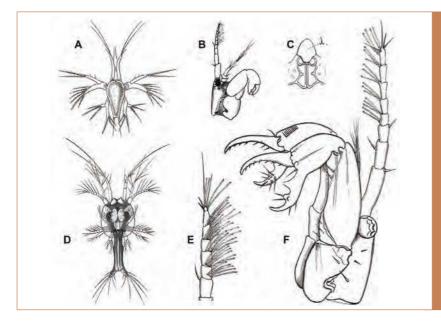
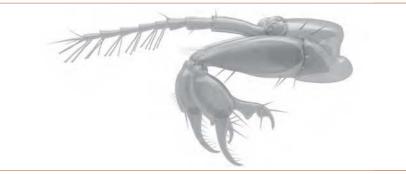


Figura 1. Ilustrações de Fritz Müller de diferentes fases da vida de camarões. Esses estudos indicaram uma relação evolutiva entre esses crustáceos, além de analogias no seu desenvolvimento larval, que estaria de acordo com a teoria da evolução de Darwin. A - Náuplio de um camarão, ampliado 45 vezes. B - Cabeça da forma mais rara de machos, ampliada 25 vezes. C - Região oral, em vista ventral; λ = labro. D - Zoea mais jovem do mesmo camarão, ampliada 45 vezes. E - Flagelo antenal da forma mais rara, com filamentos olfativos, ampliado 90 vezes. F - Cabeça da forma comum dos machos de *Tanais dubius* (?) Kr., ampliada 90 vezes. As cerdas terminais do segundo par de antenas se projetam entre as pernas queliferas. (Fonte: Müller. 1864)

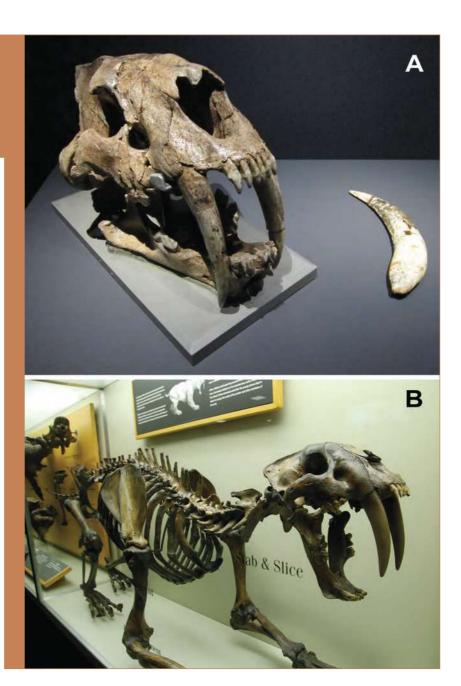


**Figura 2.** Representação tridimensional da ilustração original de Fritz Müller: cabeça da forma comum dos machos de *Tanais dubius*. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)

Da mesma forma, tem destaque o trabalho do naturalista dinamarquês Peter Wilhelm Lund, que imigrou para o Brasil em 1833 e, por meio de escavações, revelou uma grande quantidade de fósseis de animais extintos, ossadas e vestígios de homens pré-históricos em cavernas calcárias na região de Lagoa Santa, em Minas Gerais. Lund descreveu com detalhes a fauna do Pleistoceno (época em que grande parte do planeta foi coberto por gelo). Um exemplo de animal registrado pelo dinamarquês é o tigre-dentes-de-sabre, que habitou as Américas entre 700 mil e 11 mil anos atrás (figura 3).

O pesquisador também registrou fósseis de preguiça gigante (ou preguiça terrícola). Este animal surgiu na América do Sul e foi extinto há

Figura 3. A - Crânio de *Smilodon popula-tor* e dente de síntipo, da coleção de Peter Wilhelm Lund, em exposição no Museu Zoológico de Copenhague (Foto: Michael B. H./sob CC BY-SA-3.0). B - Esqueleto de *Smilodon californicus* em exposição no *La Brea Tar Pits Museum*, em Los Angeles, EUA (Foto: Sethoscope/sob CC BY-SA-2.0).



cerca de 10 mil anos, embora existam evidências de que pequenas populações possam ter existido há 1,5 mil anos. Assim, provavelmente, a preguiça gigante foi contemporânea do ser humano, o que é interessante pois seu tamanho poderia chegar a 6 metros quando adulta (figura 4). O trabalho do naturalista é relatado em "A Origem das Espécies", de Darwin, demonstrando sua influência na teoria da evolução. Ele é considerado o pai da paleontologia e da arqueologia no Brasil.

Mais recentemente, a ciência nos trouxe importantes conhecimentos sobre como funcionam os organismos e as células. Descobrimos que nós, seres vivos, carregamos uma herança: nosso material genético (principalmente o DNA e o RNA), o qual podemos ler graças a tecnologias desenvolvidas de 50 anos para cá. Em 2001, atingimos um marco

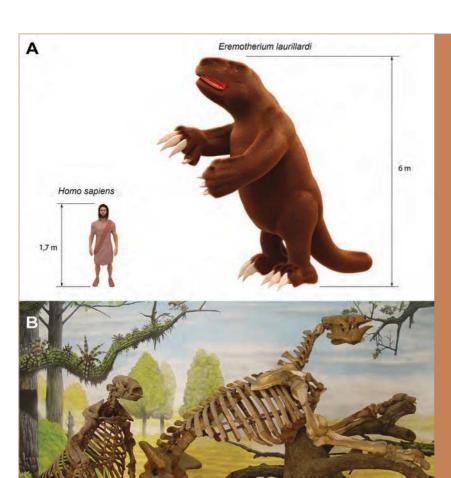


Figura 4. A - Ilustração comparativa entre os tamanhos de uma espécie de preguiça gigante (Eremotherium laurillardi) - a coloração de pelagem é meramente indicativa - e do Homo sapiens (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo).

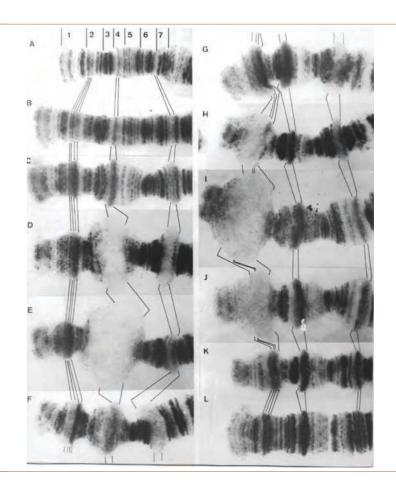
B - Esqueletos de duas espécies de preguiças gigantes (Glossotherium robustum e Eremotherium laurillardi), quando expostas no Museu Nacional, no Rio de Janeiro (Foto: Roosevelt Motta/Acervo do Museu Nacional/UFRJ).

espetacular na área da genética: concluímos o sequenciamento do genoma humano. Mais recentemente, novas tecnologias possibilitaram a obtenção de uma quantidade astronômica de dados, como a sequência de genomas de milhares de microrganismos. Basicamente, a leitura desses genomas confirma que o processo evolutivo ocorreu e que a evolução está escrita nos genes de todos os organismos.

No início do século XX, a redescoberta dos trabalhos do biólogo Gregor Mendel permitiu explicar a evolução através da genética, mesmo sem ainda conhecer a natureza química dos genes. Um dos pesquisadores mais importantes na descrição da importância da genética no processo evolutivo foi o biólogo ucraniano Theodosius Dobzhansky. Ele trabalhou com moscas de frutas (drosófilas) em laboratório e em campo, identificando as relações evolutivas nesses organismos e o papel da genética nas populações. Dobzhansky ministrou aulas de evolução na Universidade de São Paulo de 1940 a 1950, com grande impacto em uma geração de pesquisadores brasileiros. Estes, por sua vez, contribuíram com estudos fundamentais na genética, evolu-

ção e biologia molecular. Um exemplo é Crodowaldo Pavan, pioneiro ao descrever o processo de amplificação gênica na década de 1950, fenômeno só reconhecido quando se descobriu ser muito comum na origem de tumores humanos, 20 anos depois. Curiosamente, Pavan descobriu esse processo em pufes de cromossomos politênicos (figura 5) de glândulas salivares de lagartas de moscas encontradas nas matas do litoral de São Paulo (Rhynchosciara americana). Na sequência, Francisco J. S. Lara demonstrou que esses pufes transcrevem moléculas de RNA para construir o casulo da metamorfose da lagarta em mosca adulta. O trabalho de Lara teve papel fundamental para a biologia molecular latina, abrindo caminhos para os primeiros sequenciamentos de genomas em larga escala (de parasitas e bactérias) na América Latina. Assim, a ciência brasileira teve e tem grande papel no desenvolvimento de estudos que corroboram a teoria da evolução, tese essencial para a própria biologia. Afinal, como disse Dobzhansky, "nada em biologia faz sentido, exceto sob a luz da evolução".

Figura 5. Ilustração de um cromossomo politênico de glândulas salivares de larvas de *Trichomegalosphys pubescens* em etapas sequenciais (A-L) do final do quarto estádio larval. A figura mostra a formação e regressão de diversos "pufes de DNA" (termo cunhado por Pavan), onde ocorre a amplificação e expressão gênica, fenômeno descrito pela primeira vez por Breuer e Pavan, que, no início da década de 1950, estudaram outro inseto: *Rhynchosiara americana*. (Fonte:



Um evento geológico marcante para a teoria da evolução foi o soerguimento dos Andes, quando a conexão Atlântico-Pacífico vai, aos poucos, se desfazendo, e um ambiente com água doce e extensas áreas florestais começa a ser formado no norte da América do Sul. Neste caso, falamos de dezenas de milhões de anos atrás, período em que plantas e animais se diversificam na região. Falamos de um ambiente que tem se caracterizado por mudanças tectônicas e climáticas profundas ao longo de milhões de anos, impondo aos animais e plantas adaptações em todos os níveis da organização biológica e, por conseguinte, processos dinâmicos de especiação. Neste contexto, destaca-se a proposta da teoria dos refúgios pelo biogeógrafo alemão Jurgen Haffer. Segundo ele, fragmentos de floresta separados por áreas não florestadas serviram de refúgio a pássaros da Amazônia, resultando, dessa forma, em diversificação biológica.

A participação de cientistas brasileiros nos estudos sobre evolução também merece destaque. Entre nossos principais nomes, sem dúvida, está o professor Paulo Vanzolini. Ele estudou a espécie de lagarto *Anolis chrysolepis* e relacionou seus achados aos redutos florestais formados na Amazônia, inferindo e, de certa forma, corroborando as colocações anteriores de que esses redutos ou refúgios tiveram um papel importante na especiação e diversificação biológica na Amazônia. Segundo o geólogo brasileiro Aziz Ab'Saber, as flutuações climáticas do Quaternário tiveram profundo efeito sobre os espaços geoecológicos da América Tropical. Desde os estudos de Haffer, Vanzolini e Ab'Saber, avançamos muito e, definitivamente, estamos longe de conhecer toda a variabilidade biológica que está escondida na floresta e nas águas da bacia amazônica. O que conhecemos, no entanto, suporta claramente a teoria da evolução.

Como se vê, o estudo da evolução é riquíssimo em informações, detalhes e curiosidades. Nas próximas páginas, o leitor dará um mergulho na história da evolução, com explicações simples e acessíveis sobre os principais avanços, descobertas, ideias e fatos que mostram como se deu o processo evolutivo da vida na Terra. Os próximos capítulos abordam uma série de temas, como a origem do nosso planeta, o surgimento da vida e suas relações com o ambiente, a evolução das células e microrganismos, o aparecimento de organismos metacelulares e, finalmente, de animais e primatas humanoides. Os textos discutem, ainda, como o ser humano colonizou o continente americano, ou mesmo exemplos de evolução em tempo real — o que se observa de forma marcante com os vírus atuais. São caminhos que nos ajudarão a continuar respondendo às questões que intrigam o homem.

#### Sugestões de leitura

Fritz Müller - Projeto Fritz Müller (UFSC) - https://projetofritzmuller.ufsc.br/fritzmuller/

Peter Lund, o pai da paleontologia e arqueologia no Brasil, de Raquel Aguiar - Revista Lagoa Santa - https://www. lagoasanta.com.br/homem/historia\_lund\_ raquel\_aguiar.htm **Theodosius Dobzhansky**, de Josué Fontana - 2020, Biólogo - https://biologo.com.br/bio/theodosius-dobzhansky/

Crodowaldo Pavan e a genética no Brasil, de André Luiz Paranhos Perondini – 2010, Ciência e Cultura - http://cienciaecultura. bvs.br/scielo.php?script=sci\_ arttext&pid=\$0009-67252010000600002

Francisco Jeronymo Salles Lara - Wikipédia - https://pt.wikipedia.org/wiki/Francisco\_ Jeronymo Salles Lara A obra de uma vida - livro reúne estudos de Vanzolini, autor da teoria dos refúgios

 Revista Pesquisa Fapesp - https:// revistapesquisa.fapesp.br/a-obra-de-umavida/

Aziz Ab'Sáber, geógrafo e ambientalista, de Flávia Dourado - 2012, Instituto de Estudos Avançados da Universidade de São Paulo (IEA-USP) - http://www.iea.usp.br/noticias/ azizabsaber.html





# Marcas geológicas e genéticas do tempo comprovam a evolução



**Sérgio D. J. Pena** de Minas Gerais (UFMG)

Departamento de Bioquímica e Imunologia, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) Núcleo de Genética Médica de Minas Gerais

#### Alexander W. A. Kellner

Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ) m suas buscas pelo espaço, a equipe de astrobiologia da NASA tem um desafio: reconhecer um ser vivo em lugares como Marte ou mesmo em Titã (uma lua de Saturno, rica em carboidratos). No entanto, antes de sair pelo espaço buscando por seres vivos, a NASA se deparou com uma pergunta fundamental: o que é, afinal, vida? Na tentativa de estabelecer critérios rigorosos para sua pesquisa, a agência americana adotou uma definição de vida como sendo "um sistema químico autossustentável capaz de evolução darwiniana" (1). Interessantemente, essa ideia de vida coloca a evolução darwiniana, ou seja, a evolução por seleção natural, como uma característica do ser vivo. A evolução por seleção natural é o cerne da biologia.

De fato, a vida na Terra deixou, ao longo de sua história, várias marcas que reafirmam a evolução e nos permitem avaliar sua cronologia. Dentre essas marcas, podemos distinguir dois registros: o geológico e o biológico — este último ainda pode ser dividido em registro filogenético morfológico e registro filogenético genômico.

Comecemos pelo registro geológico. A maior prova da evolução vem da paleontologia, a ciência que estuda os fósseis, que são toda evidência de vida registrada nas rochas. Tais evidências podem ser restos de organismos propriamente ditos, como folhas de plantas, conchas de moluscos, dentes e ossos de dinossauros, ou mesmo o resultado da atividade biológica dos organismos, caso de excrementos, pegadas e marcas deixadas enquanto viviam.

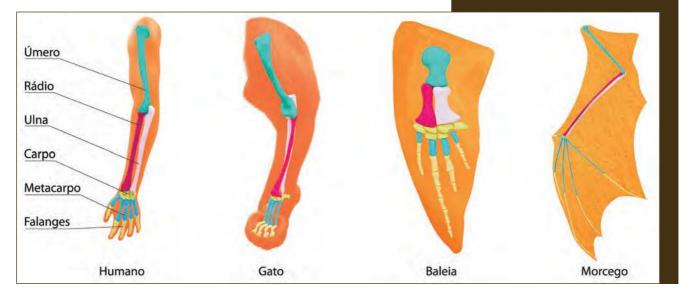
Já os registros biológicos dizem respeito às relações entre ou dentro de grupos de organismos. Neste sentido, são observadas características que um organismo herdou de seus ancestrais, como a morfologia (o formato de suas estruturas corporais) ou sequências de DNA. O resultado de uma análise desse tipo é o que chamamos de filogenia (também conhecida como árvore filogenética): é como se fosse uma árvore genealógica, mas, em vez de mostrar pai, avô e bisavô, mostra a história evolutiva de um grupo de organismos. As pontas de uma árvore filogenética podem ser seres vivos ou sequências de DNA e representam o "fim", ou o presente, em uma linhagem evolutiva, morfológica ou genômica.

O caminho para analisar as similaridades morfológicas é a homologia — ela nos aponta como seres vivos distintos têm estruturas ou genes parecidos, compartilhados devido à ligação a uma ancestralidade comum. Na prática, é como se os seres fossem primos e tivessem características parecidas, herdadas de seus avós. Um bom exemplo de estruturas homólogas morfológicas são os membros anteriores de vertebrados. Se pararmos para pensar, braços e mãos de primatas

<sup>&</sup>lt;sup>(1)</sup>NASA ASTROBIOLOGY. **About Life Detection**. Disponível em: https://astrobiology.nasa.gov/research/life-detection/about/. Acesso em: 21/04/2021.

se assemelham a patas de gatos, que lembram nadadeiras de baleias e até mesmo asas de morcegos: são todos derivados da mesma estrutura ancestral (figura 1). Aparentemente, são estruturas diferentes, mas a biologia evolutiva mostra que são membros homólogos modificados para propósitos adequados a cada um (diferentemente de nós, a baleia precisa nadar, e o morcego, voar). As semelhanças, no entanto, não deixam dúvidas de que essas espécies são todas descendentes de um único ancestral comum de todos os mamíferos. Este raciocínio também pode ser aplicado aos vertebrados extintos: os braços e mãos dos mamíferos são homólogos aos membros anteriores de dinossauros como T. rex e Santanaraptor, às nadadeiras de répteis marinhos como plesiossauros e mosassauros, e às asas de pterossauros e das aves do terror (Phorusrhacidae). Esse exemplo é apenas um dos muitos que demonstram claramente que todos os vertebrados vêm de um ancestral único — o primeiro a desenvolver braços e mãos diferenciados do restante do esqueleto.

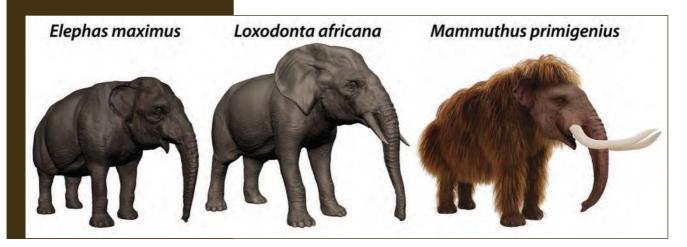
Figura 1. Comparação entre os membros anteriores dos vertebrados, derivados da mesma estrutura ancestral. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)



A homologia entre sequências de DNA é definida de forma semelhante. Dois segmentos de DNA podem ter ancestrais compartilhados, e isso pode ser conferido por meio da similaridade entre suas sequências. Como se sabe, um segmento de DNA é formado por bases nitrogenadas (representadas pelas letras A, G, T e C). A grande semelhança entre sequências de bases nitrogenadas é uma forte evidência de que tais segmentos de DNA estão relacionados pela evolução divergente de um ancestral comum. Alinhamentos de múltiplas sequências são usados para descobrir as regiões homólogas.

Como exemplo de DNAs homólogos, temos o caso dos elefantes. O elefante-africano (*Loxodonta*) é um gênero da família Elephantidae composto por duas espécies existentes de elefante: o elefante-da-savana (Loxodonta africana) e o elefante-da-floresta (Loxodonta cyclotis). Em comparação a estes, o elefante-asiático do gênero Elephas distingue-se pelo menor tamanho. O mamute também pertence à família Elephantidae, mas é uma forma extinta representada sobretudo pelo gênero Mammuthus. Tal como os elefantes, eles apresentavam tromba e presas de marfim encurvadas que podiam atingir cinco metros de comprimento, mas tinham o corpo coberto de pelo. Os mamutes extinguiram-se há apenas 5,6 mil anos (Holoceno) e foram muito comuns no Paleolítico, tendo sido uma fonte importante de alimentação do homem da pré-história. Evidências mostram que o elefante-africano, o elefante-asiático e o mamute divergiram há apenas entre 4 a 6 milhões de anos, o que é considerado recente na história da evolução. Nas últimas décadas, restos congelados de mamutes - em excelente estado de conservação, ainda com couro e pelos — têm sido descobertos na Sibéria, o que pode abrir caminho para novas descobertas.

Figura 2. Comparação entre o elefante asiático (*Elephas maximus*), o elefante africano (*Loxodonta africana*) e o mamute (*Mammuthus primigenius*). (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)



Na figura 3, vemos o exemplo de um estudo simplificado de homologia. No caso, temos um segmento de 648 pares de base do gene do citocromo B (gene MT-CYB) do DNA mitocondrial de três espécies: uma de elefante-africano (*Loxodonta africana*), outra de elefante-asiático (*Elephas maximus*) e uma espécie de mamute-lanoso de 32 mil anos atrás. Esta última espécie teve seus restos encontrados na ilha Maly Lyakhovsky, no nordeste da Sibéria, contendo até mesmo restos de sangue — o que possibilitou um dos raros exemplos de análise genética em uma forma extinta<sup>(2)</sup>.

<sup>&</sup>lt;sup>(2)</sup>KORNIENKO, I.V., et al. Complete mitochondrial genome of a woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) from Maly Lyakhovsky Island (New Siberian Islands, Russia) and its phylogenetic assessment. **Mitochondrial DNA Part B.** 3(2):596-598, 2018..

### Loxodonta africana X Elephas maximus





ATGACCCACATTCGAAAATCTCACCCCTTACTTAAAATCATCAATAAATCCTTCATTGATCTACCCCATCCAACATCTCAACATGATGAAATTTCGGCTCACTA
CTAGGAGCATGCCTAATTACCCAAATCCTAACAGGATTATTCCTAGCCATACTATACACCCGACACAATAACTGCATTTTCATCTATATCCCATATTTGCCGAGAT
GTAAACTACGGCTGAATTATCCGACAACTACACCCATACACACATTTCCTCCCCTATACACACACACTTGGACGAAACATCACTATCTGGGCCAACC
TACTCGGAAACTTGCAATACCGCCATTATATTACTACTAATACACCAAACCACCCTTCATAGGATATTCCTCCTCGCGTGAGGACAAATATCACCAAACCATTCAGCACAAACACTTCAGCACAACCTTAATTCTGCCC
GTAATCACTAACCTTTCTCAGCAATCCCTTATTACGCACAAACCTAGCACAACCTTTCTCAGAGAACAGCCTCAAACACATCCACTGAGGCCTCATTACTAGACCATTCAGACCATCCACTTCAGCACAACCCTTAACACAATCCACTTCAGACCATCCAGACCACCTCAAACCATCCACTTCAGACCATTCAGACCATCCACTTCAGACCAGCCCTCAAACACATCCACTTCAGACCATTCAGACCATCCAGAC

#### Loxodonta africana X Mammuthus primigenius





#### Loxodonta africana X Homo sapiens

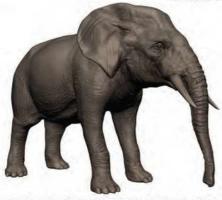




Figura 3. Estudo simplificado de homologia entre os pares Loxodonta africana e Elephas maximus, Loxodonta africana e Mammuthus primigenius, e Loxodonta africana e Homo sapiens. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)

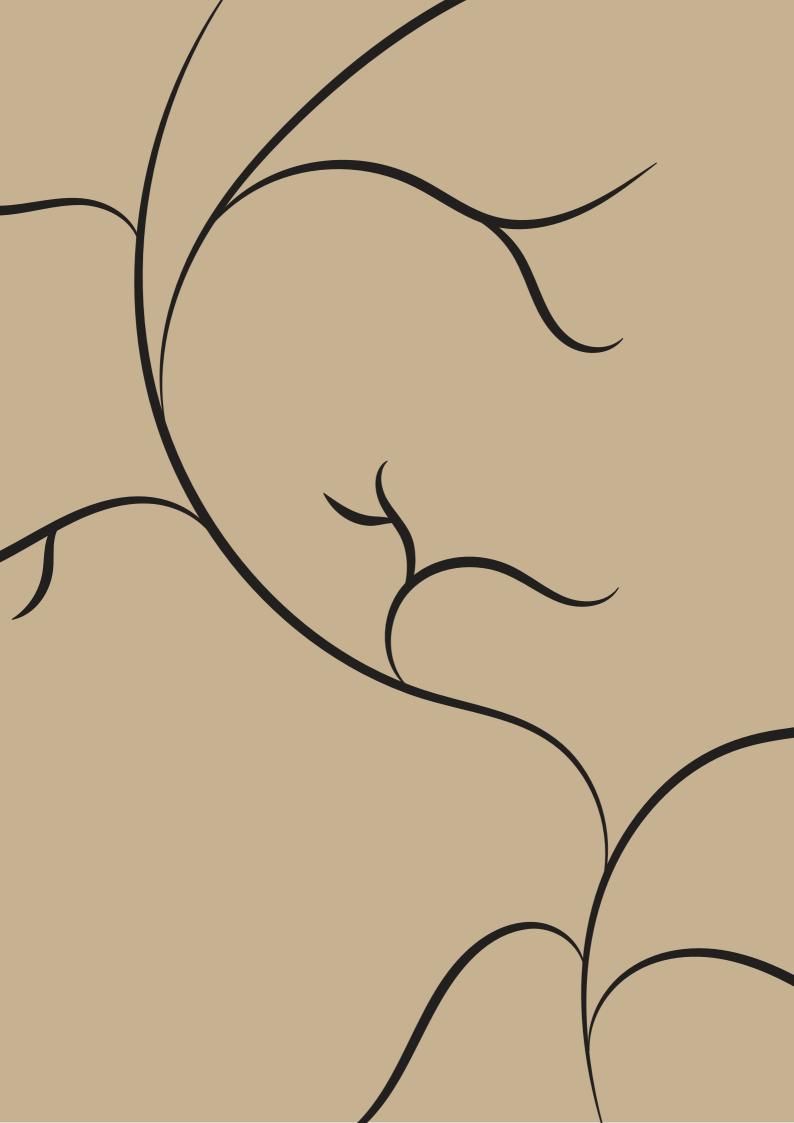
Os resultados da homologia confirmam expectativas. Entre Loxodonta africana e Elephas maximus, apenas 44 das 648 (6,8%) das bases são diferentes, fornecendo uma homologia alta, de 93,2% de semelhança. É o esperado, visto que comparamos sequências de duas espécies atuais de elefantes que evoluíram em continentes separados. Entre Loxodonta africana e Mammuthus primigenius, apenas 25 das 648 bases (3,9%) são diferentes, fornecendo uma homologia ainda maior, de 96,1%. Trata-se, também, de um resultado esperado: novamente, comparamos seguências de duas espécies de elefantídeos que evoluíram em continentes separados, mas em épocas separadas por 32 mil anos. Finalmente, entre Loxodonta africana e Homo sapiens, 171 das 648 bases (26,4%) são diferentes, fornecendo uma homologia de 73,6%, que demonstra sua origem comum. É importante lembrar que os resultados dessas comparações poderiam ser diferentes se analisássemos genes nucleares ou genomas inteiros, como seria ideal. Comparações de sequências de genomas inteiros mostram homologias curiosas em relação ao Homo sapiens: 98% com o chimpanzé (Pan troglodytes), 92% com o camundongo (Mus musculus), 45% com a mosca da fruta (Drosophila melanogaster), 26% com a levedura (Saccharomyces cerevisiae) e até 18% com plantas verdes (Arabidopsis thaliana).

Dados como esses são comprovações de que todos os seres vivos da Terra derivam de um único ser vivo primordial: o chamado LUCA, de *Last Universal Common Ancestor* (Último Ancestral Comum Universal, em tradução livre). Ele emergiu há cerca de 4 bilhões de anos no nosso planeta e iniciou essa verdadeira jornada da vida, resultando na diversificação e evolução das espécies, em interação com os seus ambientes até os dias de hoje.

#### Referências

KORNIENKO, I.V., FALEEVA, T.G., ORESHKO-VA, N.V., GRIGORIEV, S.E., GRIGOREVA, L.V., SIMONOV, E.P., KOLESNIKOVA, A.I., PUTINTSEVA, Y.A., KRUTOVSKY, K.V. Complete mitochondrial genome of a woolly mammoth (Mammuthus primigenius) from Maly Lyakhovsky Island (New Siberian Islands, Russia) and its phylogenetic assessment. Mitochondrial DNA Part B 3(2):596-598, 2018

NASA ASTROBIOLOGY. **About Life Detection**. Disponívelem: https://astrobiology.nasa.gov/research/life-detection/about/. Acesso em: 21/04/2021.







# Os processos cósmicos que permitiram a origem da vida na Terra



Augusto Damineli

Instituto de Astronomia, Geofísica e Ciências Atmosféricas, Universidade de São Paulo (USP)

vida tem extensas raízes no espaço cósmico e no tempo.

Se existe vida na Terra, é porque o planeta reúne uma série de condições que a possibilitam. É possível imaginar que essas condições são como um *hardware*: o maquinário que permite a existência e o desenvolvimento dos seres vivos. Esse *hardware* foi formado há bilhões de anos por meio de processos cósmicos que fizeram surgir, por exemplo, os átomos biogênicos (representados pela sigla CHONPS), as moléculas de água, os aminoácidos, a energia que possibilita os processos vitais e, enfim, o próprio planeta.

Tudo teve início no primeiro milésimo de segundo após o *Big Bang* (13,8 bilhões de anos atrás). Foi quando surgiu o próton (o núcleo do átomo) de hidrogênio (H). À época, a temperatura e a densidade do Universo eram elevadíssimas, o que o deixava em um estado de plasma ionizado. Nesse ambiente, parte do H foi rapidamente fundida por reações nucleares, formando um segundo elemento químico: o hélio (He). O processo de expansão cósmica acabou por esfriar o gás, de modo que, três minutos mais tarde, 25% da matéria comum do Universo havia se transformado em He. Depois disso, as reações nucleares foram interrompidas, o gás ficou neutro (átomos com número de prótons igual ao de elétrons) e o céu ficou escuro.

E foi assim que o Universo permaneceu ao longo de 200 milhões de anos, até o fim desse período que ficou conhecido como Era das Trevas. As nuvens de gás neutro começaram a colapsar sob o peso de suas próprias gravidades, formando estrelas. No interior delas, a energia gravitacional do colapso se transformou em energia térmica, aumentando a temperatura. Ao atingir alguns milhões de graus, a fusão de H em He foi reativada — estabelecendo a fonte de energia mais duradoura de uma estrela.

Neste ponto, havia dois caminhos possíveis, a depender do tamanho da estrela. Quando o astro tem massa menor (de tamanho próximo ao Sol), esse processo passa por um segundo estágio: há a queima de He, transformando-o em carbono (C), e a estrela acaba por morrer, sem produzir outros átomos maiores. Já nas estrelas de grande massa (mais que 10 vezes maiores que o Sol), a queima de He gera C que, posteriormente, dá origem a novos átomos maiores: entre eles, o oxigênio (O) e todos os átomos com número atômico múltiplo de 4, como o magnésio (Mg), o ferro (Fe) e o enxofre (S), além de outros átomos pesados, como o fósforo (P) — este, no entanto, em menor proporção. Assim, podemos dizer que, dos átomos biogênicos, o H foi formado no *Big Bang*, e os átomos C, O, P e S foram formados em estrelas de alta massa que os expeliram para o meio interestelar ao terminarem suas vidas em explosões gigantescas, chamadas de supernovas.

O nitrogênio (N), por sua vez, foi formado na cadeia CNO em estrelas de massa pequena (como o Sol) e intermediária. Sua chegada ao espaço interestelar levou alguns bilhões de anos: ele foi expelido pelo vento apenas na fase de supergigante vermelha, quando as estrelas já estavam relativamente velhas. Além disso, é preciso considerar que esses processos ocorreram em muitos locais da nossa galáxia — a Via Láctea —, separados por trilhões de trilhões de quilômetros, o que fez com que esses átomos levassem muitos bilhões de anos adicionais para estarem disponíveis. Mas a espera valeu a pena, já que os átomos de N influenciaram na formação de moléculas de extrema importância para a vida: a mais abundante delas é a H<sub>2</sub>O, a água. Outras são moléculas que contêm carbono, como açúcares, álcoois e aminoácidos, formados por processos abiogênicos. Os aminoácidos, em especial, requerem alta abundância de H — por isso, são muito abundantes nas nuvens interestelares e pouco presentes nos planetas rochosos no interior do sistema solar, como a Terra.

A construção do nosso *hardware* seguiu gerando novos átomos. Quando o Sol se formou, já havia morrido um número suficiente de estrelas de massas grandes e intermediárias para que a tabela periódica dos elementos estivesse praticamente completa a uma distância de até 40 mil anos-luz do centro galáctico, que é onde se concentram átomos mais pesados.

Por falar em Sol, ele foi e é primordial para a vida na Terra. A estrela se formou há 4,56 bilhões de anos e sua órbita tem raio de 26 mil anos-luz em torno do centro galáctico. A nebulosa (nuvem de matéria interestelar) que deu origem ao Sol tinha, inicialmente, 20 trilhões

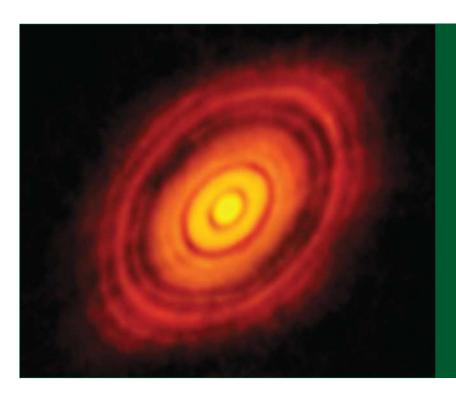


Figura 1. Sistema planetário em formação em torno da estrela HL Tauri. Os anéis escuros são órbitas de planetas gasosos gigantes recém-formados, que sugaram a poeira e o gás do disco proto-planetário. (Fonte: ALMA (ESO/ NAOJ/NRAO) - https://www.eso.org/public/images/eso1436a/)

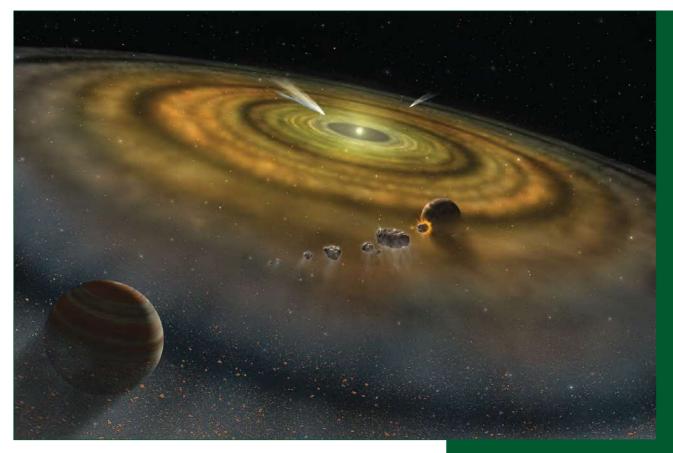


de quilômetros e girava bem devagar. Ela era escura, fria e continha, além de H e He, uma certa quantidade de grãos de poeira (silicatos e carbonatos recobertos por gelo de água e de CO<sub>2</sub>).

À medida que a gravidade atraía o gás e a poeira para o centro da nebulosa, ela passava a girar mais e mais depressa. Nesse processo, a nuvem se achatou e formou um disco protoplanetário (uma nebulosa que gera uma nova estrela e planetas em torno dela) no então proto-Sol. Os grãos de poeira colidiram entre si e, rapidamente, colaram um no outro, formando grãos maiores. Estes se aglutinaram em blocos de poeira, que foram se tornando embriões planetários cada vez maiores. Ao atingirem diâmetro de 1 quilômetro, sua gravidade se tornou suficiente para atrair embriões planetários vizinhos. Assim, o crescimento dos corpos se acelerou, gerando protoplanetas do tamanho da Lua. A proximidade com o proto-Sol fez com que o gelo dos grãos de poeira vaporizasse. Isso ocorreu desde a parte interna do sistema solar ("zona da fuligem") até a órbita de Marte, de modo que a colagem entre grãos teve pouca eficiência. Por isso, os planetas que estavam em órbitas mais próximas do Sol do que Marte (incluindo a Terra) levaram 100 milhões de anos para terminar seu processo de formação. Nesse meio-tempo, o proto-Sol varreu o gás que sobrou entre os corpos sólidos para fora do sistema, tornando pequenos e rochosos os planetas internos a essa órbita.

Já na distância de Júpiter ("zona da água"), a temperatura permaneceu alta o suficiente para liquefazer a cobertura dos grãos de poeira, sem, no entanto, evaporar sua crosta de gelo. Nessas condições, os grãos colam-se uns nos outros com facilidade. Assim, o crescimento desse então protoplaneta foi muito mais eficiente que o dos planetas rochosos. Em distâncias maiores ("zona da neve"), a casca da poeira continuava em forma de gelo, também facilitando a colagem dos grãos e a formação rápida de protoplanetas grandes como Saturno, Urano e Netuno. A gravidade destes protoplanetas foi suficiente para atrair grandes quantidades de H e He do disco protoplanetário antes que o vento solar os varresse para longe.

As dinâmicas no espaço tiveram grande importância para a existência de água na Terra — algo que devemos a Júpiter. Devido ao arraste causado pelo gás do disco protoplanetário, o gigante do sistema solar começou a perder velocidade e, assim, migrar para perto de onde Marte se encontra hoje. Ele arrastou grande parte da enorme quantidade de asteroides que sobraram de sua formação — estes foram lançados para todas as direções, muitos deles caindo sobre os corpos de órbitas mais internas. As marcas desse bombardeamento primitivo ainda podem ser vistas em forma de crateras na Lua (cujas idades foram datadas nos cerca de 400 Kg de rochas lunares trazidos pela missão Apollo), em Marte e em Mercúrio. Isso trouxe 90% da água que existe hoje na Terra, e de material volátil. Até então, não

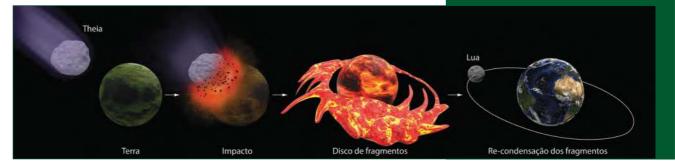


havia água aqui, dado que ela se formou de grãos de silicato que vieram da poeira interestelar, mas foram secos pela luz do Sol. Entre 500 e 700 milhões de anos mais tarde, sob a atração das partes exteriores do disco protoplanetário, Saturno arrastou Júpiter de volta, provocando uma segunda chuva de meteoros, chamada de bombardeamento tardio. Esse evento contribuiu com mais 10% da água e materiais voláteis que aportaram na Terra. A abundância de água pesada (contendo deutério, que é um hidrogênio com um próton e um nêutron) nos oceanos mostra que a água que temos foi trazida por meteoritos, condritos carbonáceos e cometas.

Figura 2. Perto da estrela, as partículas de poeira crescem em planetesimais e planetas semelhantes à Terra. Mais tarde, o gás se acumula em núcleos planetários para criar planetas como Júpiter e a Terra. (Fonte: NASA/FUSE/Lynette Cook - https://www.nasa.gov/images/content/149890main\_BetaPictDiskbMac.jpg)

É comum ouvir falar que a Terra é o "planeta água", mas, ao analisar a formação do sistema solar, vê-se que não é bem assim: hoje, a proporção de água no planeta é de 5 partes em 10 mil em massa. Apenas Mercúrio e Vênus têm menos água do que a Terra.

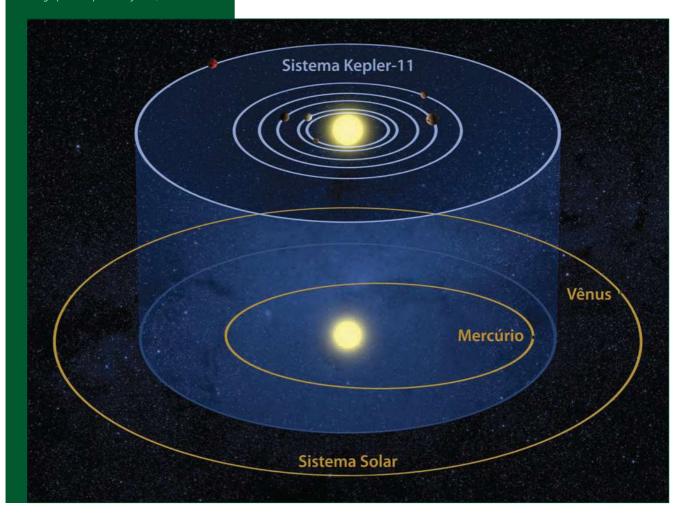
Figura 3. Formação da Lua a partir da colisão do planeta Theia com a Terra e re-condensação na órbita terrestre. Esta colisão evaporou ainda mais a (pouca) água que existia na Terra primitiva. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)



Na origem da vida no nosso planeta, a atmosfera era bem diferente da que existe hoje, sendo composta por  ${\rm CO_2}$  e  ${\rm N_2}$ , formando um ambiente quimicamente neutro — ou seja, sem elementos oxidantes (como o O) ou redutores (como o H). Este fato gera uma questão importante: como poderiam ter sido gerados os aminoácidos, que necessitam de ambiente redutores, com grande quantidade de H? Experimentos de laboratório indicam que a existência de água líquida pode ter facilitado a formação de aminoácidos. Outra alternativa é que os aminoácidos tenham vindo de fora da Terra, considerando que meteoritos pequenos não atingem temperaturas elevadas na queda e preservam moléculas menos "duras" em seu interior. Diversos deles, como o Murchison, coletado em 1969, contêm muitos tipos de aminoácidos. Eles têm sido detectados rotineiramente em muitas nebulosas de formação de estrelas e em discos protoplanetários em formação.

Figura 4. Sistema planetário Kepler-11 comparado com o sistema solar. Com a pequena estatística dos sistemas descobertos até agora, ainda não podemos saber se a estrutura do sistema solar é típica ou não. (Fonte: NASA/Tim Pyle - *lettering* modificado para português - https://www.jpl.nasa.gov/infographics/kepler-11-system)

Outro recurso fundamental do nosso *hardware* é o fluxo de energia solar. Nesse sentido, a Terra tem lugar privilegiado: recebe energia em quantidade adequada para a água se manter líquida em ambientes abertos. Planetas mais próximos do Sol têm fluxo luminoso muito elevado, mantendo a água em forma de vapor, e os mais distantes



têm fluxo pequeno demais, mantendo a água congelada. Apenas a Terra se encontra na chamada zona de habitabilidade estelar. O Sol atingiu estabilidade em sua emissão de luz 30 milhões de anos após o início da contração de sua nebulosa, quando se iniciaram as reações de fusão de H em seu núcleo. A luminosidade do Sol cresce muito lentamente e terá aumentado em cerca de 30% daqui a 1 bilhão de anos. Isso significa que, junto ao esfriamento do magma da Terra, o planeta deve, em um futuro muito distante, sofrer um efeito estufa natural excessivo, inclusive com a vaporização completa da água. É um paradoxo: o Sol permite a existência da vida no planeta, mas seu envelhecimento pode exterminar as condições de habitabilidade da Terra.

As teorias de origem do sistema solar e da Terra poderão ser testadas pela observação de exoplanetas, que orbitam em torno de outras estrelas que não o Sol. Em 25 anos de buscas, já foram descobertos mais de 5 mil planetas em diversos estágios de evolução. Muitos ainda estão na fase de disco protoplanetário: alguns deles com gigantes gasosos, como Júpiter, são recém-nascidos; outros integram sistemas com planetas já formados, de diferentes tamanhos e a diferentes distâncias da estrela central. Alguns sistemas têm múltiplos planetas. A estatística atual indica que, só na nossa galáxia, existem 4 bilhões de planetas semelhantes à Terra: rochosos e orbitando a zona de água líquida.

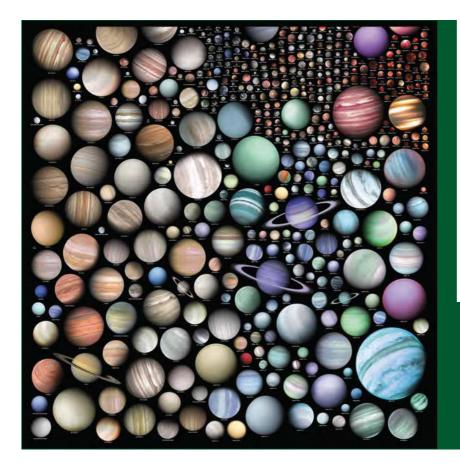


Figura 5. O Zoo de exoplanetas. A maior parte dos exoplanetas descobertos até agora são do tipo mini-netunos. São maiores que a Terra, com atmosfera mais extensa, mas menores que Netuno. Uma quantidade muito grande de planetas com massa um pouco maior que a da Terra têm densidade 1 e seriam "mundos de água". (Fonte: Halcyon Maps/Martin Vargic - https://www.halcyonmaps.com/infographics#/exoplanets/)

Em um futuro próximo, talvez em menos de uma década, será possível saber se esses planetas têm sinais indiretos de atividade biológica. Pelo menos é essa a promessa do Telescópio Gigante de Magalhães e do ELT/ESO, ambos em fase de construção no Chile e que trabalham em suas técnicas de diagnóstico de composição química da atmosfera de planetas. Recentemente, o telescópio James Webb detectou moléculas de água na atmosfera de um planeta. É claro que não poderemos ver diretamente seres vivos a dezenas de trilhões de quilômetros, mas a detecção de moléculas como oxigênio livre, ou mesmo uma camada de ozônio, são evidências da ação de seres microscópicos fotossintetizantes (como as algas azuis presentes em nossos oceanos). Vivemos uma era de ouro da planetologia, e os exoplanetas nos ensinarão muito sobre nosso próprio sistema e até sobre a habitabilidade da Terra.

#### Sugestões de leitura

**Vida no Universo**, de José A. de Freitas Pacheco - 2021, EDUSP

**Origens da vida**, de A. Damineli e D. Damineli - 2007, https://www.scielo.br/j/ea/a/7YBy-CSpwXRnY4tWxVK39bQB/

**Origens da Vida no Contexto Cósmico**, curso aberto Coursera+USP - https://pt. coursera.org/learn/origensdavida

#### **Videos**

Em Torno do Sol e Outras Estrelas, Telescópio Gigante Magalhães - https://www. youtube.com/watch?v=\_dAggdEk6Hk

A Origem dos Átomos, Telescópio Gigante Magalhães - https://www.youtube.com/ watch?v=m-FOPnIp7GQ

**Água no Universo**, Telescópio Gigante Magalhães - https://www.youtube.com/ watch?v=aUjXQP4uQTc







# Evolução dinâmica do planeta Terra no tempo geológico

implicações para a evolução biológica



Umberto G. Cordani Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo (USP)

Thomas R. Fairchild Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo (USP)



omo detalhado no capítulo anterior, a Terra formou-se junto ao Sol e aos demais planetas do sistema solar a partir do gás ✓e da poeira existentes na nebulosa solar — uma nuvem densa de matéria interestelar. A condensação da nebulosa deu início a um processo de acúmulo de matéria no proto-Sol e nos objetos de seu sistema planetário, todos formados na mesma época e a partir do mesmo material. Por isso, a abundância solar dos elementos químicos é um fiel registro do que existe em todo o sistema. Esse material foi acumulado no processo denominado acreção planetária, que levou algumas dezenas de milhões de anos. Nesse período, 99,8% da massa do sistema solar foi concentrada no Sol, restando 0,2% para formar os planetas. Entre esses planetas, a nossa Terra: a única dentro da zona de habitabilidade estelar, reunindo as condições necessárias para sustentar a vida como nós conhecemos.

Na órbita terrestre, a atração gravitacional fez com que corpos de diversos tamanhos fossem colidindo entre si, até que, finalmente, o de maior dimensão acabou recebendo praticamente todo o material existente na órbita. Esse então planeta em formação, de início uma mistura caótica mantida coesa pela atração gravitacional, aqueceu--se gradualmente, o que ocorreu por meio da energia de choques de corpos de diferentes dimensões e do decaimento de muitos isótopos radioativos de meia-vida curta (como <sup>26</sup>Al, <sup>40</sup>Fe, <sup>129</sup>I) e outros presentes na nebulosa solar. A partir de datações de certos meteoritos, considerados os materiais mais primitivos do sistema solar, estima-se que o processo de acreção planetária terminou há cerca de 4570 milhões de anos (Ma).

Assim, a Terra começou quente em sua formação, e passou por condições de fusão parcial ou total de sua massa. Foi nesse estado primitivo que ocorreu a sua maior diferenciação geoquímica, principalmente pelas diferenças de densidade e afinidades químicas de seu material. Esse processo segregou um núcleo metálico denso e um manto mais fluido como envoltório. À medida que esse manto resfriava, ele se solidificou: eram eventos sucessivos de cristalização magmática, resultando em uma Terra sólida, com um núcleo, um manto e uma crosta rochosa de composição basáltica, similar à atual crosta oceânica.

Essa estrutura interna do planeta permanece até hoje, como mostra a figura 1A, mas de forma naturalmente modificada em relação ao estágio inicial. Estudos geológicos e geofísicos revelam um núcleo metálico (constituído principalmente por ferro e níquel) que ocupa o centro do planeta. Ao seu redor, o manto tem três camadas (superior, média e inferior), constituídas por fases diferentes de minerais silicáticos, com predominância de silício e oxigênio acompanhados de magnésio e ferro, entre outros elementos. A crosta terrestre tem dois tipos distintos: oceânico e continental. A crosta oceânica é mais

densa, predominantemente basáltica, composta essencialmente pelos minerais piroxênio (silicato de Mg e Fe) e feldspatos do tipo plagioclásio (silicato de Na e Ca). A crosta continental é menos densa, formada principalmente por granitos, compostos de quartzo, feldspato potássico, plagioclásio e micas — minerais que correspondem a silicatos de Al, Na e K, com pouco Mg e Fe.

Para contar a história da Terra em detalhes, subdividimos o tempo geológico em quatro intervalos longos, designados éons: Hadeano (4570-4000 Ma); Arqueano (4000-2500 Ma); Proterozoico (2500-540 Ma); e Fanerozoico (540 Ma até o presente).

### Hadeano

O éon Hadeano é o período do qual a ciência menos sabe. Isso porque praticamente não existem registros geológicos (rochas) da época para contar sua história. O que se sabe é que, logo em seu início, a Lua se formou a partir da colisão da Terra primitiva com um corpo celeste do tamanho de Marte. Grande quantidade do material vaporizado e fragmentado neste impacto foi retida em órbita ao redor da Terra e, logo depois, foi dando origem à Lua por acreção — mais ou menos como ocorreu na formação dos planetas em torno do Sol. As rochas lunares recuperadas pelas missões Apollo indicam que a Lua já estava formada há 4510 Ma.

Por causa da energia gerada no impacto, verdadeiros "oceanos de magma" se formaram tanto na Terra como na Lua. Provavelmente, situações similares de fusão parcial na Terra ocorreram muitas vezes em virtude do intenso bombardeio do planeta por outros grandes corpos celestes (bólidos, planetésimos e asteroides). Este bombardeio continuou durante todo o Hadeano, até 3900 Ma, mas seu registro só é evidente nas grandes crateras visíveis na superfície da Lua, já que as marcas na Terra foram apagadas nos quatro bilhões de anos de dinâmicas externas e internas.

Exemplo de dinâmica interna é a dissipação de calor no interior da Terra. À época, as temperaturas eram altas, e o calor se movimentava por meio de imensas massas quentes e fluidas (as "plumas mantélicas") que, por terem densidade menor do que a do manto em seu entorno, navegavam em direção à superfície do planeta. Naquele tempo, a Terra tinha uma espécie de "tampa litosférica", assim como os demais planetas rochosos do sistema solar (a exemplo de Mercúrio, Vênus e Marte). O planeta Vênus de hoje (figura 1B) nos dá uma ideia de como era a Terra Hadeana. Este movimento tectônico vertical, junto ao bombardeio de corpos celestes (dinâmica externa), fez com que a crosta antiga fosse fragmentada, reabsorvida no man-

to e reformada possivelmente muitas vezes durante o Hadeano. O fragmento sobrevivente mais antigo dessa crosta é o Gnaisse Acasta, situado no noroeste do Canadá: ele foi datado em 4040 Ma, sendo a mais antiga rocha encontrada até o presente na Terra. A sua geoquímica, contudo, não é diferente daquela de rochas mais jovens, do éon Arqueano.

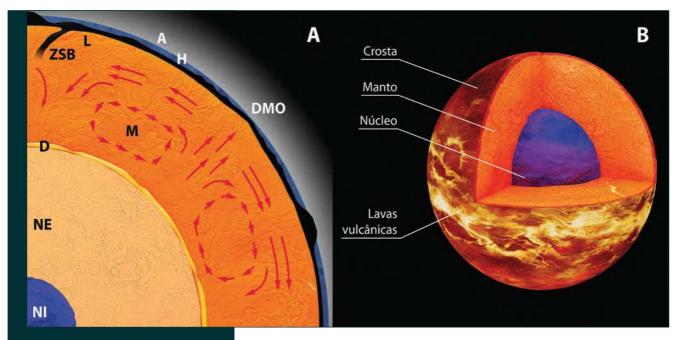
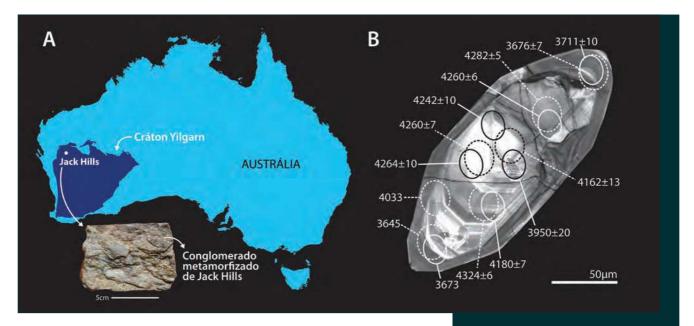


Figura 1. A - Estrutura atual da Terra, com L - Litosfera rígida (crosta e uma porção do manto superior): H - Hidrosfera: A - Atmosfera; NI – Núcleo interno metálico, sólido; NE - Núcleo externo metálico, líquido: D -Camada D: fonte de magmas (plumas mantélicas); M - Manto silicático, sólido, com correntes de convecção lentas (cm/ano) representadas pelas setas; ZSB - Zona de subducção da litosfera; DMO- Dorsal médio-oceânica. **B -** Estrutura atual de Vênus com núcleo metálico, manto parcialmente líquido e crosta sólida revestindo todo o planeta, formando uma tampa, com grandes áreas cobertas por derrames de lavas vulcânicas. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)

Embora não existam outras rochas daquele tempo, temos minerais terrestres bastante antigos, encontrados na forma de grãos de zircão, erodidos de rochas Hadeanas e depositados no conglomerado Arqueano de Jack Hills, na Austrália Ocidental, há 3600 Ma (figura 2). A análise desses minerais abre caminho para que desvendamos mais sobre o Hadeano. O mineral zircão é um silicato de zircônio (ZrSiO<sub>4</sub>) que se forma durante a cristalização de magmas graníticos. Tem grande estabilidade e resistência a temperaturas altas e erosão, e é utilizado amplamente na geocronologia, ajudando a datar rochas muito antigas. Os cristais de zircão de Jack Hills têm histórias complexas. Dos mais de cem mil deles que já foram datados, cerca de 3% apresentaram idade superior a 4200 Ma. Um deles possui a idade surpreendente de 4380 Ma, sendo o mais antigo material geológico encontrado na Terra. Das análises geocronológicas e geoquímicas desses zircões, é possível concluir que, mesmo nesta fase inicial da evolução da Terra, havia condições para a diferenciação da crosta continental com rochas graníticas.



O Hadeano marca, também, o início do resfriamento contínuo do planeta — o principal fator que governa a sua evolução geodinâmica e as mudanças de sua superfície. Desde o início da formação da Terra, o vapor de água estava presente na atmosfera, proveniente da queda de cometas que transitavam perto da órbita do planeta e de gases provenientes de erupções vulcânicas do manto. Bem antes do final do Hadeano, a temperatura caiu a ponto de permitir a formação de chuva e o acúmulo de água líquida na superfície terrestre, formando nossos oceanos de então. E é plausível que a vida tenha surgido justamente nos oceanos, visto que átomos de grafite (carbono) com características isotópicas sugestivas da origem biológica foram encontrados em um cristal de zircão com idade de 4100 Ma.

Figura 2. A evidência mais antiga da crosta terrestre. A - Local de Jack Hills dentro do Cráton Yilgarn, Austrália Ocidental, onde o conglomerado na imagem abaixo do mapa foi depositado há 3,6 Ga, e metamorfizado posteriormente. B - Este cristal de zircão da fração de areia do conglomerado de Jack Hills se formou há cerca de 4,3 Ga (idade mais antiga obtida no grão), o que o torna um dos mais antigos testemunhos da crosta terrestre. As outras idades (números em milhões de anos) dos pontos analisados (elipses) evidenciam outros eventos que afetaram este grão. (Fonte: imagem cedida por Aaron J. Cavosie)

### Arqueano

O regime tectônico verticalista do Hadeano, com as plumas mantélicas se movimentando em direção à superfície terrestre, teve sequência no Arqueano. Crosta continental antiga, formada entre 3500 e 3800 Ma, existe no registro Arqueano em todos os continentes. Nela, fragmentos de crosta metamórfica, de composição basáltica, associados a rochas graníticas, resultantes da subida de plumas mantélicas, formaram terrenos chamados "granite-greenstone" (figura 3), implicando num regime tectônico denominado "permóvel", característico do Arqueano todo e marcado por muita mobilidade e interações entre placas bem menores que as atuais.

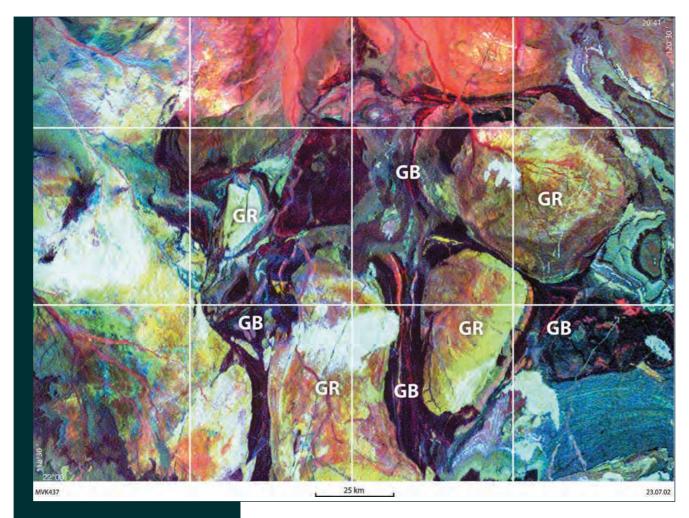
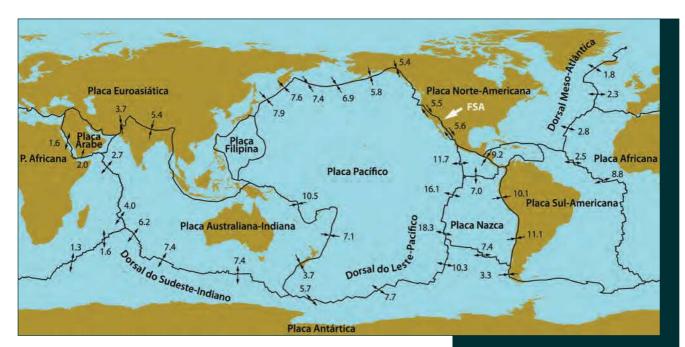


Figura 3. Imagem de satélite da região de Pilbara, noroeste da Austrália, mostrando núcleos graníticos (GR) circundados por cinturões de rochas metamórficas esverdeadas (greenstone belts, GB), num arranjo típico do Arqueano designado "terreno granito-greenstone". (Fonte: imagem cedida por Martin Van Kranendonk)

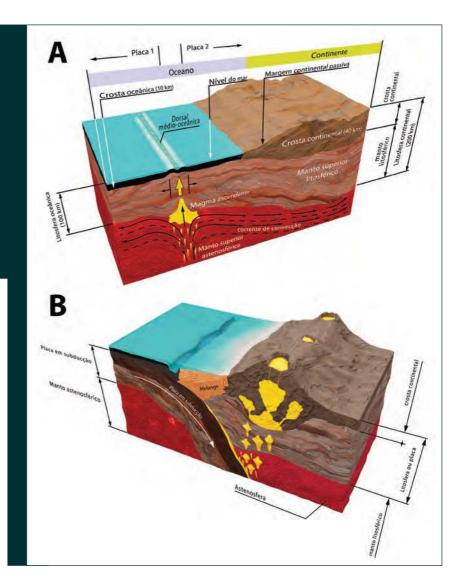
No entanto, o resfriamento contínuo da Terra foi solidificando o manto e, com isso, as plumas mantélicas perderam sua eficiência para dissipar o calor interno. Surgiram, então, correntes ascendentes de magma: elas formaram a crosta oceânica na superfície do planeta. Ao mesmo tempo, havia deslocamentos no manto para substituir o magma, o que criou células de convecção. Era uma forma mais eficiente de dissipar de calor em uma Terra mais madura. Com isso, teve início um novo regime tectônico: a tectônica de placas. Esse novo regime coexistiu com o anterior (verticalista, das plumas mantélicas). Sua mais antiga manifestação, em que aparecem feições características da ação de placas tectônicas, data de cerca de 3600 Ma. Pouco a pouco, a tectônica de placas iria prevalecer no planeta, até os dias atuais, tornando-se o único regime tectônico importante. Hoje, a Terra possui 12 placas tectônicas grandes e muitas placas menores (figura 4) que interagem entre si em movimentos tangenciais à superfície, com velocidades de poucos centímetros por ano. Ao longo de suas margens, a dinâmica terrestre se manifesta intensamente, gerando vulcanismos e terremotos.



A figura 5 mostra a litosfera, a camada superficial rígida do planeta, que aparece tanto em regiões oceânicas como continentais, e inclui a crosta e uma porção de manto. Abaixo dela, a cerca de 100 a 200 km de profundidade, encontra-se a astenosfera, uma camada com comportamento plástico sobre a qual as placas flutuam. A figura 1A, que mostra a estrutura interna do planeta, dá uma ideia de como funciona a tectônica de placas: a litosfera oceânica é formada nas dorsais médio-oceânicas (cadeias de montanhas dentro dos oceanos), onde as placas divergem entre si. Ela cresce e se afasta cada vez mais das margens constituídas por crosta continental (figura 5A). Ao mesmo tempo, a litosfera oceânica vai descendo em direção ao manto em um processo chamado subducção (figura 5B). Nessa descida, a placa de litosfera se aquece, sofre fusão e forma magmas ascendentes, dando origem aos arcos magmáticos — e estes arcos se agregam à crosta continental pré-existente. Assim, os contatos entre placas podem ser divergentes, dando espaço para o aparecimento de uma crosta nova (como nos oceanos), convergentes, quando as placas colidem frontalmente e criam relevos montanhosos, ou, ainda, oblíquos, com deslizamento lateral das placas, o que ocorre ao longo da famosa falha de San Andreas, nos EUA (figura 4). Como a litosfera oceânica aparece nas dorsais oceânicas e desaparece nas zonas de subducção, seu tempo de residência na superfície é relativamente curto, da ordem de 200 Ma, que é a mais antiga idade conhecida da crosta oceânica atual.

Figura 4. Distribuição atual das principais placas tectônicas na Terra, com a velocidade (cm/ano) e sentido do movimento de cada uma. A seta branca aponta para a falha transcorrente de San Andreas (EUA), onde as placas do Pacífico e a Norte-Americana deslizam lateralmente, uma contra a outra, sem subducção e sem divergência. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)

Figura 5. A - Estrutura atual de litosfera e astenosfera em situação de placas tectônicas divergentes. Na região da dorsal médiooceânica, forma-se crosta oceânica nova, enquanto as placas se afastam entre si. **B** - Estrutura atual de litosfera e astenosfera em situação de placas tectônicas convergentes, isto é, em colisão, representadas aqui por uma placa oceânica e outra continental. A litosfera oceânica mergulha dentro do manto ao longo da zona de subducção. No fundo oceânico, aparece uma trincheira ou fossa oceânica e, no continente, um cinturão de montanhas que inclui vulcões - como ocorre, por exemplo, ao longo da costa oeste da América do Sul, na cadeia Andina. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)



Existentes desde o Hadeano, os oceanos são o berço da vida no planeta. As mais antigas evidências de seres vivos, no entanto, são do Arqueano. Datam deste período os microfósseis de bactérias (figura 6B) encontradas em rochas com pelo menos 3800 Ma no leste do Canadá. Estes microfósseis foram confirmados por evidências mais consensuais na forma de "estromatólitos", estruturas sedimentares laminadas atribuídas à atividade de comunidades de bactérias no oeste da Austrália, com idade de 3,45 Ma (figura 6A). As bactérias dominaram a biosfera do Arqueano, e foram responsáveis, por meio da fotossíntese, pela produção de uma atmosfera oxidada já no início do éon Proterozoico.

### Proterozoico

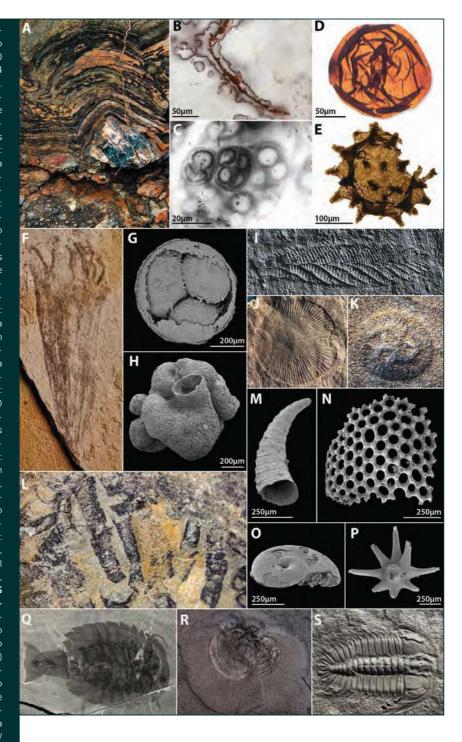
No Proterozoico, o principal mecanismo para dissipar o calor interno do planeta passou a ser as correntes de convecção no manto que, na superfície, geravam a tectônica de placas. De 2500 a 1000 Ma, neste regime tectônico, a subducção da litosfera oceânica se dava com placas de crosta oceânica mais densas, com inclinação apenas moderada, enquanto as placas de crosta continental resistiam ao movimento de subducção. O resultado dessa dinâmica era o deslocamento lateral de fragmentos de litosfera continental, alguns de grande dimensão, como Laurentia, Amazônia e Báltica — denominados em referência às suas posições na geografia atual. Eventualmente, agregações e fragmentação levaram a novos arranjos, gerando inclusive alguns verdadeiros supercontinentes, como Columbia, Rodínia, e, mais tarde, Gondwana.

O crescimento de crosta continental no início desta fase aumentou muito a área das margens continentais colonizadas pelas cianobactérias fotossintetizantes, permitindo, pela primeira vez, o acúmulo de quantidades estáveis de oxigênio na atmosfera e nos oceanos entre 2400 e 2000 Ma. Foi o chamado Grande Evento de Oxidação (também conhecido como GOE, sigla em inglês para *Great Oxidation Event*). Neste novo cenário, microrganismos mais complexos que bactérias, os eucariotos, dependentes deste oxigênio, estabeleceram-se na biosfera há pelo menos 1900 Ma. Por mais de um bilhão de anos, eles continuaram microscópicos, lado a lado com as bactérias (procariontes) então existentes (figura 6C-E).

O potencial evolutivo da célula eucariótica começou a se revelar há pelo menos 1600 Ma, a julgar por descobertos recentes de fósseis de algas multicelulares, porém microscópicas. O aparecimento de animais macroscópicos, no entanto, demorou muito, até cerca de 650 a 600 Ma. Esta demora pode estar relacionada ao resfriamento contínuo do planeta, e à diminuição do movimento das placas continentais. Foi um tempo de certa calmaria geológica, reconhecida por meio de seus reflexos na dinâmica externa, como o abatimento da topografia, a redução na dinâmica dos oceanos e, consequentemente, o recuo para patamares mais baixos dos níveis de oxigênio na atmosfera e de nutrientes nos mares. A monotonia foi tanta que o intervalo entre 1800 e 800 Ma é apelidado de "o giga-ano de tédio" (boring billion em inglês; giga-ano, ou Ga, = 109 anos).



Figura 6. A-B - Algumas das mais antigas evidências de vida na Terra: A - Estromatólito finamente laminado dômico (diâmetro: 20 cm) construído por bactérias há mais de 3,4 Ga, noroeste da Austrália (Foto: Abigail C. Allwood): B - Suposta bactéria filamentosa silicificada (preservada por "petrificação") de 3,8 Ga ou mais, leste do Canadá. (Foto: Dominic Papineau); C-E - Representantes dos ecossistemas simples do Pré-Cambriano: C - Procariota: microfósseis de cianobactéria colonial bentônica silicificada em estromatólitos com 750 Ma, sul da Austrália (Foto: Thomas R. Fairchild); D-E - Eucariota unicelular: Microfósseis de microalgas planctônicas (compactados);  ${\bf D}$  - com parede grossa mostrando dobras de compactação (Foto: J. William Schopf); **E** - com parede ornamentada por espinhos cônicos. (Foto: N.G. Vorob'eva, V.N. Sergeev, e A.H. Knoll); F-H - Mais antigos fósseis de supostos animais: F - Possível cifozoário bentônico (Cnidaria), compactado (comprimento: 3,4 cm), Biota de Lantian (635-551 Ma), China (Foto: Shuhai Xiao): G-H - Biota de Weng'an (609-570 Ma), China; G - Embrião microscópico (Fonte: imagem de microscopia eletrônica de varredura, MEV: John A. Cunningham); H -Esponja microscópica. (Fonte: imagem de MEV: Maoyan Zhu); I-K - Biota de Ediacara (580-540 Ma): mais antigos fósseis de animais macroscópicos de distribuição global, todos desprovidos de carapaça, esqueleto ou partes duras, preservados, portanto, como moldes e impressões: I - Charnia, forma enigmática de fronde com segmentos alternados, (comprimento: 22,1 cm), Inglaterra (Foto: Jonathan B. Antcliffe); J - Dickinsonia, com simetria bilateral e diferenciação em partes anterior e posterior, animal vermiforme? (comprimento: 4 cm), Austrália (Foto: South Australian Museum); K - Tribrachidium, uma forma discóide com simetria trirradial (diâmetro: 1,8 cm), sem equivalente moderno, Austrália (Foto: South Australian Museum); L-S - Fósseis de invertebrados com esqueletos: L -Cloudina (largura dos tubos: 1-2 mm), de afinidade biológica indefinida, primeiro invertebrado concha fóssil de distribuição global, término do Proterozoico (550 a 539 Ma), Corumbá (Brasil) (Foto: Thomas R. Fairchild); M-P - Partes esqueletais muito pequenas, típicas do início do Fanerozoico (539 a 530 Ma): M-N - Escamas de invertebrados basais vermiformes (Fonte: Kouchinsky et al., 2022/sob CC BY 4.0); O - Concha de gastrópode (Fonte: Kouchinsky et al., 2022/ sob CC BY 4.0); P - Espícula de esponja (?) (Fonte: Kouchinsky et al., 2022/sob CC BY 4.0); Q-S - Invertebrados com carapaças da fauna Burgess (Canadá), da "explosão" Cambriana (530 a 520 Ma): Q - Artrópode extinto (comprimento: 97 mm) (Foto: cortesia do Royal Ontario Museum, Toronto, Canadá. ©ROM); R - Concha de braquiópode (diâmetro: 12 mm) (Foto: cortesia do Royal Ontario Museum, Toronto, Canadá. ©ROM); **S -** Trilobita com carapaça mineralizada (comprimento: 2,5 cm). (Foto: cortesia do Royal Ontario Museum, Toronto, Canadá. ©ROM)



A partir de 1000 Ma, na parte final do Proterozoico, o planeta tinha resfriado ao ponto de permitir que rochas basálticas da crosta em subducção se transformassem em rochas mais densas, chamadas eclogitos. Este aumento de densidade tornou o fenômeno de subducção mais rápida, iniciando o "regime moderno" da tectônica de placas. A fragmentação e o reagrupamento de placas continentais em novas configurações foram mais rápidos, ocasionando grande aumento na formação de montanhas. Por exemplo, durante a formação do Supercontinente de Gondwana através de várias colisões entre placas continentais entre 650 e 600 Ma, o processo de subducção criou pela primeira vez na história do planeta montanhas do "tipo Himalaio". O melhor exemplo deste processo é o Lineamento Transbrasiliano-Kandi, apresentado na figura 7, que atravessa grande parte da América do Sul e do noroeste africano, e representa uma mega-zona de falhamentos implantada sobre uma região que foi limite de placas continentais que colidiram, por volta de 620 Ma, formando uma enorme região de megamontanhas na parte Oeste do supercontinente de Gondwana.

Nessa fase final do Proterozoico, o aumento da altitude de cadeias de montanhas influenciou diretamente os processos de erosão, transporte e sedimentação da época, promovendo aumentos nos níveis de oxigênio e nutrientes nos oceanos. Consequentemente, não tardaram para aparecer respostas evolutivas na biosfera, por exemplo, a aquisição de tamanho macroscópico em metazoários, há 620 Ma, evidenciada por fósseis das biotas Lantian e Weng'an da China (figura 6F-H) e pelo aparecimento, em escala global, de animais macroscópicos, a partir de 570 Ma, compreendendo a biota de Ediacara (figura 6I-K). Esta biota, cujo nome é derivado do local em Austrália crucial para a consolidação deste conceito, distingue-se de biotas posteriores porque nela não há registros de predadores e os animais não possuíam esqueletos, carapaças ou outras partes rígidas.

### Fanerozoico

Durante o "giga-ano de tédio" que tomou grande parte do Proterozóico, foi muito tranquila a convivência de bactérias, archeas, procariotos e eucariotos como constituintes da vida microscópica, que exibiu taxas relativamente baixas de evolução biológica. Por outro lado, na véspera do Fanerozoico, entre 555 e 540 Ma, a Terra já abrigava organismos em competição por espaço e nutrientes — e isso mudou radicalmente o aspecto da biosfera. Apareceram predadores macroscópicos no planeta, uma novidade que, aparentemente, exerceu uma pressão seletiva em todo o espectro de vida da época. A resposta evolutiva foi o desenvolvimento da capacidade de produzir partes esqueléticas que, para uns, servia como ataque e, para outros,

defesa. Abriu-se, com isso, uma "corrida armamentista" entre predador e presa, o que ocorre até hoje. Seus primeiros resultados incluem o rico registro de fósseis de invertebrados com conchas e carapaças, culminando na "explosão Cambriana" (figura 6L-S) no início do éon atual, o Fanerozoico — literalmente, o éon da "vida visível".

Dessa forma, as inusitadas altas taxas evolutivas em organismos eucarióticos, potencializadas pela capacidade de produzir esqueletos multivariados, impossíveis durante o "giga-ano de tédio", continuaram a assegurar as diversidades biótica e ecológica da biosfera, sustentadas pelas interações desta com a litosfera, a atmosfera e a hidrosfera. Tudo isso se deu sob a regência do "regime moderno" da tectônica de placas. Desde o final do Proterozoico (650-600 Ma), com a movimentação das placas tectônicas, ocorreram sucessivas colisões continentais, gerando os diversos cinturões de altas montanhas formados durante o Fanerozoico. Como exemplos podemos indicar, entre outros:

- (1) as montanhas Caledonianas da Escandinávia e as Altai da Ásia Central, formadas em cerca de 400 Ma;
- (2) as montanhas Varísticas da Europa, os Urais da Ásia e os Apalaches, os Andes e as Rochosas nas duas Américas, com idades próximas de 300 Ma, época em que se formou o supercontinente Pangéia;
- (3) as montanhas Alpinas da Europa e a Cordilheira dos Himalaias, no Sul da Ásia, que se formaram a partir de 55 Ma. Estas últimas possuem 14 montes que atingem elevações superiores a 8 mil metros, incluindo o Everest, o ponto mais alto do planeta, com 8.848 metros.

Por outro lado, os processos erosivos da dinâmica externa do planeta, com base na ação de rios, atuaram no sentido de reduzir os relevos existentes, e as alturas das elevações formadas no passado foram drasticamente diminuídas. Isto ocorreu especialmente no caso das primeiras megamontanhas de cerca de 600 Ma, que existiram ao longo do Lineamento Transbrasiliano-Kandi, que atualmente não se apresenta como relevo importante. Por outro lado, essa estrutura, com mais de 4 mil km, possivelmente se constitui na zona de cisalhamento coerente mais extensa do mundo.

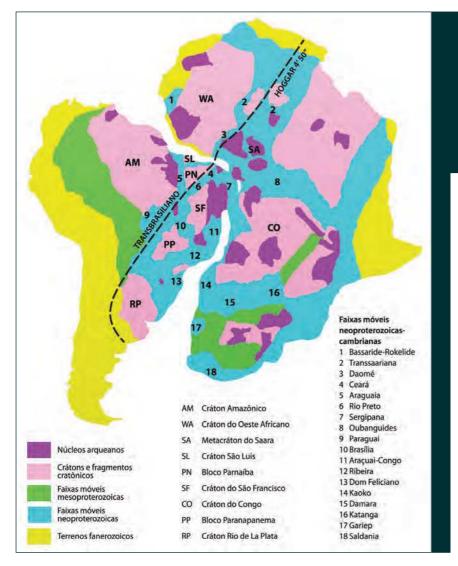


Figura 7. O Lineamento Transbrasiliano-Kandi, que se estende por 6 mil km da América do Sul ao noroeste da África, visto numa reconstituição da época em que os dois continentes se encontravam juntos. O lineamento marca a posição da colisão entre placas continentais pretéritas que gerou, pela primeira vez na história da Terra, montanhas de grande altitude do tipo Himalaio, há cerca de 600 Ma. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)

Pelo exposto, a partir do Cambriano, período inicial do Fanerozoico, sempre existiram altas montanhas no planeta, cuja erosão forneceu continuamente grande quantidade de material para os oceanos. Desta forma, nunca faltaram nutrientes para sustentar a taxa elevada de evolução biológica, que durante os últimos 540 Ma produziu a imensa diversidade atual dos organismos vivos.

#### Referências

CORDANI, U.G., FAIRCHILD, T.R., GANA-DE, C.E., BABINSKI, M., LEME, J.M. Dawn of metazoans: to what extent was this influenced by the onset of "modern-type plate tectonics"? **Brazilian Journal of Geology**, 50(2):e20190095, 2020.

FAIRCHILD, T.R. Planeta Terra: passado, presente e futuro. In: TEIXEIRA, W., FAIRCHILD, T.R., TOLEDO, M.C.M., TAIOLI, F. (Orgs.),

**Decifrando a Terra** (2ª ed.). São Paulo: Companhia Nacional, 2009. p. 536-563.

FAIRCHILD, T.R., CORDANI, U.G., BABINSKI, M. A biosfera e o planeta Terra: 4 bilhões de anos de interações. In: MENCK, C.F.M. (Org.), A Evolução é Fato. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, 2024 (este volume).

STERN, R.J. The evolution of plate tectonics. **Philosophical Transactions of the Royal Society A**, 376(2132):20170406, 2018.

TASSINARI, C.C.G., DIAS-NETO, C.M. Tectônica global. In: TEIXEIRA, W., FAIRCHILD, T.R., TOLEDO, M.C.M., TAIOLI, F. (Orgs.), **Decifrando a Terra** (2ª ed.). São Paulo: Companhia Nacional, 2009. p. 78-107.





# A biosfera e o planeta Terra

4 bilhões de anos de interações



Thomas R. Fairchild Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo (USP)

## Marly Babinski

Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo (USP)

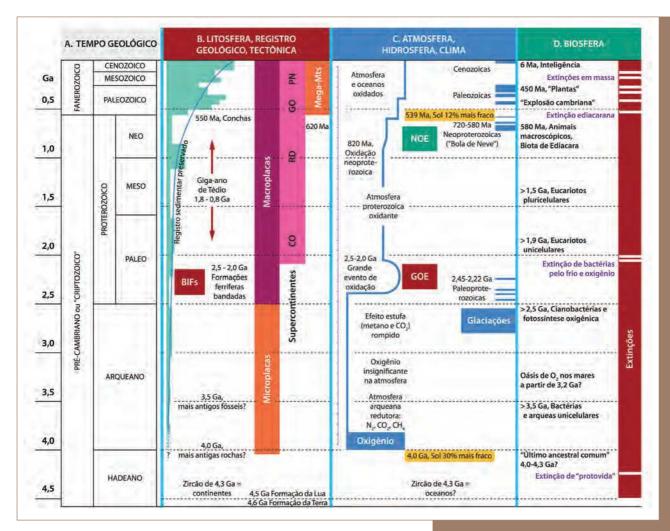
#### Umberto G. Cordani

Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo (USP)

história da Terra tem quase 4,6 bilhões de anos (ou Ga – "giga-anos"), e é dividida nos quatro grandes éons Hadeano, Arqueano, Proterozoico e Fanerozoico (figura 1, coluna A). Entretanto, o mais antigo registro geológico não data do início desta história, mas de 4 Ga, próximo do limite Hadeano-Arqueano. Por causa do vigor dos processos geológicos e do intenso bombardeio meteórico no Hadeano, os primeiros 500 milhões de anos (Ma) da história do planeta carecem de documentação geológica, com exceção de alguns cristais do mineral zircão, de até 4,38 Ga de idade, preservados como grãos de areia em rochas arqueanas, mais novas.

Mesmo que fragmentado, o registro geológico serve de documento reconhecidamente fiel, pelo menos em linhas gerais, da evolução da dinâmica interna e externa e da evolução biológica do planeta. As evidências, no entanto, trazem um paradoxo: em função do tempo de exposição a processos diversos, quanto mais antigo o registro geológico, menor a parte da sua história registrada nas rochas e fósseis (figura 1, coluna B).

Reconstituir a trajetória do planeta exige determinar a idade desses registros imperfeitos, o que é possível pela interpretação geológica e por meio de outras três técnicas: datação geocronológica, análise geoquímica e investigação paleontológica. Essas ferramentas revelam três padrões nas evoluções físico-química e biológica da Terra, reconhecíveis em todas as escalas de análise (desde investigações microscópicas, passando por estudos de campo até avaliações regionais e globais). O primeiro padrão é a ciclicidade, que ocorre, por exemplo, na formação e destruição da crosta oceânica ou na alternação entre extinções em massa e radiações evolutivas; o segundo são as tendências seculares reconhecidas em fenômenos que, na medida em que operam, fazem com que seu produto se distancie cada vez mais do estado original, como observado na diferenciação da Terra primitiva em núcleo, manto e crosta e no aumento de complexidade morfológica e ecológica na evolução; e o terceiro são eventos episódicos ou até "singulares", de tão raros ou únicos, como o aparecimento dos eucariotos no Proterozoico ou os impactos de meteoritos relacionados à formação da Lua no Hadeano e à extinção dos dinossauros no Fanerozoico (figura 1).



O fato de os fósseis mais antigos serem quase tão velhos (pelo menos 3,5 Ga, mas possivelmente 3,8 Ga ou mais; figura 2A-C) quanto as rochas mais antigas (4,060 Ga) significa que a superfície terrestre tem sido habitável por praticamente 4 bilhões de anos, desde o fim do Hadeano e o começo do Arqueano. Ou seja, mesmo que as condições da atmosfera, dos continentes e dos oceanos no passado remoto fossem muito diferentes das atuais, elas sempre sustentaram a vida, ininterruptamente. De fato, as histórias da vida e da atmosfera, hidrosfera e litosfera sempre foram intimamente relacionadas (figuras 1 e 2).

Os cristais de zircão, nossos registros mais antigos, carregam isótopos de oxigênio (átomos de oxigênio com pesos atômicos diferentes). As análises desses isótopos sugerem que já existiam, há quase 4,4 Ga, uma crosta continental diferenciada e corpos de água na superfície terrestre, embora a extensão e as características da crosta e da hidrosfera ainda sejam hipóteses geológicas.

Figura 1. Resumo gráfico das evidências e interpretações da história interativa entre a litosfera, a atmosfera, a hidrosfera e a biosfera, com destaque para eventos episódicos (e.g., extinções) ou singulares (e.g., inovações evolutivas), processos cíclicos (e.g., supercontinentes) e processos unidirecionais ("tendências seculares", como crescimento continental) na geologia e na evolução desde a origem da Terra. Coluna A - Tempo geológico: Subdivisões e calibração em giga-anos (Ga, ou bilhões de anos). Coluna B - Litosfera: Registro geológico. Barras indicam volume estimado de rochas sedimentares ainda preservadas por intervalo de tempo geológico e a curva representa a tendência de sobrevivência do registro com o tempo (Fonte: adaptado de Schopf, 1992); Regime tectônico. Supercontinentes: CO, Colúmbia; RD, Rodínia; GO, Gondwana; PN, Pangea. Coluna C - Atmosfera, Hidrosfera, Clima: No lado direito da coluna, os episódios de glaciação são indicados por linhas horizontais azuis. (Fonte - histórico do oxigênio e das glaciações: adaptado de Catling & Zahnle, 2020); Coluna D - Biosfera: Principais inovações evolutivas e acontecimentos na história da biosfera. No lado direito da coluna, as extinções em massa são indicadas por linhas horizontais brancas (Fonte: adaptado de Knoll & Bambach, 2000, e de Catling & Zahnle, 2020).

Inicialmente, a atmosfera hadeana deve ter sido muito parecida com as atuais atmosferas de Marte e Vênus, composta por mais de 95% de gás carbônico (CO<sub>2</sub>), um importante gás de efeito estufa. A atmosfera atual tem perfil oxidante, com quase 21% de oxigênio, 79% de nitrogênio e pouco CO<sub>2</sub>. Vale destacar que, há 4,0 Ga, a luminosidade solar era 30% menor do que atualmente. Assim, se não fosse pelo efeito estufa do CO<sub>2</sub> e de outros gases, principalmente o metano (CH<sub>4</sub>), a temperatura da superfície teria permanecido abaixo de zero, e o gelo (não a água em forma líquida) teria coberto o planeta, dificultando o surgimento da vida. Na Groenlândia e no leste do Canadá, rochas sedimentares e químicas, bem como lavas subaquáticas, comprovam a presença de corpos aquosos há 3,8 Ga (figura 2D-E). Além disso, a ação de água líquida é fartamente documentada no registro geológico desde então. A presença do gelo em escala ampla (glaciações) só veio mais tarde, entre 2,5 e 2,0 Ga, no início do Proterozoico, embora avente-se a possibilidade de glaciações no Hadeano relacionadas à interação entre o CO<sub>2</sub> da atmosfera, a crosta e os mares primitivos. Diante da ausência de um registro geológico do Hadeano, essa ideia carece de confirmação. De qualquer forma, a despeito das evidências do aquecimento global atual, o clima dos últimos 720 milhões de anos, que é marcado por diversos episódios glaciais, deve ter sido bastante diferente do clima de épocas anteriores (figura 1, coluna C). Estima-se que a temperatura média da superfície da Terra no Arqueano talvez chegasse a 40°C, bem mais quente do que os atuais 15°C. Não é de se estranhar, portanto, que os organismos modernos mais próximos ao hipotético "último ancestral comum" da vida na Terra sejam microrganismos mesofílicos, isto é, adaptados a temperaturas relativamente altas, mas inferiores a 50°C, o que é interpretado como uma herança genética das mais antigas.

As temperaturas da superfície só cairiam ao ponto de permitir o acúmulo de gelo em grande escala mais tarde, entre 2,5 Ga e 2,0 Ga, quando a Terra também passou por importantes mudanças tectônicas, ambientais, biológicas e sedimentares (figura 1). Este resfriamento só foi possível pela diminuição do efeito estufa mantido pelo  $\rm CO_2$  e pelo  $\rm CH_4$  na atmosfera, o que ocorreu quando o  $\rm CO_2$  foi transferido para a hidrosfera, litosfera e biosfera. Essa transferência já acontecia desde muito antes: no ciclo hidrológico, o  $\rm CO_2$  da atmosfera dissolvia-se na chuva, que caía sobre os continentes, atacando rochas e carregando os produtos do intemperismo (quando rochas se des-

gastam em sedimentos) e da erosão — materiais e gases em solução, bem como areia e lama — para os mares. No ambiente marítimo, o bicarbonato, o carbonato e o  $\mathrm{CO}_2$  criaram um sistema tampão, impedindo grandes variações de pH na água e promovendo a precipitação de calcários ( $\mathrm{CaCO}_3$ ). Com isso, o  $\mathrm{CO}_2$  atmosférico era transferido para a litosfera como carbonato, afastando-o do ciclo do carbono da superfície. Quanto mais  $\mathrm{CO}_2$  atmosférico ficava "sequestrado" como calcário por este e outros meios (ver abaixo), menor era a concentração do gás na atmosfera. Para se ter uma ideia, há cerca de 4,5 Ga, a atmosfera era composta de 95% de  $\mathrm{CO}_2$ , enquanto hoje, o gás ocupa 0,0004% (400 ppm) dela. Pode parecer pouco, mas esses 400 ppm sustentam toda a biosfera e ainda contribuem majoritariamente para o efeito estufa.

O intemperismo já existia quando os mais antigos fósseis foram preservados no registro, há pelo menos 3,5 Ga ou possivelmente antes, embora a comunidade científica se divida a esse respeito. Estes fósseis se dividem em três categorias: compostos orgânicos indicativos de atividades metabólicas ("quimiofósseis" ou "biomarcadores"), microfósseis simples (parecidos com bactérias atuais) e estruturas laminadas calcárias biogênicas de dimensões centimétricas (chamadas de estromatólitos, um tipo de microbialito) (figuras 2A-C, H, J, e 3A-B, D-G - ver também figura 6 do capítulo 4 para imagens adicionais de fósseis importantes na evolução). Microbialitos mais recentes se formam pela precipitação de calcário e outras atividades associadas a comunidades de "micróbios", incluindo bactérias muito parecidas com alguns dos raros microfósseis argueanos de guase 3,5 Ga (figura 2A), embora a preservação dessas bactérias em estromatólitos desta idade seja bastante incomum. Ao longo de todo o Arqueano, então, o CO2 atmosférico foi sequestrado para formar calcário nas águas rasas das margens estreitas das pequenas placas tectônicas do éon. No terço final do período (3 a 2,5 Ga), quando as microplacas deram lugar a placas muito maiores, a área de águas rasas disponível nas margens continentais para colonização bacteriana e deposição de carbonatos aumentou tremendamente, promovendo ainda mais o sequestro de CO<sub>2</sub> (figura 1, coluna B). Outro importante processo na transferência de CO2 para a litosfera desde a origem da vida é o soterramento de organismos mortos nos sedimentos, onde a matéria orgânica originada pela captura biológica do gás pode se tornar petróleo, carvão ou grafite.



Figura 2. A-C - Candidatos às mais antigas evidências de vida: A - Microfóssil filamentoso com 3,5 Ga, norte da Austrália (Foto: James William Schopf); **B -** Estromatólito ondulado com 3,43 Ga, norte da Austrália (Foto: Abigail C. Allwood); **C -** Lâmina irregular de matéria orgânica degradada em rocha silicosa (silexito) arqueana (3,4 Ga), vista em microscópio, África do Sul. (Foto: Thomas R. Fairchild). **D-E -** Evidências geológicas de ambientes aquosos antigos: **D -** Conglomerado metamorfizado. Observar pequeno cascalho logo acima da escala, oeste da Austrália (Foto: Thomas R. Fairchild); **E -** Lava subaquática ("almofadada") arqueana. Elipse circunscreve um dos lobos ou "almofadas" formados no contato da lava com a típico de ambientes glaciais, composto de fragmentos rochosos de origens e tamanhos muito variados no meio de sedimento muito fino (argila e areia), Corumbá (Brasil) (Foto: Thomas R. Fairchild); **G** - Bloco solitário que caiu de um iceberg, rompendo o sedimento ferruginoso do fundo (seta), Corumbá (Brasil). (Foto: Bernardo Tavares Freitas). **H-K** - Evidências geológicas da época do Grande Evento de Oxigenação (GOE) (2,5-2,0 Ga): **H** - Possível estromatólito do Arqueano tardio, África do Sul (Foto: John P. Grotzinger); **I** - Formação ferrifera bandada (BIF), Paleoproterozoico,



Quando a Terra chegou aos dois bilhões de anos de idade, há 2,5 Ga, a atmosfera começou a mudar de caráter — o efeito estufa diminuiu, e o  ${\rm O_2}$  passou a acumular. Até então, o efeito estufa era mantido pelo  $CO_2$  e pelo  $CH_4$  na atmosfera anóxica (sem  $O_2$ ) do Arqueano. Temperaturas caíram a ponto de permitir pelo menos três glaciações

em grande escala, entre 2,45 e 2,22 Ga. Como testemunhas, temos rochas típicas de ambientes glaciais, como diamictitos (figura 2F-G), identificadas no registro geológico desta época em vários países. Ao passo que isso ocorria, a Terra vivia um acúmulo de oxigênio livre na atmosfera e na parte superior dos oceanos pela primeira vez, entre 2,5 e 2,0 Ga: era o chamado "Grande Evento de Oxigenação", ou GOE (do inglês, Great Oxygenation Event) (figura 1, coluna C). Hoje, sabe-se que os dois eventos estavam relacionados. A reação do oxigênio livre com o CH, na atmosfera teria reduzido em 10 a 15 graus o efeito estufa na temperatura média da superfície. O enfraquecimento do efeito estufa teria sido exacerbado por mais dois fatores: primeiro, a remoção de CO<sub>2</sub> atmosférico pelo processo de intemperismo e sua subsequentemente incorporação em calcários; e segundo, a luminosidade solar nesta época, que não passou de 88% da sua intensidade atual até 540 Ma (figura 1, coluna C). As consequências dessas glaciações podem ter sido a extinção de microrganismos intolerantes ao frio e a diminuição da atividade fotossintética, como sugerem análises de matéria orgânica em rochas e a raridade de estromatólitos desta época.

A fonte do oxigênio na atmosfera proterozoica, portanto, foi biológica. O gás era produto da fotossíntese oxigênica originada nas cianobactérias, justamente os microrganismos responsáveis pela formação de estromatólitos atuais e, presumivelmente, desde pelo menos o final do Arqueano, há 2,5 Ga (figuras 2D, H, 3E). A identificação do GOE confirma a importância de cianobactérias na biosfera desde então. Porém, o registro arqueano de estromatólitos e microfósseis anterior a 2,5 Ga sugere, até fortemente, que a fotossíntese oxigênica deve ter começado muito antes disso — e de modo suficiente para criar "oásis" de oxigênio locais em torno dos estromatólitos, mas ainda insuficiente para oxigenar a atmosfera. A ideia é sedutora, mas carece de evidências para sua confirmação, visto que outras bactérias fotossintetizantes, mas anaeróbicas (incapazes de sobreviver em ambientes oxidantes), também constroem microbialitos.

A oxigenação da atmosfera também foi beneficiada pela mudança no estilo da tectônica global iniciada no Arqueano tardio. Com o aparecimento de placas tectônicas muito maiores, o planeta ganhou mais área de águas rasas disponíveis para a expansão de cianobactérias, estromatólitos e calcários. Junto aos fatores já citados anteriormente, isso foi decisivo para romper o efeito estufa e esfriar a atmosfera. Resultou, ainda, num salto no O<sub>2</sub> liberado para a atmosfera pelas comunidades cianobacterianas associadas aos microbialitos. No entanto, para o oxigênio se acumular como elemento estável na atmosfera, foi necessário soterrar grandes quantidades de matéria orgânica, afastando-a do ciclo de carbono na superfície. Isso liberou o oxigênio produzido na fotossíntese para a oxidação de outros compostos da atmosfera (CO, H<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>S, CH<sub>4</sub>, SO<sub>2</sub>), nos oceanos (principalmente a

enorme quantidade de ferro dissolvido) e nos sedimentos e rochas expostos nos continentes.

O registro geológico fornece evidências impressionantes desta transição crítica da história do planeta. Consistem de rochas ferruginosas que compõem "formações ferriferas bandadas" (ou "BIFs", de banded iron formations, termo do inglês usado globalmente), excepcionalmente abundantes no final do Arqueano e no início do Proterozoico, especialmente entre 2,5 e 2,0 Ga. Essas rochas são o principal minério de ferro do mundo, como bem exemplificado no Brasil pelos depósitos do Quadrilátero Ferrífero (2,5 Ga; figura 21), em Minas Gerais, e da Serra dos Carajás (2,7 Ga), no Pará. São rochas sedimentares finamente laminadas, caracterizadas pela alternância de lâminas de óxido de ferro e de quartzo (sílica) formadas pela oxidação do ferro dissolvido nos oceanos da época. O ferro era colocado em solução pela alteração das rochas vulcânicas do assoalho marinho, na ausência de O<sub>3</sub>. Periodicamente, essas águas profundas chegavam às margens dos continentes, pelo processo chamado ressurgência, onde o ferro, ao entrar em contato com o O2 produzido pelas cianobactérias das águas rasas se precipitava rapidamente, formando uma lâmina fina de óxido de ferro. As lâminas de quartzo representam a precipitação da sílica, mais lenta, entre eventos de ressurgência. Enquanto havia ferro em solução nos oceanos, este processo continuava. Depois de 2 Ga, as BIFs praticamente somem do registro geológico, pois o O<sub>2</sub> nos mares e na atmosfera já não permitia mais o transporte de ferro em solução. O oxigênio agora fazia parte estável e permanente da atmosfera, embora sua concentração tenha oscilado ao longo do Proterozoico até se estabilizar próximo aos atuais 21% nos últimos 500 milhões de anos (Fanerozoico) (figura 1, colunas B e C).

Com oxigênio estável no meio ambiente, é plausível pensar que a vida passou a se desenvolver mais rapidamente. Mas o que ocorreu foi o contrário: o gás criou uma situação ecológica extremamente adversa à vida procariótica, que, à exceção das cianobactérias e poucas outras, não toleram oxigênio (figura 2J). Assim, ao longo dos primeiros 500 ou 600 milhões de anos do Proterozoico, podem ter ocorrido extinções em massa pela primeira vez, em decorrência ora das glaciações, ora da oxidação dos mares rasos. Mas nem tudo foi morto. Enquanto muitos procariotos sucumbiram (figura 2K), outros microrganismos aproveitaram a oportunidade e desenvolveram a capacidade de utilizar oxigênio para gerar energia e viver em ambientes aeróbicos. Alguns procariotos, de linhagens agora extintas, adquiriram esta vantagem ao englobar procariotos aeróbicos menores, sem digeri-los, no processo conhecido como endossimbiose. As mitocôndrias e cloroplastos — que são, respectivamente, locais de respiração e fotossíntese — nos eucariotos claramente se originaram desta maneira. Com o tempo, houve integração da matéria genética entre todas as partes, transformando essas quimeras microscópicas em uma nova categoria de vida

unicelular: os eucariotos. Estes são mais complexos que os procariotos por possuírem organelas internas, metabolismo mais energético e, eventualmente, sexualidade e recombinação genética. Eles não só toleram o oxigênio, mas dependem dele. Aliás, toda a linhagem eucariótica é obrigatoriamente aeróbica, com poucas exceções, provavelmente adaptações secundárias. Não é surpreendente, então, que as mais antigas evidências seguras de eucariotos unicelulares aparecem ao fim do período de oxidação da superfície, há pelo menos 1,9 Ga, embora existam alguns candidatos mais antigos (figura 3A).



Por quase um bilhão de anos entre 1,8 e 0,8 Ga, a tectônica global passou por um período de relativa calmaria, uma fase apelidada de "o giga-ano de tédio". Provavelmente, essa fase mais estável foi resultado da perda contínua de calor do interior do planeta desde sua formação, como sugerido pelos tipos, intensidade e frequência de eventos vulcânicos registrados no período. Contudo, continuava o movimento das placas na superfície e a amalgamação de supercontinentes, com destaque para o gigante apelidado de Rodínia, entre 1,2 e 1,0 Ga. Mesmo assim, a reduzida intensidade dos processos ígneos durante o giga-ano de tédio (e suas consequências na dinâmica externa, como intemperismo e soterramento) afetou a capacidade da Terra de manter os altos níveis oxigênio do GOE (figura 1, coluna B).

A retomada da atividade tectônica intensa foi marcada pela desagregação do supercontinente Rodínia, o que gerou dois efeitos importantes na evolução biológica. Primeiro, houve soterramento maciço de matéria orgânica a ponto de provocar novo acúmulo de oxigênio na atmosfera. Foi o chamado "Evento de Oxigenação Neoproterozoico", ou NOE (do inglês *Neoprotero-*

Figura 3. A-B - Microfósseis eucarióticos pré-cambrianos: A - Microfóssil de eucarioto unicelular (microalga) com mais de 1,5 Ga (Foto: Emmanuelle J. Javaux & Andrew H. Knoll, 2017/sob CC BY 4.0); B - Alga vermelha microscópica de 1,2 Ga, a mais antiga evidência de um eucarioto pluricelular comprovadamente sexuado. (Foto: Nicholas J. Butterfield). C-E - Evidências geológicas de glaciações neoproterozoicas no Brasil: C - Formação ferrifera bandada, Corumbá (MS) (Foto: Thomas R. Fairchild); D - Calcário de uma capa carbonática (cc) depositada diretamente sobre um diamictito (martelo), atribuído à glaciação Marinoana (635 Ma), Mirassol d'Oeste (MT) (Foto: Thomas R. Fairchild); E - Vista de cima de outra capa carbonática marinoana, um microbialito atravessado por tubos, agora preenchidos (formas circulares a elípticas), formados pelo escape de gases, Serra da Bodoquena (MS). (Foto: Guilherme Raffaeli Romero). F - Metazoário basal com exoesqueleto levemente mineralizado da espécie Corumbella werneri, um suposto cifozoário (Cnidaria) do final do Proterozóico (cerca de 542 Ma), Corumbá (Brasil). (Foto: Thomas R. Fairchild). G - Esteira microbiana silicificada de 900 Ma, típica do Criptozoico (= Pré-Cambriano), formada por uma emaranhada de tubos (seta), que representam as bainhas vazias de cianobactérias filamentosas. As células dos filamentos não foram preservadas, Cabeceiras (GO). (Foto: Evelyn A.M. Sanchez).

zoic Oxygenation Event), há cerca de 820 Ma (figura 1, coluna C). O NOE favoreceu a evolução de organismos eucariotos pluricelulares, com destaque para os heterótrofos (metazoários), que veremos logo mais, já que os autótrofos são conhecidos desde pelo menos 1,56 Ga (algas marinhas) e algas vermelhas microscópicas sexuadas desde 1,2 Ga (figura 3B).

O outro fenômeno foi o gradual estabelecimento do regime da tectônica global moderna, ativo até hoje. Nele, montanhas muito elevadas do tipo Himalaio, verdadeiras megamontanhas, surgiram pela primeira vez na evolução do planeta, há 620 Ma, na colisão entre placas continentais. A erosão destas montanhas forneceria os nutrientes que, junto à crescente disponibilidade de  $\rm O_2$  na atmosfera, teriam favorecido a diversificação dos metazoários no último período do Proterozoico (conhecido como Ediacarano). Desde então, colisões responsáveis pela amalgamação dos supercontinentes Gondwana (620-500 Ma) e Pangea (250 Ma) produziram montanhas elevadas deste tipo, assegurando o suprimento de nutrientes necessários para sustentar as taxas evolutivas altas e os ecossistemas complexos dos organismos característicos do Fanerozoico.

Duas glaciações globais definem os limites do penúltimo período do Neoproterozoico, o Criogeniano: a Sturtiana, entre 720 e 660 Ma, e a Marinoana (figura 2F-G), entre 650-635 Ma. Em ambas, o gelo avançou dos polos e quase chegou ao equador, transformando o globo numa gigantesca "bola de neve". Assim como glaciações anteriores, estas se originaram com o colapso do efeito estufa em função do sequestro de CO<sub>2</sub> atmosférico pelo intenso intemperismo — desta vez, dos múltiplos fragmentos continentais produzidos pelo desmantelamento do supercontinente Rodínia e pelo subsequente soterramento de matéria orgânica volumosa. Com temperatura média próxima dos 50 graus negativos, as coberturas de gelo transformaram os continentes em desertos áridos (como a Antártica). Na ausência de água líquida e exposições rochosas extensas, o intemperismo químico praticamente acabou. Nos oceanos, também cobertos por gelo, a circulação marinha se estagnou, permitindo breves reprises de sedimentação ferrífera (BIFs) em bacias costeiras de circulação restrita e fundo anóxico (figura 3C). A Terra só não se tornou uma "bola de neve" permanente porque a tectônica e o vulcanismo nunca pararam. O CO<sub>2</sub> gerado pelo vulcanismo foi se acumulando na atmosfera praticamente desprovida de água líquida (por causa do frio), permitindo o restabelecimento de forte efeito estufa. Isso provocou o rápido aquecimento da superfície e o igualmente rápido degelo dos oceanos e continentes. Também deixou um registro geológico singular na história da Terra: uma capa de calcário (rocha típica de climas quentes) depositada diretamente em cima dos sedimentos glaciogênicos (figura 3D-E). Apesar destes extremos climáticos, as cianobactérias, os protistas e as microalgas (fitoplâncton) sobreviveram provavelmente porque esses organismos

se instalaram em oásis livres de gelo em regiões tropicais. Pouco se sabe sobre isso, no entanto, visto que o registro fóssil desses seres é reduzido. É importante notar que as evidências mais antigas dos mais simples dos invertebrados, as esponjas, mesmo que ainda microscópicas, também datam deste período.

A natureza microscópica que caracterizava as biosferas do Arqueano e do Proterozoico até este ponto da história do planeta logo iria mudar radicalmente. Foram mais de 3 bilhões de anos, desde a origem da vida antes de 3,5 Ga até o término do último evento glacial do Neoproterozoico (a glaciação Gaskiers), há 580 Ma. Então, a 40 milhões de anos do fim do Proterozoico, apareceram os primeiros fósseis de animais visíveis a olho nu e com ampla distribuição no registro geológico. São impressões e moldes centimétricos (e até decimétricos) de organismos moles, desprovidos de carapaças e esqueletos, de construção modular, aparentemente sem sistemas digestivos ou a capacidade de se locomover (com poucas exceções). Conhecidos, coletivamente, como a "biota de Ediacara", os organismos representados por esses fósseis faziam parte de um ecossistema muito simples, aparentemente sem predadores. Pouco neles remete a grupos familiares de invertebrados atuais. Outros fósseis da mesma idade, no entanto, preservados por compressões orgânicas, compartilham características com grupos de invertebrados vermiformes, moluscos e artrópodes que tomariam conta da biosfera logo em seguida, no éon Fanerozoico.

O estranho ecossistema da biota de Ediacara chegou ao fim entre 550 e 538 Ma, junto ao surgimento de organismos com novos modos alimentares: o pastoreio e a predação. O pastoreio removeu os biofilmes microbianos, onipresentes em águas rasas e iluminadas proterozoicas, expondo o substrato à oxigenação e, consequentemente, à exploração como habitat e fonte de alimento por novos organismos. O aparecimento dos predadores levou os organismos de corpo mole à extinção, criando uma pressão seletiva favorável ao aparecimento de carapaças e esqueletos mineralizados simultaneamente em muitos grupos de invertebrados. As regiões de Corumbá e da Serra da Bodoquena, no Mato Grosso do Sul (figura 3F), guardam em suas rochas e fósseis rico registro das glaciações e aquisição de carapaças desta fase da história da biosfera.

Estas inovações rapidamente abriram oportunidades evolutivas para os metazoários. Prova disso é que, entre 550 e 520 Ma, na passagem do Proterozico para o Fanerozoico, apareceram todos os filos modernos, inclusive os cordados. A maioria deles, agora, estavam armados de carapaças e esqueletos — modificações que proporcionaram defesa contra novos predadores. O ritmo desta irradiação evolutiva, apelidada de "explosão Cambriana" (com referência ao período inicial do novo éon, 538 a 485 Ma), não apenas acrescentou restos esqueléticos macroscópicos ao registro geológico, mas transformou a bios-

fera em algo muito volumoso. Ou seja, a biosfera se tornou uma parte física do meio ambiente, haja vista o surgimento de recifes e, mais tarde, de florestas. Tornou-se, também, protagonista muito influente na dinâmica externa do sistema Terra, especialmente em processos de sedimentação, intemperismo e ciclagem dos elementos C, H, O, N, P e S. A mudança no registro fóssil de restos microscópicos para conchas e esqueletos macroscópicos faz jus ao nome dado ao último éon do tempo geológico — Fanerozoico, ou seja, "vida visível" (zoos + faneros). Isto contrasta perfeitamente com o termo coletivo informal às vezes aplicado aos éons anteriores — Criptozoico, ou seja, "vida escondida" (zoos + cryptos), com sua biosfera microscópica.

Por um lado, os micróbios e ecossistemas criptozoicos podem parecer monótonos e simples. São populações imensas de procariotos unicelulares ou filamentosos, assexuados e de taxas evolutivas muito lentas (figura 2A). Em contrapartida, espécies de procariotos se mostram extremamente longevas, resistentes a condições inóspitas aos eucariotos (anoxia, temperaturas altas, pH, salinidade etc.) e tolerantes a mudanças ambientais, de modo que se adaptam facilmente a mudanças ambientais e sobrevivem às crises ecológicas letais a organismos mais complexos.

Enquanto isso, nos ecossistemas fanerozoicos, a reprodução sexuada, as populações menores e altas taxas de evolução asseguraram o sucesso dos eucariotos macroscópicos, mas também levaram-os à especialização extrema e a relações ecológicas complexas, reduzindo sua capacidade de adaptação ou sobrevivência a crises ambientais. Por isso, enquanto muitas espécies de cianobactérias proterozoicas são praticamente indistinguíveis das que vivem em ecossistemas modernos semelhantes, espécies de organismos eucarióticos são bastante distintas, mas duram pouco tempo. Em momentos de crise, se não houver reação evolutiva rápida à pressão seletiva, a espécie eucariótica se extingue.

Extinção é o destino final de toda espécie e sempre esteve presente na biosfera. Em todos os períodos do Fanerozoico, por exemplo, o registro fóssil revela uma porcentagem baixa de extinções, chamadas de "extinções de fundo" (figura 1, coluna D). No Criptozoico, já discutimos as extinções provocadas pelas crises ambientais extremas das glaciações e da oxidação da atmosfera no início do Proterozoico. Em vários momentos do Fanerozoico, também eclodiram crises ambientais extremas de curta duração que, por cinco vezes, resultaram, em extinções "em massa", com consequências marcantes para a biosfera. As causas atribuídas a essas crises são múltiplas e atuam em conjunto. Incluem fatores relacionados ao clima, à geografia da época, à atividade vulcânica intensa, à emissão solar, a impactos de grandes meteoritos e a situações ecológicas peculiares, entre outros. Mesmo assim, a biosfera se recuperou de cada crise, frequentemente

reorganizando-se com a ascensão à dominância de grupos biológicos anteriormente menos expressivos, como no caso dos mamíferos após a extinção dos dinossauros há 65 Ma (figura 1, coluna D).

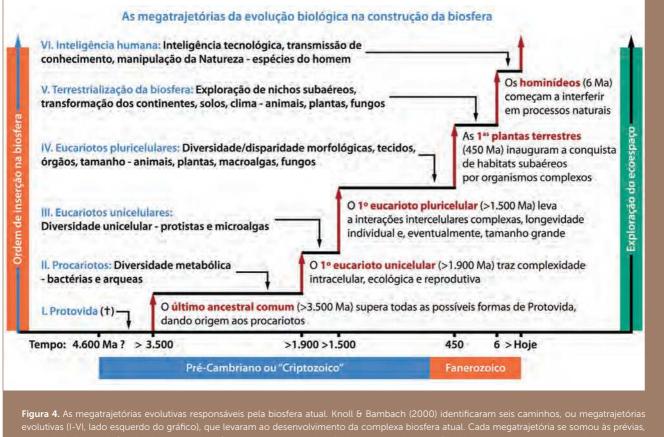


Figura 4. As megatrajetórias evolutivas responsáveis pela biosfera atual. Knoll & Bambach (2000) identificaram seis caminhos, ou megatrajetórias evolutivas (I-VI, lado esquerdo do gráfico), que levaram ao desenvolvimento da complexa biosfera atual. Cada megatrajetória se somou às prévias, menos à da Protovida (a primeira, agora extinta), que terminou quando o "último ancestral comum" à vida como nós conhecemos eliminou todo e qualquer outro concorrente. Desde então, cada megatrajetória nova se iniciou com uma inovação evolutiva/ecológica (indicada pelas setas verticais no gráfico e identificadas logo à direita destas), que rompeu as antigas barreiras ao desenvolvimento, elevando o potencial de exploração do ecoespaço a um novo patamar (os degraus horizontais no gráfico). O conceito de ecoespaço diz respeito à ocupação do meio ambiente, abrangendo, assim, o potencial evolutivo da biosfera, interações entre cadeias alimentares, simbioses e a complexidade dos ciclos biogeoquímicos (C, H, O, N, P, S). (Fonte: adaptado de Knoll & Bambach, 2000)

Pensava-se que seria difícil escolher os eventos evolutivos mais importantes no Fanerozoico, dada a diversidade da biosfera desde o Cambriano. Mas, na verdade, toda essa diversidade, desde minhocas até o homem, se desenvolveu dentro de limites estabelecidos há pelo menos 1,56 Ga, quando surgiram eucariotos multicelulares. Portanto, do ponto de vista da biosfera, os dois eventos de maior impacto no Fanerozoico foram de outras naturezas (figura 4). O primeiro foi a conquista da superfície emersa dos continentes pelas plantas, invertebrados e vertebrados, iniciando-se há 450 Ma (no período Ordoviciano). Plantas hoje recobrem, fisicamente, os continentes e influenciam diretamente os ciclos da água e do carbono e o clima, promovem a transformação de rochas em solos, retêm e liberam água, matéria orgânica e nutrientes. O segundo foi o aparecimento da inteligência humana, há poucos milhões de anos. Agora, nossa

espécie não só entende o funcionamento e a história da natureza, mas transmite este conhecimento de geração em geração, controla fenômenos naturais e interfere nos rumos da evolução e na saúde da biosfera. Ainda falta ao homem igualar sua sabedoria ao nível do seu conhecimento para manter o equilíbrio da biosfera dentro do sistema Terra e assegurar sua própria sobrevivência como espécie (figura 1, coluna D).

#### Referências

ALLWOOD, A.C., WALTER, M.R., BURCH, I.W., KAMBER, B.S. 3.43 billion-year-old stromatolite reef from the Pilbara Craton of Western Australia: Ecosystem-scale insights to early life on Earth. **Precambrian Research**, 158(3-4):198-227, 2007.

ANELLI, L.E. **Novo Guia Completo dos Dinossauros do Brasi**l. São Paulo: Editora Peirópolis e Editora EDUSP, 2022.

CATLING, D.C., ZAHNLE, K.J. The Archean atmosphere. **Science Advances**, 6(9):eaax1420, 2020.

CORDANI, U.G., FAIRCHILD, T.R. Evolução dinâmica do planeta Terra no tempo geológico: implicações para a evolução biológica. In: MENCK, C.F.M. (Org.), **A Evolução é Fato**. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, 2024 (este volume).

DELSEMME, A.H. An Argument for the Cometary Origin of the Biosphere. **American Scientist**, 89:432-442, 2001.

FAIRCHILD, T.R. Planeta Terra: passado, presente e futuro. In: TEIXEIRA, W., FAIRCHILD, T.R., TOLEDO, M.C.M., TAIOLI, F. (Orgs.), **Decifrando a Terra** (2ª ed.). São Paulo: Companhia Nacional, 2009. p. 536-563.

FAIRCHILD, T.R., BOGGIANI, P.C. A vida primitiva: do Criptozoico (Pré-Cambriano) ao início do Fanerozoico. In: CARVALHO, I.S. (Ed.), **Paleontologia** (2ª ed.). Rio de Janeiro: Interciência, 2002. p. 221-233.

GARGAUD, M., MARTÍN, H., LOPÉZ-GARCIA, P., MONT-MERLE, T., PASCAL, R. Young Sun, Early Earth and the Origins of Life, Lessons for Astrobiology. Heidelberg: Springer, 2012.

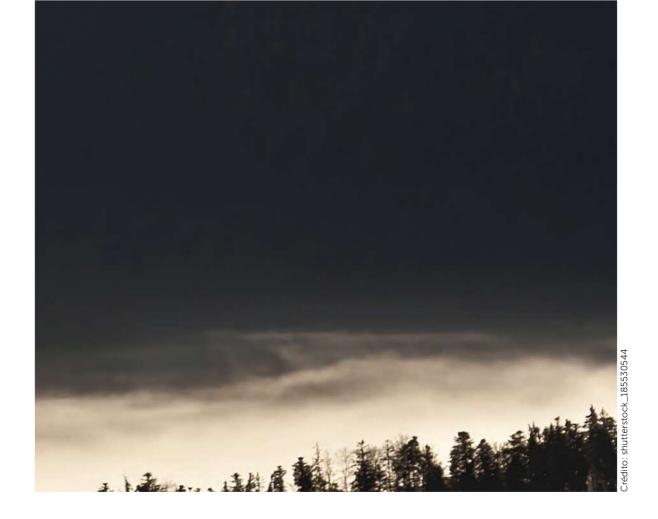
KNOLL, A.H., BAMBACH, R.K. Directionality in the history of life: Diffusion from the left wall or repeated scaling of the right? **Paleobiology**, 26(S4):1-14, 2000.

SCHOPF, J.W. (Ed.). **Major Events in the History of Life**. Boston: Jones & Bartlett Publishers, 1992.

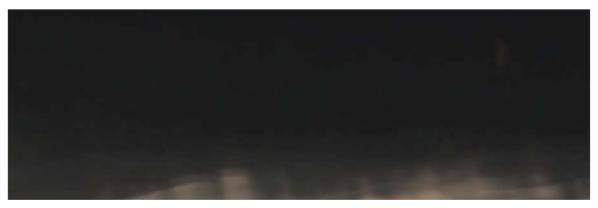
SCHOPF, J.W. Microfossils of the Early Archean Apex chert: new evidence of the antiquity of life. **Science**, 260:640-646, 1993.







# A emergência da vida na Terra



**Iolanda Midea Cuccovia** Instituto de Química, Universidade de São Paulo (USP)

Hernan Chaimovich Instituto de Química, Universidade de São Paulo (USP) simadamente 4,54 bilhões de anos. Alguns cientistas tinham a ideia de que, por conta do calor do Sol e do próprio planeta em formação, a água só teria chegado à Terra mais tarde, há 3,8 bilhões de anos. Esta hipótese, no entanto, foi contestada recentemente. Novas evidências, baseadas na análise de material semelhante a condritos, sugerem que a água estava presente mesmo na Terra jovem, encerrada em rochas, podendo existir já em forma líquida há 4,2 bilhões de anos. Essas datas são importantes principalmente porque evidências mostram que as primeiras células devem ter surgido no planeta há 3,8 bilhões de anos. Logo, a água líquida foi um elemento essencial para o surgimento da vida como a conhecemos hoje: 400 milhões de anos após seu aparecimento — um intervalo curto na história do planeta — tivemos a chegada da primeira célula, com sua complexidade macromolecular. Do inanimado, surgiu a vida.

Nem só de água, no entanto, nossos distantes antepassados viveram. Um elemento fundamental para compreender a origem da vida é a composição da atmosfera na Terra jovem. Há 4,5 bilhões de anos, a atmosfera foi determinada por um fenômeno de proporções cataclísmicas: a formação da Lua após a colisão da Terra jovem com um objeto do tamanho do planeta Marte. Esse impacto gerou uma desgaseificação, ou seja, uma liberação de gases que, é claro, teve influência na composição atmosférica. Os compostos são quase sem exceção fortemente redutores e ricos em voláteis. Embora as atmosferas ricas em monóxido de carbono (CO) ou metano não sejam necessariamente estáveis, é bem provável que tenham existido transitoriamente. Com o CO vem energia química abundante, e com o metano e o nitrogênio (N2) vêm o ácido cianídrico (HCN) e a amônia (NH3) como gases importantes, embora menos abundantes (Zahanle, 2010). Esta composição atmosférica, água e energia elétrica ou térmica dão origem a compostos tão diversos como aminoácidos, ácidos graxos, bases nitrogenadas, pirofosfato, e uma série de outros compostos (Miller, 1953; Oro, 1961; Hermes-Lima, 1989). O fósforo (P), que constitui não mais que o 0,09% da crosta terrestre, é um dos elementos centrais para vida como hoje conhecemos. É muito provável que esse elemento, na forma de fosfato, fizesse parte das protocélulas desde o começo. O grupo fosfato, quando adicionado num sítio qualquer, como uma proteína ou numa molécula menor, é um elemento que marca uma posição, com carga negativa espalhada por um conjunto de vários oxigênios fazendo esse sítio reconhecível. A fosforilação de um sítio pode, também, determinar mudanças estruturais que, pela sua vez, podem modificar funções biológicas. O fosfato também pode formar ligações que são, ao mesmo tempo, estáveis, mas facilmente quebradas em condições adequadas. As razões para o fosfato ser o elemento central foram resumidas recentemente numa revisão que se chama "porque a natureza realmente escolheu o fosfato" (Kamerlin, 2013). Hoje, bilhões de anos depois do aparecimento do primeiro

sistema vivo, qualquer célula é totalmente dependente de íons metálicos. Provavelmente, essa dependência reflete o ambiente terrestre de então: repleto de elementos — como Fe, S, Mg e Zn — que aceleraram as reações que deram origem à vida.

Vale lembrar que, ao longo deste capítulo (e deste livro), falamos muito em "vida" — mas não há um consenso sobre o significado desse conceito. Mesmo os biólogos discordam sobre o que é vida. Um grande desafio para detectar e definir a vida é que, até agora, só encontramos um exemplo no Universo: a vida na Terra. Se não podemos nem mesmo concordar formalmente sobre a distinção entre coisas vivas e não vivas, como podemos esperar reconhecer formas de vida extraterrestres?

Cientistas têm proposto centenas de maneiras de definir vida, mas nenhuma delas é amplamente aceita. Os livros-texto descrevem a vida usando uma lista, mais ou menos longa, de propriedades que seriam inerentes à matéria viva. Outra tipologia menciona o que a vida faz, elencando ações como crescimento, reprodução, capacidade de adaptação e metabolismo (reações guímicas cuja energia impulsiona a atividade biológica). Essas opiniões são repetidas por especialistas, entre eles o bioquímico americano Daniel Koshland, que listou os sete pilares da vida: programa, improvisação, compartimentação, energia, reprodução, adaptabilidade e isolamento (PICE-RAS, na sigla em inglês). É fácil, porém, encontrar exceções, onde pelo menos um desses pilares está ausente. A mula, que sabemos viva, não se reproduz. Um coelho, sem sua parceira, também não se reproduz. Entidades na fronteira entre vivos e não vivos também minam as listas. Os vírus são o caso marginal mais conhecido. Alguns cientistas afirmam que um vírus não está vivo, pois não pode se reproduzir sem sequestrar a máquina de replicação de sua célula hospedeira. Já bactérias parasitas, como a Rickettsia, são consideradas vivas, apesar de serem incapazes de viver independentemente. Assim, é possível argumentar que todos os parasitas podem não ser vivos sem anfitriões. Enquanto isso, o mimivírus — um vírus gigante, visível em microscópio, descoberto em uma ameba — se parece tanto com uma célula que foi inicialmente confundido com uma bactéria. Humanos também têm criado casos marginais, como os organismos projetados. Um exemplo é Synthia, uma bactéria sintética que não sobrevive fora de laboratório.

Uma abordagem possível sobre a definição da vida é a teoria da evolução por seleção natural de Charles Darwin, que descreve o processo que dá à vida a capacidade de se adaptar ao seu ambiente. O bioquímico Gerald Joyce apresenta uma definição funcional: a vida seria um sistema químico autossustentável capaz de evoluir. Mas pensar em evolução pode ser limitante na definição do que, aqui e agora, é vida, pois introduz uma nova variável adicional: o tempo.



Apesar de ser uma questão ligada à biologia, a vida também diz respeito à filosofia — mesmo que alguns filósofos acreditem ser inútil encontrar uma definição. Desde que Aristóteles tentou definir a vida, por volta de 350 a.C., os pensadores têm se envolvido em discussões filosóficas aparentemente intermináveis. Em 2011, o biofísico Edward Trifonov tentou quebrar o impasse comparando 123 definições para encontrar um consenso, agrupando palavras em grupos e contando as frequentemente mais usadas para produzir uma definição mínima ou concisa: a vida é autorreprodução com variações. As variações na definição de Trifonov são o resultado de mutações (erros de cópia) que ocorrem durante a reprodução, que é o que cria a variedade em uma população que permite a sobrevivência dos indivíduos mais aptos por meio da evolução por seleção natural.

Mesmo com todas as discordâncias, podemos nos balizar por alguns consensos. A maioria dos cientistas sugere que a origem da vida na Terra advém da matéria inanimada, por meio de um aumento espontâneo e gradual da complexidade molecular. O aumento na complexidade molecular, que pode resultar em macromoléculas como proteínas ou ácidos nucleicos, conduz a definições de vida mais aceitas, mas referidas já a organismos conhecidos.

Antes da existência de macromoléculas, no entanto, um ente vivo ainda poderia ser descrito como um sistema definido por uma fronteira física que permite, de dentro da fronteira, a assimilação de nutrientes e energia externos ao sistema, e que é capaz de se manter e de se regenerar devido às suas atividades internas. "Nossa proposta é que os seres vivos se caracterizam por, literalmente, produzirem-se continuamente a si mesmos — ao chamarmos a organização que os define de organização autopoiética", sugeriu o neurobiólogo chileno Humberto Maturana em uma de suas obras. Um modelo de sistema com essas características é apresentado na figura 1.

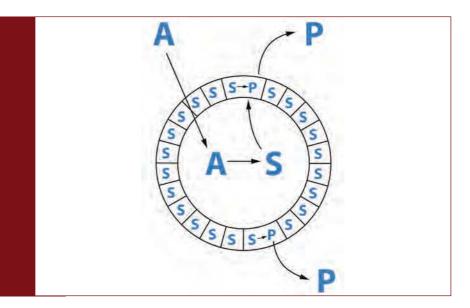


Figura 1. Na imagem, A representa uma molécula que, ao se transformar em S, pode se incorporar à fronteira molecular que separa o compartimento interno do externo. Pode, ainda, se transformar num produto P, que escapa do sistema fechado. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio An-

Neste ponto, é conveniente afirmar que, em laboratório, os processos representados na figura 1 podem ser reproduzidos com componentes sintéticos. Apesar do sistema ter um grau de informação incomparavelmente menor quando comparado à célula mais primitiva, o modelo dá conta de propriedades fundamentais que permitem entender caminhos para descrever a vida. O esquema separa um compartimento interno do meio que o rodeia e, assim, mudanças possíveis nesse compartimento não aconteceriam se os reagentes estivessem diluídos e separados no meio externo. Muitas reações químicas serão ainda necessárias para que a evolução química resulte em macromoléculas, como proteínas ou ácidos nucleicos.

Para falar sobre a importância de compartimentos delimitados por uma fronteira, é preciso definir alguns conceitos. Um deles é a autoagregação espontânea de moléculas anfifílicas, que são moléculas constituídas por partes hidrofóbicas (que repelem a água) e hidrofílicas (que têm afinidade com a água). A figura 2 exemplifica esse conceito, e mostra as diversas estruturas que se formam espontaneamente em solução aquosa. Nessa formação, a depender do pH do meio, moléculas anfifílicas e ácidos graxos de cadeia relativamente longa criam vesículas. As vesículas de alguns ácidos graxos podem incorporar outros componentes, crescer e se dividir. Além disso, vesículas podem concentrar componentes químicos distintos em vá-

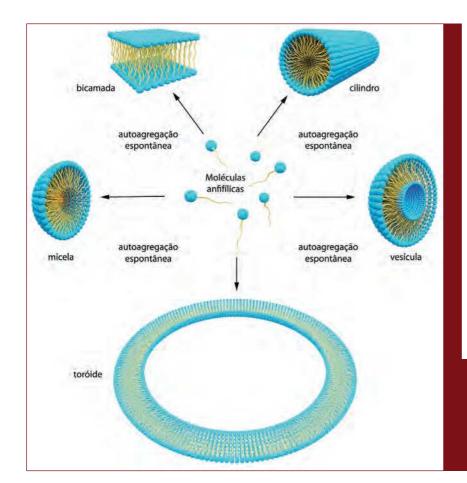


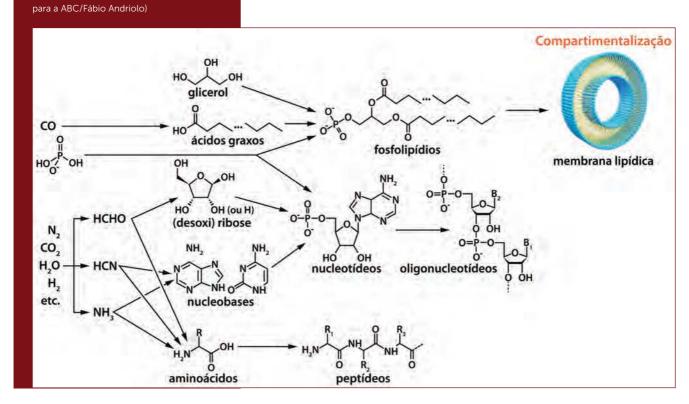
Figura 2. Estruturas formadas por agregação espontânea de moléculas anfifilicas (desenho modificado de Parshad, 2020). Nesta figura, as esferas azuis representam a porção hidrofílica e, as linhas amarelas, a parte hidrofóbica. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)

rios compartimentos, nas partes externas e internas da membrana, na própria membrana e, ainda, no compartimento aguoso interno. Estabelece-se, assim, a possibilidade de comunicação molecular entre espécies distintas e a possibilidade de reações que podem ser catalisadas (aceleradas com a ajuda de enzimas). Outra propriedade notável demonstrada experimentalmente é a divisão de vesículas, com ou sem adição de componentes externos.

Considerando os componentes acima, a evolução química já contém, na Terra jovem, alguns dos elementos necessários para a emergência da primeira célula no planeta. Experimentalmente, porém, nunca se obteve a transição entre a matéria inanimada e a vida. É possível que a reprodução experimental das condições que deram origem à primeira protocélula seja extremamente improvável, ou até impossível.

Numa revisão recente, os pesquisadores japoneses Norio Kitadai e Shigenori Maruyama discutem em detalhe a origem de moléculas que podem ter originado a complexidade molecular que, em algum momento, conduziu a transição do inanimado para a vida. A figura 3, adaptada do trabalho desses cientistas, mostra parte da origem de moléculas centrais para essa transição.

Figura 3. Adaptação do trabalho de Kitadai e Maruyama, mostra parte da origem de moléculas centrais para a transição inanimado/ vida. (Fonte: ilustração autoral elaborada O químico britânico John D. Sutherland nos apresenta uma revisão deliciosa que mostra em detalhe e demonstra as possíveis rotas de síntese prebióticas de bases púricas e pirimídicas, aminoácidos e lipídios e, também menciona a possível importância de vesículas na formação de compartimentos isolantes.



Muitos pesquisadores discutem a origem da vida considerando moléculas complexas como o ácido ribonucleico, uma macromolécula que certamente surge depois de uma evolução química complexa.

A transição inanimado/vivo pode ter ocorrido em ventas marinhas, entre placas minerais, gêiseres ou outras formações da Terra jovem há alguns bilhões de anos. Há consenso, contudo, que o confinamento em espaços nanométricos teve um papel central nessa contingência. O nanoconfinamento, como o encontrado no espaço aquoso interno de vesículas, modifica a reatividade química em todo tipo de reação. Também permite associação entre as moléculas confinadas e o crescimento de cadeias, e evita a saída e diluição dos produtos. Assim, esses produtos podem levar à formação de macromoléculas e, quiçá, dar origem a uma vida.

#### Referências

BELMONTE, L., MANSY, S.S. Metal Catalysts and the Origin of Life. **Elements**, 12(6):413-418, 2016.

CUCCOVIA, I.M., QUINA, F.H., CHAIMOVICH, H. A remarkable enhancement of the rate of ester thiolysis by synthetic amphiphile vesicles. **Tetrahedron**, 38(7):917-920, 1982.

DALAI, P., SAHAI, N. Mineral–Lipid Interactions in the Origins of Life. **Trends in Biochemical Sciences**, 44(4):331-341, 2019.

GROMMET, A.B., FELLER, M., KLAJN, R. Chemical reactivity under nanoconfinement. **Nature Nanotechnology**, 15: 256 -271, 2020.

HERMES-LIMA, M., VIEYRA, A. Pyrophosphate formation from phospho(enol)pyruvate adsorbed onto precipitated orthophosphate: A model for prebiotic catalysis of transphosphorylations. **Origins of life and evolution of the biosphere**, 19(2):143-152, 1989.

KAMERLIN, S.C.L., SHARMA, P.K., PRASAD, R.B., WARSHEL, A. Why nature really chose phosphate. **Q Rev Biophys**, 46(1):1-132, 2013.

KHUNPETCH, P., SAKUMA, Y., IMAI, M., KAWAKATSU, T. Birthing of a daughter vesicle in a model system for self-reproduction vesicles. **Physics of Fluids**, 33(7),[077103], 2021.

KITADAI, N., MARUYAMA, S. Origins of building blocks of life: A review. **Geoscience Frontiers**, 9(4):1117-1153, 2018.

KOSHLAND, D.E. The Seven Pillars of Life. **Science**, 295(5563):2215, 2002.

LUISI, P.L. **A Emergência da Vida - Das Origens Químicas à Biologia Sintética**. São Paulo: Editora EDUSP, 2013.

MACHERY, E. Why I stopped worrying about the definition of life... and why you should as well. **Synthese**, 185(1):145-164, 2012.

MATURANA, H.R., VARELA, F.J. The tree of knowledge: the biological roots of human understanding. Boston: Shambhala Publications, 1987.

MILLER, S.L. A production of amino acids under possible primitive earth conditions. **Science**, 117(3046):528-529, 1953.

ORO, J., KIMBALL, A.P. Synthesis of purines under possible primitive earth conditions. I. Adenine from hydrogen cyanide. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, 94(2):217-227, 1961.

PARSHAD, B., PRASAD, S., BHATIA, S., MITTAL, A., PAN, Y., MISHRA, P.K., SHARMA, S.K., FRUK, L. Non-ionic small amphiphile based nanostructures for biomedical applications. **RSC Advances**, 10:42098-42115, 2020.

PIANI, L., MARROCCHI, Y., RIGAUDIER, T., VACHER, L.G., THOMASSIN, D., MARTY, B. Earth's water may have been inherited from material similar to enstatite chondrite meteorites. **Science**, 369(6507):1110-1113, 2020.

PROSDOCIMI, F., JHEETA, S., DE FARIAS, S.T. Conceptual challenges for the emergence of the biological system: Cell theory and self-replication. **Medical Hypothesis**, 119:89-93, 2018.

RIGHTER, K. Not so rare Earth? New developments in understanding the origin of the Earth and Moon. **Geochemistry**, 67(3):179-200, 2007.

SUTHERLAND, J.D. The Origin of Life—Out of the Blue. **Angewandte Chemie International Edition**, 55:104-121, 2016.

TANFORD, C. The Hydrophobic Effect: Formation of Micelles and Biological Membranes. **FEBS Letters**, 124:127, 1981.

TRIBONOV, E.N. Vocabulary of definitions of life suggests a definition. **Journal of Biomolecular Structure and Dynamics**, 29(2):259-266, 2011.

ZAHNLE, K., SCHAEFER, L., FEGLEY, B. Earth's Earliest Atmospheres. **Cold Spring Harbor Perspectives in Biology**, 2(10):a004895, 2010.





# Do mundo do RNA ao Último Ancestral Universal Comum



Sávio Torres de Farias

Laboratório de Genética Evolutiva Paulo Leminski, Universidade Federal da Paraíba (UFPB) Rede de Pesquisadores de Evolução Química da Vida — Leeds, Reino Unido

## 7

#### Uma molécula revolucionária

Compreender a história da vida no planeta Terra é uma tarefa fascinante. Dentre todos os aspectos que podemos abordar sobre o tema, a origem e os primeiros passos do fenômeno vida se mostram particularmente desafiadores. Uma boa parte desses desafios envolve quebrar paradigmas de como a vida se manifesta nos dias atuais: somos obrigados a nos transportar para uma época quando as condições do planeta eram completamente diferentes das que conhecemos hoje e a vida também se organizava de maneira distinta.

Voltemos 3,5 bilhões de anos, quando a vida surgia na Terra. Naquele tempo, a atmosfera provavelmente era mais redutora, com temperaturas elevadas e com dias que duravam cerca de 12 horas. Nesse cenário, moléculas simples iniciaram uma série de reações que levaram à formação de moléculas mais complexas — que, hoje, conhecemos como moléculas orgânicas. Estas, ao formar blocos de construção, deram origem às primeiras e menos complexas formas de vida. Os primeiros indícios experimentais da síntese de compostos biológicos a partir de moléculas mais simples surgiram no ano de 1953, quando um jovem pesquisador, estimulado pelos estudos e predições do bioquímico russo Aleksandr Oparin na década de 1920, realizou um experimento reproduzindo as condições da Terra primitiva. Seu nome era Stanley Miller. Em seu experimento, Miller colocou metano, amônia, hidrogênio e vapor de água sob condições de evaporação e condensação, além da constante ação de descargas elétricas que simulavam o que ocorria no planeta na época. Seus resultados impactaram de forma definitiva os estudos sobre a origem da vida: demonstraram a capacidade da síntese de aminoácidos — os blocos de construção das proteínas — a partir de compostos mais simples.

No mesmo ano que Stanley Miller revolucionava a comunidade científica com seu trabalho, dois outros pesquisadores, James Watson e Francis Crick, abriam as portas para que a humanidade conhecesse o funcionamento dos seres vivos em nível molecular. Foi a dupla que apresentou ao mundo a estrutura da molécula de DNA. A descoberta do DNA deu início à corrida pelo desvendamento do fluxo informacional nos seres vivos e, a partir da segunda metade da década de 1960, a ciência já tinha evidências do processo. Assim, um novo capítulo se iniciava. Passávamos a entender melhor o funcionamento dos organismos atuais e da própria vida em sua origem.

### Abrindo a estrada para um mundo do RNA

A descoberta de como o fluxo da informação biológica ocorre em nível molecular mostrou a hegemonia de moléculas de RNA no processo. Isso porque as funções do RNA são nobres: são os RNAs mensageiros (mRNA) que transmitem a informação do DNA na célula. Depois disso, os RNAs ribossômicos (rRNA) participam da tradução da informação. Por fim, outros RNAs — os transportadores (tRNA) — conectam as informações trazidas pelos mRNA às proteínas codificadas.

As funções do RNA não param por aí. Na primeira metade da década de 1960, o biólogo molecular americano Sol Spiegelman e seus colaboradores realizavam experimentos com o bacteriófago Qβ (um vírus com genoma de RNA) sobre replicação de moléculas de RNA. O experimento ficou conhecido como "o monstro de Spiegelman". No ensaio, o cientista demonstrou a existência, no vírus, de uma enzima que ficou conhecida como RNA replicase. Ela é capaz de sintetizar uma molécula de RNA usando outra molécula de RNA como molde, sem a necessidade de sintetizar uma molécula intermediária de DNA. Em 1970, o virologista americano Howard Martin Temin e o microbiologista americano David Baltimore descobriram uma outra enzima também encontrada em alguns vírus com genoma de RNA. É a transcriptase reversa, capaz de sintetizar moléculas de DNA utilizando uma molécula de RNA como molde.

Essa centralidade do RNA nos processos básicos da informação biológica chamou a atenção de pesquisadores, que sugeriram, ainda na década de 1970, a possibilidade dos RNAs terem sido a molécula inicial da vida. No entanto, foi só na década seguinte que essa teoria ganhou mais força nos estudos sobre a origem dos sistemas biológicos, sobretudo a partir de uma nova evidência. Pesquisadores como Carl Woese, Francis Crick e Leslie Orgel já haviam proposto, na década de 1960, que os RNAs poderiam ter atividade catalítica, mas essa teoria foi comprovada anos mais tarde, no início dos anos 1980, pelo químico americano Thomas Cech e pelo biólogo molecular canadense-americano Sidney Altman. Com o aumento da informação das múltiplas atividades exercidas pelos RNAs, em 1986, Walter Gilbert publicou um artigo na respeitada revista Nature com o título "Origin of Life: The RNA World". A publicação formalizou a ideia de um mundo guiado por moléculas de RNA e, depois disso, uma série de pesquisadores se debruçaram sobre o tema, montando um modelo no qual os RNAs teriam atuado como molécula informacional e organizado um metabolismo primitivo sem a participação de proteínas. Desta forma, as proteínas só teriam sido incorporadas nos sistemas biológicos quando uma diversidade mínima de vias metabólicas já estivesse estabelecida.

Em conjunto à proposição do modelo do "mundo do RNA", vários experimentos foram conduzidos para demonstrar a viabilidade do modelo. A ideia era sintetizar, a partir de compostos mais simples e em condições da Terra primitiva, os ribonucleotídeos — blocos de



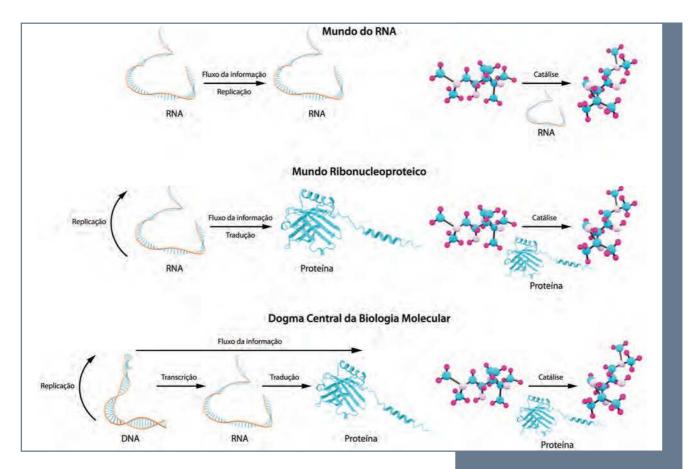
7

construção dos RNAs. Vários desses experimentos obtiveram sucesso em produzir bases nitrogenadas e açúcares. Entretanto, até o momento, nenhum foi capaz de sintetizar polímeros de ribonucleotídeos. Apesar dessa dificuldade experimental, já foi demonstrado que uma molécula de RNA pode se replicar em condições primitivas sem auxílio de enzimas proteicas. Além disso, já é possível selecionar em laboratório diversas moléculas de RNA com atividade catalítica. Todo este conjunto de evidências tem levado a comunidade científica ao que parece ser um consenso: a molécula de RNA precedeu a molécula de DNA nos sistemas biológicos.

#### Um fóssil molecular abre outras estradas

À medida que as discussões e detalhes sobre o "mundo do RNA" iam ganhando corpo, vários pontos começaram a ser questionados. Entre esses questionamentos, estava a dúvida de como as funções catalíticas exercidas e selecionadas ainda em moléculas de RNA foram transferidas para moléculas de proteínas como conhecemos atualmente. A dificuldade de superar críticas reacendeu modelos antigos que propunham que RNAs e proteínas, em conjunto, montaram o sistema biológico desde seu início. Esse modelo é conhecido como "mundo ribonucleoproteico".

No início da década de 2000, um novo e importante capítulo foi desvendado quando a bioquímica israelense Ada Yonath e o bioquímico americano Thomas A. Steitz, independentemente, apresentaram, pela primeira vez, a estrutura do ribossomo em alta resolução. Uma das conclusões desses trabalhos era que a atividade catalítica do ribossomo era realizada por uma ribozima, ou seja, um RNA com capacidade catalítica. Essa descoberta animou os especialistas em origem da vida: todos sabiam da antiguidade do sistema de tradução e, agora, estava demonstrado que esse sistema funcionava como predito pelo mundo do RNA, sendo chamado por Ada Yonath de "fóssil molecular vivendo dentro de nossas células". A revelação de que a atividade catalítica do ribossomo é realizada por seus RNAs reforçou tanto a ideia de uma origem da vida composta apenas de RNA quanto a ideia de uma origem com RNAs e proteínas. O que muda nesses dois modelos é o momento em que surge o ribossomo primitivo. Para o "mundo do RNA", o ribossomo surge apenas no momento de transição para um "mundo com RNA e proteínas", ou seja, após o sistema metabólico primitivo baseado apenas em moléculas de RNA estar estabelecido. Entretanto, para os defensores do "mundo com RNAs e proteínas", o ribossomo foi a primeira molécula a se estabelecer e, dessa forma, a comunicação entre ácidos nucleicos e proteínas se deu desde a origem do sistema biológico.



Nos últimos anos, muitos grupos vêm se dedicando a entender a origem e evolução dos RNAs ribossômicos e novos dados vêm sendo adicionados a essa fascinante história. Desta forma, a evidência da origem primitiva dos ribossomos vem ganhando força e alguns grupos sugerem que o centro catalítico do ribossomo deve ser entendido como o verdadeiro último ancestral comum de toda a vida, enquanto outros têm demonstrado que o ribossomo primitivo funcionara também como um genoma primitivo. De todo modo, o estudo da história evolutiva dos ribossomos vem ganhando protagonismo — e muitos avanços no campo da origem dos sistemas biológicos devem ocorrer seguindo este fio de Ariadne.

## De sistemas moleculares abertos a sistemas compartimentalizados

A sequência inicial de eventos na origem da vida está em constante discussão na comunidade científica. O debate se dá, principalmente, pelas interpretações de dados frente a modelos teóricos de possíveis cenários primitivos. Entretanto, após a estruturação de um sistema de comunicação entre ácidos nucleicos e proteínas — seja ela mais tardia, como no mundo do RNA, ou mais precoce, como no mundo ribonucleoproteico —, as primeiras rotas metabólicas como conhecemos foram se estabelecendo.

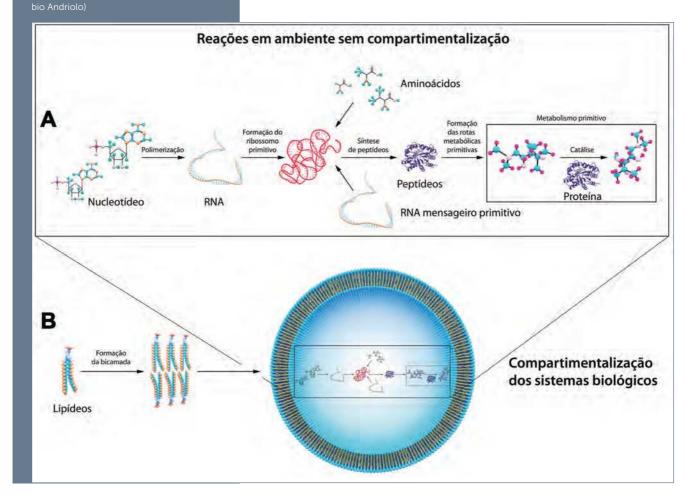
Figura 1. Representação do fluxo da informação biológica e coordenação do metabolismo em modelos para a origem dos sistemas biológicos. No mundo do RNA, a informação fluía de moléculas de RNA para moléculas de RNA, enquanto o metabolismo era coordenado por enzimas de RNA (ribozimas). No modelo do mundo ribonucleoproteico, a informação fluía de moléculas de RNA para moléculas de proteínas, sendo o metabolismo coordenado por moléculas de proteínas. Nos organismos modernos, representado pelo dogma central da biologia molecular, a informação flui da molécula de DNA para a molécula de RNA (RNA mensageiro - mRNA) e da molécula de mRNA para moléculas de proteínas, que coordenam o metabolismo. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ARC (Fábio Andriale)

7

Figura 2. Modelo para a origem dos sistemas biológicos centrado na emergência do ribossomo. Em A está representada a organização primordial do ribossomo, assim como o processo de tradução primitivo e o surgimento das primeiras rotas metabólicas. Todo o processo descrito em A deve ter ocorrido em um ambiente aberto, sem uma membrana citoplasmática. Em B está representado o processo de compartimentalização dos processos surgidos em A. O surgimento e estruturação das rotas metabólicas primitivas permitiu a síntese de fosfolipídeos, que, por atração, formaram as primeiras vesículas lipídicas. A formação destas vesículas capturou o sistema biológico em formação, dando origem às primeiras células. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fá-

Nesse ponto, um novo flanco de discussão se abre. Vários pesquisadores defendem que os sistemas biológicos, já em sua origem, funcionavam de forma compartimentalizada. Outros acreditam que, inicialmente, os sistemas biológicos se organizaram como sistemas abertos e a compartimentalização foi uma etapa posterior em sua história evolutiva. Atualmente, apesar de haver uma tendência em acreditar que os sistemas biológicos eram sistemas abertos ou semiabertos inicialmente, não podemos descartar a possibilidade oposta. Um dos principais argumentos contra um sistema compartimentalizado inicial é que, nas linhagens celulares basais, Archaea e Bacteria, o sistema de compartimentalização é formado por lipídios diferentes em tipo e estrutura. Isso sugere que eles podem ter surgido independentemente após a separação desses dois grupos ou que esse evento seria o passo inicial para a separação das linhagens.

O modelo de uma origem com um sistema aberto vem sendo bastante discutido e tem como base uma proposição do microbiologista americano Carl Woese, que, ainda na década de 1970, sugeriu que os sistemas biológicos funcionavam como comunidades de estruturas semiabertas antes do surgimento das células. Consideradas quasi-espécies, essas comunidades mantinham intensa troca de informação e eram formadas por unidades denominadas progenotos. Nesse



modelo, as rotas metabólicas poderiam funcionar de forma semi-integrada, estando em diferentes quasi-espécies que se comunicavam. À medida que essas estruturas foram aumentando sua interdependência, as rotas foram se integrando e a compartimentalização de diversas quasi-espécies em conjunto levou à formação das primeiras estruturas conhecidas como células. Vários autores sugerem, ainda, que os vírus podem ter surgido nesse momento, e que a diferença entre eles e as células seria, inicialmente, a cooptação dos ribossomos em sua estrutura compartimentalizada.

Alguns pesquisadores acreditam que, na origem dos organismos, é preciso separar os que possuem ribossomos (células) daqueles que contêm capsídeo (vírus). O processo de compartimentalização foi de extrema importância na história da vida por permitir uma maior integração entre rotas metabólicas, assim como o estabelecimento de linhagens — processo essencial para a estruturação da vida no planeta e sua diversificação.

### Considerações finais

O avanço da ciência do funcionamento dos sistemas biológicos tem aberto novos olhares sobre a história da vida. Como não poderia ser diferente, o campo que estuda a origem da vida tem tido, nas últimas décadas, avanços inestimáveis. Hoje, podemos sintetizar compostos biológicos a partir de compostos mais simples em simulações de condições primitivas do nosso planeta. Podemos, também, formular hipóteses cada vez mais próximas da realidade para entender como esse complexo fenômeno se estruturou. Entretanto, apesar de todos os avanços, ainda estamos longe de uma explicação final do processo. O que pode ser visto por alguns como um motivo de desalento, deve, na verdade, ser visto como um combustível de extrema potência: permite que abordagens novas sejam utilizadas e que outros olhares sejam incorporados. A pluralidade de visões é o que possibilita termos uma noção mais completa deste belíssimo e intrigante quadro.

### Sugestões de leitura

Vital dust: The origin and evolution of life on earth, de C. de Duve - 1995, Basic Books

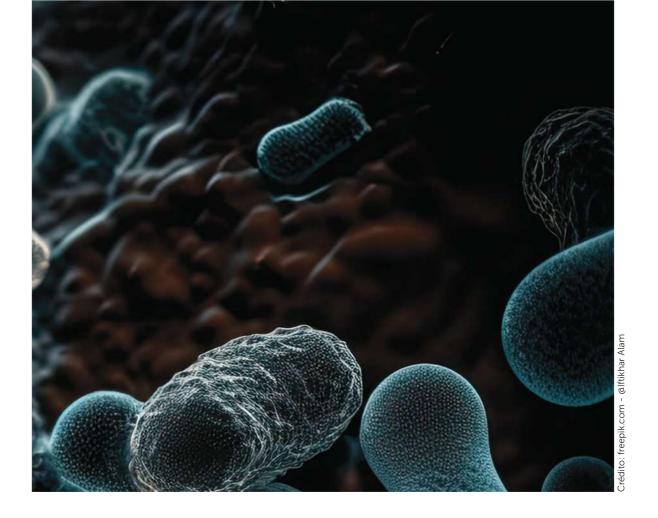
A emergência dos sistemas biológicos: Uma visão molecular sobre a origem da vida, de S.T. Farias e F. Prosdocimi - 2019, Artecom-Ciência

A emergência da vida. Das origens químicas a biologia sintética, de P.L. Luisi - 2013, EDUSP

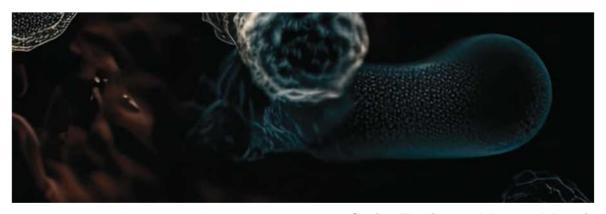
**Ab Initio. Origem da vida e evolução**, de F.D. Rumjanek - 2009, Vieira & Lent

O que é vida? O aspecto físico da célula viva, de E. Schrödinger - 2007, Editora UNESP





# O último ancestral universal comum – LUCA e a árvore da vida



Carlos Frederico Martins Menck

Instituto de Ciências Biomédicas, Universidade de São Paulo (USP)

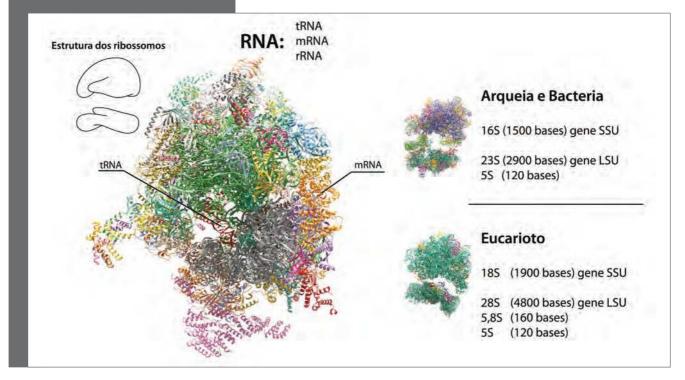
Marie-Anne Van Sluys

Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo (USP)

fato que a busca por diferenças e semelhanças entre os seres · vivos contribuiu (e ainda contribui) para a compreensão do processo de evolução da vida. Quantas células e organismos diferentes existem na Terra? Se usarmos como exemplo o corpo humano, temos mais de um trilhão de células, divididas em mais de 200 tipos delas, em cada um de nós. Quanto aos organismos, conhecemos apenas pouco mais de dois milhões deles – um número ainda pequeno, apesar de parecer significativo. Mesmo nessa diversa imensidão, há similaridades: todas as células apresentam estruturas comuns, como a membrana celular (que as isola do meio externo), os mecanismos de produção de energia química e um metabolismo de herança e de síntese proteica.

Outra característica comum às células é a presença de DNA (ácido desoxirribonucleico), a molécula que armazena a informação genética. Formado por duas fitas com bases nitrogenadas (representadas pelas letras A, C, T e G), o DNA se replica mantendo o código genético. Esse processo também é idêntico em todas as células. Basicamente, as informações contidas na molécula de DNA são transcritas para uma molécula de RNA (ácido ribonucleico), responsável pela síntese de nossas proteínas. É como se o RNA fizesse uma leitura do DNA, copiando as informações. Essa cópia é feita por meio de um código: a cada três bases nitrogenadas, temos um códon. Cada códon se traduz em um aminoácido, que é um pedacinho de uma proteína. Quem faz essa tradução é uma estrutura especializada chamada ribossomo. Apesar de não serem sempre idênticos, os ribossomos são conservados em todas as células de todos os organismos conhecidos (figura 1).

Figura 1. Ribossomos, a central da tradução do código genético. Os ribossomos são estruturas celulares altamente conservadas entre os três domínios da vida celular (Bacteria. Arqueia e Eucariotos) onde ocorre a noácidos, os constituintes das proteínas. A sua estrutura é sempre formada por uma subunidade grande (LSU) e uma subunidade culas especiais de RNA se encontram: mRNA rRNA (r: ribossomal). (Fonte: Estrutura dos



Todas essas "coincidências" chamaram a atenção de diversos pesquisadores, o que resultou na elaboração de uma hipótese de que todos os organismos têm um ancestral comum, universal. Este organismo ficou conhecido como LUCA, um acrônimo de *Last Universal Common Ancestor*, ou último ancestral comum universal.

Mais especificamente, o LUCA teria sido um tipo de organismo unicelular que existiu em algum momento na superfície da Terra antes da aparição dos organismos celulares de que temos conhecimento hoje. Ele já continha DNA como material genético e a síntese proteica também ocorria pela ação de ribossomos. Um ponto essencial nesta história é o fato que o LUCA é uma célula que tinha metabolismo e se dividia e, portanto, foi criando uma população de LUCAs. O processo

de divisão celular causou mutações no material genético, provocando pequenas ou grandes modificações no DNA. O resultado é a geração de células com características diferentes. Aquelas mais adaptadas ao ambiente sobreviveram por meio da seleção natural e, com isso, foram geradas as primeiras espécies de organismos do planeta. Essas espécies ancestrais, por sua vez, evoluíram dando origem a outras células e, consequentemente, novas espécies, e assim sucessivamente até chegarmos à biodiversidade que conhecemos hoje.

Apesar das muitas semelhanças encontradas entre as células, há uma diferença significativa: existem exemplares sem núcleo (procariotos) e com núcleos (eucariotos). Ainda assim, as similaridades na transmissão da herança são consideradas evidências muito fortes de que esse ancestral comum de fato existiu na Terra em algum momento entre 3,5 e 4 bilhões de anos atrás. Se fosse possível fazer uma viagem ao passado, reconheceríamos que o LUCA é universal, ou seja, é o último ancestral comum a todos os organismos conhecidos, sejam bactérias, protozoários, plantas, elefantes e, é claro, seres humanos. Na figura 2, apresentamos alguns exemplos de organismos unicelulares, mostrando diferentes tipos, mas com as similaridades apontadas acima.

Figura 2. A-B - Algas azuis e verdes. As azuis são do grupo de Cianobacteria (Bacteria) e as verdes são eucariotos do grupo de Chlorophyta (Fonte: Marie-Anne Van Sluys); C - Um eucarioto ciliado visto ao microscópio ótico (Fonte: Marie-Anne Van Sluys); D - Outro exemplo de eucarioto ciliado visto ao microscópio ótico (Fonte: Marie-Anne Van Sluys); E - Um eucarioto unicelular (*Lacrymaria*) visto ao microscópio ótico sem flagelo (Fonte: Marie-Anne Van Sluys); F - Bactéria *Xanrhomonas albilineans*. É possível observar os flagelos da célula (Fonte: Elliot Kitajima); G - Bactéria *Escherichia coli*. Bacteriófagos do grupo dos siphoviridae (Fonte: Elliot Kitajima); H - Um eucarioto flagelado: *Herpetomonas samuelpessoai*. (Fonte: Elliot Kitajima)

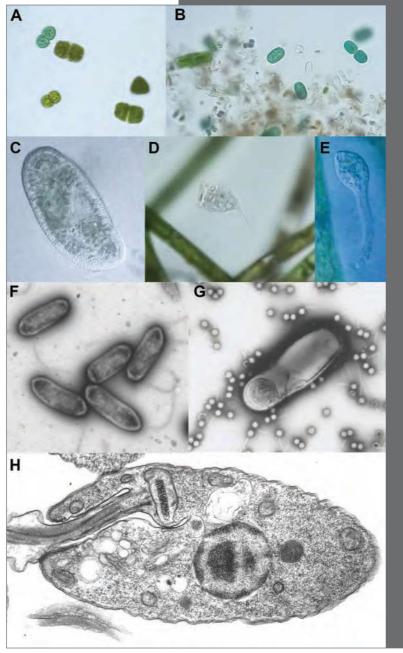
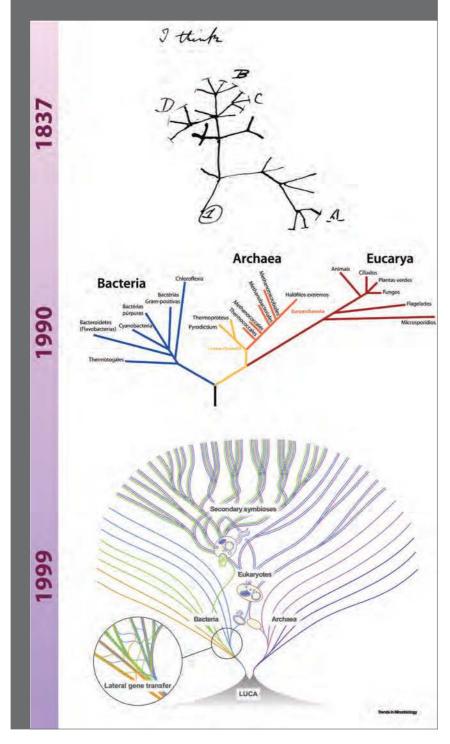


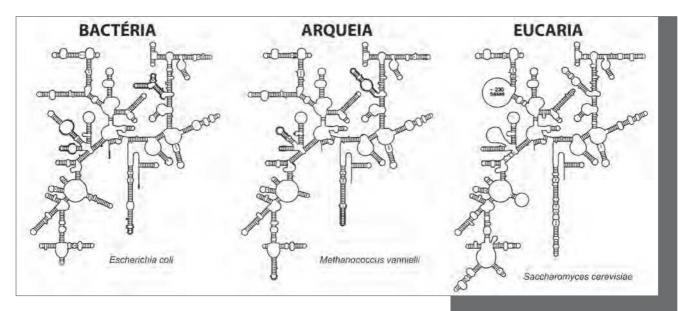
Figura 3. Representações da árvore da vida. Em 1837, Darwin propõe que os organismos natural em linhagens distintas A, B, C e D. Em 1990, Woese e colaboradores propõem que a vida celular está organizada em apenas 3 domínios e sugerem a existência de um ancestral comum (LUCA). Mais recentemente, em **1999**, vários trabalhos corroboram a organização horizontal entre os domínios. A transferência genética horizontal (TGH) é evidenciada por sição por endossimbiose das organelas mitocôndria e cloroplastos.(Fonte: 1837 - imagem cedida pela *Cambridge University Library*, todos os direitos reservados; 1990 - adaptado do CC-BY-NC-ND)



As próprias análises das sequencias de DNA e RNA mostram como, ao menos em termos de genética, as várias espécies que conhecemos hoje não são assim tão diferentes. Na década de 1970, os americanos Carl Woese e George E. Fox, estudando microrganismos, iniciaram o processo de seguenciamento do gene que codifica o RNA ribossômico (rRNA, no caso, foram analisados o RNA 5S e o rRNA 16S). Ao comparar as sequências de RNA dos diferentes organismos, eles rapidamente perceberam que havia grande similaridade e conservação das bases nitrogenadas. Na prática, eles encontraram padrões bastante definidos, indicando origens comuns ou homologias.

Nessas comparações, no entanto, eles observaram que alguns organismos apresentavam um padrão diferente daquele de bactérias mais conhecidas. Notadamente, esse grupo distinto de bactérias apresenta diferentes metabolismos (por exemplo, algumas eram metanogênicas) ou são capazes de sobreviver em condições ambientais extremas (como altas temperaturas ou alta salinidade). Esses organismos foram, então, batizados de arqueobactérias, mas atualmente são conhecidos apenas como arqueias (Archaea). Woese e Fox se basearam nas diferenças encontradas entre as sequências genéticas desses organismos para elaborar uma hipótese evolutiva, e propuseram que as arqueias são tão distantes das bactérias quanto dos eucariotos. Como resultado desta abordagem comparativa, entenderam que a vida celular na Terra está organizada em três grandes domínios: Bactérias, Arqueias e Eucaria (figura 3). Em outras palavras, a árvore da vida na Terra está organizada em três ramos. Segundo a dupla de pesquisadores, a alta similaridade entre os domínios, que propiciou a comparação das sequências genéticas, deve-se a uma origem única, o que confirma a hipótese de que haveria um LUCA, que eles chamaram de progenota.

Como os ribossomos são comuns a todos os domínios celulares, a análise de seus genes permite conhecer a história evolutiva de todos os organismos celulares conhecidos. Na figura 4, estão esquematizadas as estruturas secundárias dos RNAs ribossômicos de exemplares de cada um dos três domínios da árvore da vida. Fica claro que, apesar das diferenças encontradas nas sequências primárias dessas moléculas, a sua estrutura secundária guarda extrema semelhança – certamente, essa similaridade está relacionada à importante função desempenhada pelos ribossomos nas células.



A continuação dos estudos com sequenciamento genético contribuiu em muitos aspectos para a compreensão da evolução da vida em nosso planeta. Afinal, os genes carregam nossa herança ancestral e, portanto, nossa história! Um dos aspectos científicos que o trabalho de sequenciamento do gene que codifica o rRNA conseguiu confirmar de forma categórica foi a origem das organelas (como mitocôndrias e cloroplastos) por endossimbiose - quando um organismo passa a viver no interior de outro. A ideia havia sido proposta anteriormente, em 1967, pela bióloga americana Lynn Margulis, que defendeu que as mitocôndrias e os cloroplastos teriam sido originados por meio da endossimbiose. Nessa proposta, células procarióticas teriam habitado no interior de células eucarióticas, onde se especializaram para promover a respiração (mitocôndria) ou fotossíntese (cloroplastos). Essas organelas ainda guardam um genoma próprio e codificam seu próprio RNA ribossômico. Com isso, o grupo de Woese conseguiu demonstrar que, de fato, o rRNA de mito-

Figura 4. Representação da estrutura secundária da subunidade pequena do gene ribosomal (SSU) que motivou, de um lado, a proposta da linhagem Arqueia independente de Bacteria e mais próxima dos eucariotos no artigo de Woese e Fox (1977), e, posteriormente, pela sua semelhança, a unificação das linhagens da vida celular em 3 domínios com um ancestral com (LUCA). (Fonte:

côndrias apresenta homologia com proteobactérias alfa, enquanto o rRNA dos cloroplastos apresenta homologia com as cianobactérias, e ambos diferem do rRNA codificado pelo núcleo, que é eucarioto. Essas evidências confirmaram a teoria endossimbiótica, assim como indicaram um ramo especial das bactérias, que está na origem destas organelas.

O sequenciamento em larga escala de genomas de diferentes organismos, iniciado na década de 1990, abriu enormes possibilidades de estudos de relações evolutivas entre os diferentes organismos da Terra. De fato, a leitura do sequenciamento é como lermos um livro de história, mostrando a relação próxima entre os organismos através do estudo de filogenia. A filogenia molecular possibilitou entender relações entre espécies próximas ou distantes, trazendo um cenário mais claro da história evolutiva dos diferentes organismos e suas relações de parentesco.

É curioso notar que alguns genes simplesmente não seguem a herança determinada pela filogenia obtida a partir das sequências de rRNAs. Exemplo interessante é a transferência de genes do genoma das organelas (mitocôndria e cloroplasto) para o núcleo da célula. Essa transferência pode ser observada pela análise de filogenias moleculares, na qual alguns genes do núcleo parecem deslocados (sendo similares a genes de bactérias). Outro exemplo frequentemente observado é a mobilização de genes de resistência a antibióticos entre bactérias, o que possibilita a sobrevivência – e, portanto, seleção natural – das bactérias mesmo na presença dessas substâncias. A esse fenômeno dá-se o nome de transferência genética horizontal (TGH). Um outro exemplo interessante consiste nos genes do metabolismo do aminoácido triptofano para síntese de NAD (importante fonte de energia nas células) encontrados nas bactérias do gênero Xanthomonas. Alguns genes da via metabólica são homólogos aos de eucariotos, e não são encontrados em outras bactérias da mesma família do grupo de Xanthomonadales, que sintetizam NAD a partir de um outro aminoácido, o ácido aspártico, como a maior parte de bactérias. Provavelmente, as bactérias Xanthomonas receberam esses genes de algum eucarioto (talvez plantas infectadas por elas), e simplesmente perderam a via metabólica presente na maioria das bactérias. Essa troca de genes entre espécies (e às vezes famílias ou domínios) é observada principalmente entre procariotos, mas pode ocorrer em todos organismos. Por meio de ensaios de bioinformática e estudos em mais de 600 genomas de procariotos, foi possível avaliar que esse tipo de transferência genética é responsável por cerca de 15% dos genomas de bactérias ou arqueias, ou seja, seus genomas são mosaicos de vários outros. Além disso, a função desses genes corresponde, em geral, a fatores que resultam na interação dos microorganismos com o meio ambiente. Esse fenômeno é exatamente o esperado para genes que podem ajudar espécies de

microorganismos a se adaptar a ambientes novos, por meio de processos de seleção natural.

A demonstração da ocorrência frequente de TGH mostrou um novo viés sobre as formas como os organismos evoluem – neste caso, permitindo a troca de material genético entre espécies distintas. Esses eventos devem ter contribuído decisivamente para a formação dos primeiros genomas e espécies dos primeiros procariotos ancestrais. Com isso, há propostas de que a árvore da vida, mesmo que com um único tipo de material genético e metabolismo de síntese proteica, pode ter tido várias raízes, e que as trocas continuam a contribuir com a evolução das novas espécies, como ilustrado na figura 3.

Conhecidos como "sequenciamento de nova geração", estudos recentes de sequenciamento de DNA permitiram aumentar exponencialmente o acesso ao DNA direto no meio ambiente, sem que fosse preciso manter os organismos em laboratório. Trata-se da metagenômica ou e-DNA. Essa tecnologia facilitou a identificação de genes de espécies que ainda não eram conhecidas, em parte pela impossibilidade de cultivar esses organismos em laboratórios. Curiosamente, essas novas abordagens sugerem que, talvez, o grupo de bactérias seja mais diverso e que os eucariotos sejam mais próximos das arqueias. Esses novos dados instigam várias novas questões científicas, cuja beleza será buscar formas de testá-las para compreender, com ainda mais detalhes, de que forma a vida evoluiu na Terra.

#### Referências

HUG, L.A., BAKER, B.J., ANANTHARAMAN, K., BROWN, C.T., PROBST, A.J., CASTELLE, C.J., BUTTERFIELD, C.N., HERNSDORF, A.W., AMANO, Y., ISE, K., SUZUKI, Y., DUDEK, N., RELMAN, D.A., FINSTAD, K.M., AMUNDSON, R., THOMAS, B.C., BANFIELD, J.F. A new view of the tree of life. **Nature Microbiology**, 1:16048, 2016.

LEWIN, H.A., ROBINSON, G.E., KRESS, W.J., BAKER, W.J., CODDINGTON, J., CRANDALL, K.A., DURBIN, R., EDWARDS, S.V., FOREST, F., GILBERT, M.T.P., GOLDSTEIN, M.M., GRIGORIEV, I.V., HACKETT, K.J., HAUSSLER, D., JARVIS, E.D., JOHNSON, W.E., PATRINOS, A., RICHARDS, S., CASTILLA-RUBIO, J.C., VAN SLUYS, M.A., SOLTIS, P.S., XU, X., YANG, H., ZHANG, G. Earth BioGenome Project: Sequencing life for the future of life. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 115(17):4325-4333, 2018.

LIMA, W.C., VARANI, A.M., MENCK, C.F. NAD biosynthesis evolution in bacteria: lateral gene transfer of kynurenine pathway in Xanthomonadales and Flavobacteriales. **Mole** 

cular Biology and Evolution, 26(2):399-406, 2009

PAQUOLA, A.C.M., ASIF, H., PEREIRA, C.A.B., FELTES, B.C., BONATTO, D., LIMA, W.C., MENCK, C.F.M. Horizontal Gene Transfer Building Prokaryote Genomes: Genes Related to Exchange Between Cell and Environment are Frequently Transferred. **Journal of Molecular Evolution**, 86(3-4):190-203, 2018

SAGAN, L. On the origin of mitosing cells. **Journal of Theoretical Biology**, 14(3):255-274, 1967.

WOESE, C.R., FOX, G.E. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 74(11):5088-5090, 1977.

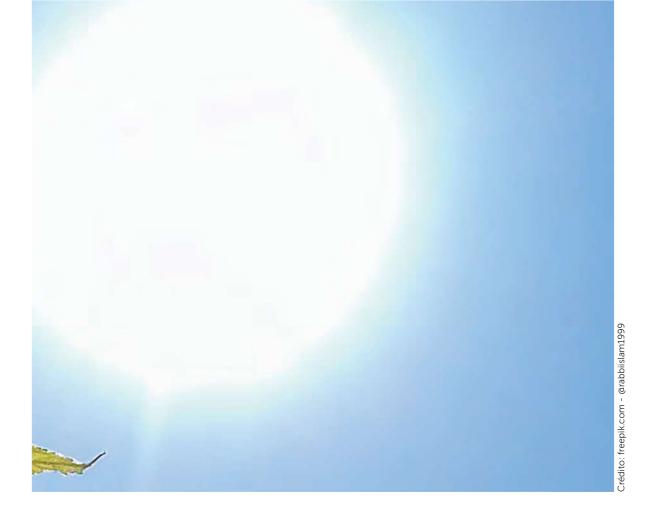
YANG, D., OYAIZU, Y., OYAIZU, H., OLSEN, G.J., WOESE, C.R. Mitochondrial origins. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 82(13):4443-4447, 1985.

### Sugestões de leitura

**Life on Earth** - Tree of Life Web Project - http://contribute.tolweb.org/Life\_on\_Earth/1

TimeTree 5: An Expanded Resource for Species Divergence Times, de S. Kumar, M. Suleski, J.E. Craig, A.E. Kasprowicz, M. Sanderford, M. Li, G. Stecher e S.B. Hedges - http://timetree.org/





## Produção de oxigênio:

origem e evolução da fotossíntese — e suas implicações para o planeta



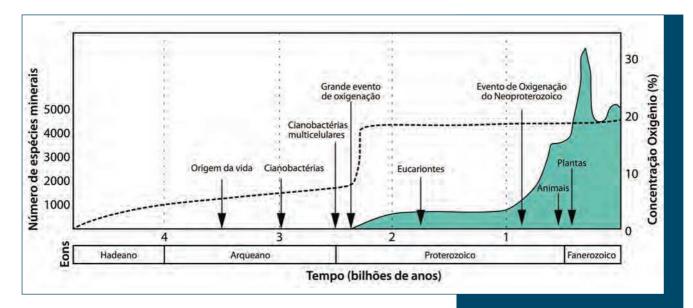
Alfredo Leonardo Porfírio-Sousa Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo (USP)

Daniel José Galafasse Lahr Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo (USP)

o longo de sua história, o planeta Terra reuniu características geológicas, físicas e químicas que possibilitaram a origem, manutenção e diversificação da vida. De fato, a possibilidade de se encontrar vida fora da Terra é sempre revigorada ao se descobrir, em outros planetas, indícios de água líquida e outras características físico-químicas que estão intimamente relacionadas à vida como a conhecemos. Ao mesmo tempo, a vida não se mantém e se diversifica apenas com a influência de fatores abióticos. Trata-se de uma via de mão dupla: desde sua origem, os seres vivos também exercem influência sobre diversas características da Terra — e da própria vida. Entende-se, portanto, que as esferas abiótica e biótica do nosso planeta são indissociáveis, e eventos de grande porte que acontecem em uma esfera possuem amplos reflexos na outra.

Entre as atividades biológicas evolutivas que mais impactaram a Terra e a vida está a fotossíntese produtora de oxigênio. Quando o planeta foi formado, há cerca de 4,5 Ga (bilhões de anos), a atmosfera primitiva que se desenvolveu naquele momento tinha características redutoras: o oxigênio em forma gasosa (O<sub>2</sub>) não existia. Uma evidência disso é o fato de que rochas sedimentares mais velhas do que 2,4 Ga são abundantemente compostas por pirita, uraninita e siderita. Esses três minerais são facilmente oxidados, mesmo por quantidades ínfimas de oxigênio. Assim, não teriam sido conservados caso O<sub>2</sub> estivesse presente no ambiente terrestre. A composição da atmosfera mudou drasticamente a partir de 2,4 Ga atrás, período em que ocorreu o Grande Evento de Oxigenação (GEO, ou Great Oxygenation Event, em inglês) da Terra, acarretado pela contínua liberação e acúmulo de O<sub>3</sub>. O gás começou a ser produzido pelas cianobactérias há 2,9 Ga como subproduto da fotossíntese.

Graças à integração de conhecimentos adquiridos a partir de estudos da diversidade e história evolutiva da vida, combinando análises geocronológicas, paleontológicas, moleculares e filogenéticas, podemos, hoje, inferir eventos geológicos e evolutivos que ocorreram há bilhões de anos (figura 1). É como se estivéssemos lançando mão de uma máquina do tempo. Assim, somos capazes de compreender como a evolução biológica permitiu a origem e a diversificação da fotossíntese produtora de oxigênio e seus diversos desdobramentos. Vale lembrar que, além da fotossíntese produtora de oxigênio, existe a fotossíntese não-produtora de oxigênio — esta é realizada por algumas bactérias e arqueias. No processo, a substância doadora de elétrons é o sulfeto de hidrogênio (H<sub>2</sub>S), e não a água. Nesses casos, ocorre a produção de enxofre elementar (S) em vez de O<sub>2</sub>. É possível que esse tipo de fotossíntese seja mais antigo que a fotossintese produtora de oxigênio.



# Origem e diversificação da fotossíntese produtora de oxigênio

A diversidade de seres vivos que surgiu desde a origem da vida é fruto da evolução. Em poucas palavras, podemos dizer que evolução nada mais é do que a transformação, ao longo do tempo, de características herdáveis. Ou, como posto por Darwin, a evolução é a descendência com modificações. Em uma escala de tempo evolutivo, ao longo de milhares, milhões e bilhões de anos (ou meses para vírus e bactérias que apresentam tempo curto de gerações), o processo de herança com modificações leva à diversificação da vida. Naturalmente, a origem e a diversificação da fotossíntese são frutos do processo evolutivo.

Todo ser vivo tem duas necessidades básicas para sobreviver: energia química para alimentar as diversas atividades celulares, e compostos orgânicos para armazenar energia e constituir as estruturas celulares. A fotossíntese é um dos metabolismos capazes de suprir ambas essas necessidades. Muito provavelmente, entre a origem da vida e a origem dos primeiros organismos fotossintetizantes (fototróficos), a quimiotrofia foi o principal metabolismo energético utilizado pela vida em nosso planeta. Os organismos quimiotróficos são capazes de obter a energia química necessária e sintetizar compostos orgânicos a partir da transformação de alguma fonte de carbono e da energia liberada pela quebra de ligações químicas (por exemplo, ligações de H<sub>2</sub>). Já os organismos fotossintetizantes, que chegaram mais tarde, geram sua energia e sintetizam compostos orgânicos transformando alguma fonte de carbono (como o CO<sub>2</sub>) e a energia da luz do sol.

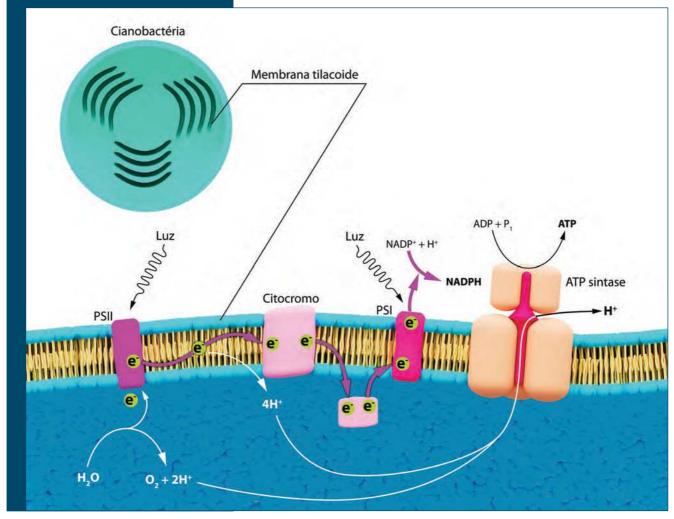
Atualmente, conhecemos oito grandes grupos de bactérias e diversos grupos de organismos eucariontes (que possuem células com

Figura 1. Eventos geoquímicos e evolutivos ao longo do tempo geológico, com enfoque no surgimento de alguns grupos de organismos, diversificação mineralógica (linha tracejada) e variação da concentração de oxigênio (linha contínua) no planeta Terra. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)

Figura 2. Esquema simplificado da membrana do tilacoide das cianobactérias. Sistema de membranas internas, o tilacoide é a estrutura celular responsável pela fotossíntese nesses organismos. Estimulado pela energia da luz solar, o fotossistema II (PSII) recebe o elétron (e-) doado pela água, que será transportado entre as demais proteínas e cofatores do sistema. O transporte de elétrons gera o acúmulo de íons H+ no interior dos tilacoides, e esses íons são subsequentemente expulsos dos tilacóides pela ATP sintase (complexo de proteínas), processo que acarreta na síntese de ATP. O destino final dos elétrons são moléculas aceptoras: no caso da fotossíntese, o NADP+, que é reduzido para NADPH. O oxigênio é liberado como subproduto do processo de fotossíntese de organismos que utilizam moléculas de água como doadoras de elétrons. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)

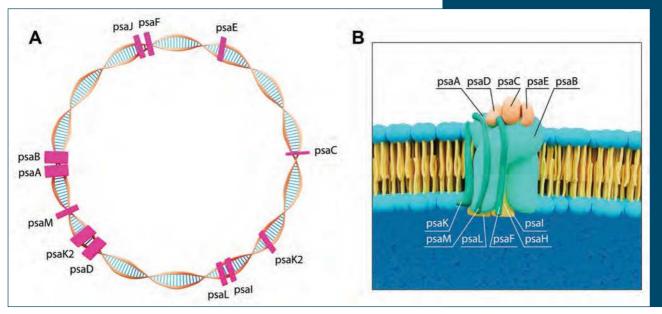
núcleo e organelas) fotossintetizantes. A capacidade desses organismos de realizar fotossíntese está relacionada a diversas reações químicas realizadas por conjuntos de proteínas que compõem os fotossistemas — complexos denominadas PSI e PSII que, por meio do transporte de elétrons, produzem substâncias que armazenam energia. Outras proteínas e moléculas também constituem as células desses organismos (figura 2).

Na bioquímica, podemos resumir a fotossíntese como um processo que envolve o transporte de elétrons entre as proteínas e moléculas. A energia desse transporte de elétrons é utilizada para a geração e armazenamento de energia química em forma de ATP e NADPH. Essas moléculas servem como combustível para as células, e podem ser utilizadas pelo organismo para viabilizar atividades celulares e a síntese de compostos orgânicos. Para que todo esse processo ocorra, é preciso que elétrons de moléculas doadoras (como H<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>S e H<sub>2</sub>O) sejam transferidos para os fotossistemas. E essa transferência é promovida pela energia da luz do sol (figura 2). Assim, em última análise, a fotossíntese é a transformação de energia luminosa em energia química.



Aos olhos da evolução, a fotossíntese está diretamente relacionada à origem e diversificação dos genes que codificam as proteínas dos fotossistemas. Enquanto o fotossistema I (PSI) de alguns organismos é constituído por aproximadamente dez proteínas, o fotossistema II (PSII) é constituído por 20 proteínas (e dezenas de cofatores substâncias que viabilizam o funcionamento de enzimas — também integram cada um desses sistemas). Ao longo da evolução da fotossíntese, destacaram-se recorrentes eventos de duplicação gênica e modificação de seguências nucleotídicas (como mudanças na quantidade e ordem dos nucleotídeos adenina, timina, citosina e guanina, que compõem os genes). Análises comparativas dos genomas de diversos organismos fotossintetizantes demonstram que muitos dos genes implicados nos fotossistemas surgiram no grupo das bactérias a partir de duplicações gênicas. Essas duplicações deram origem a novas cópias de genes que, em genomas de gerações ancestrais, estavam presentes apenas em cópia única (figura 3). Além do aumento da quantidade de cópias de alguns genes, as sequências nucleotídicas que os compõem mudaram ao longo do tempo. O acúmulo dessas mudanças pode acarretar, entre outros efeitos, a aquisição de novas funções por parte das novas cópias dos genes — um processo chamado neofuncionalização gênica, com a codificação de proteínas com características e capacidades inéditas. Foi assim, por exemplo, que os próprios fotossistemas surgiram. Esse cenário evolutivo explica, em parte, como teria surgido a fotossíntese. Mas como foi que ela se espalhou por grupos de bactérias e de organismos eucariontes?

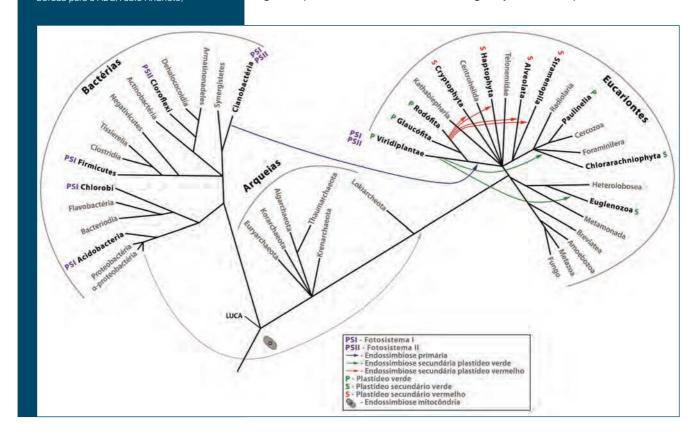
Figura 3. A - Representação da localização dos genes que codificam as proteínas constituintes do fotossistema I no genoma de uma cianobactéria. Assim como outros grupos de bactérias, cianobactérias têm cromossomos circulares. Diversos desses genes surgiram por meio de eventos de duplicação gênica. B - Representação do fotossistema I na membrana do tilacoide de cianobactéria. A estrutura é constituída por um conjunto de proteínas codificadas por genes do organismo. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)



Mais um conjunto de eventos evolutivos explicam como a fotossíntese passou a integrar diferentes linhagens. A maioria dos grupos de bactérias fotossintetizantes conhecidas utilizam ou o fotossistema I ou o fotossistema II para realizar fotossíntese — apenas o grupo

Figura 4. Representação da árvore da vida considerando o grupo das Arqueias, Bactérias e Eucariontes, com indicação de qual fotossistema é responsável pela fotossíntese em alguns dos grupos de bactérias fotossintetizantes. Setas representam os eventos de endossimbiose que deram origem a eucariontes fotossintetizantes. A origem dos eucariontes envolveu um evento de endossimbiose entre um grupo de arqueias (hospedeiro ancestral) e uma Alphaproteobacteria (endossimbionte), que deu origem às mitocôndrias dos eucariontes, representado pela seta cinza. LUCA (do inglês, Last Universal Common Ancestor) representa o último ancestral universal comum de todos os seres vivos. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)

das cianobactérias dispõe de ambos os fotossistemas, utilizando-os de forma integrada (figura 4). Dada a distância evolutiva entre esses diversos grupos de bactérias, ou seja, dado que não compartilham um ancestral comum exclusivo do qual teriam herdado a capacidade fotossintética, infere-se que a capacidade de realizar fotossíntese foi adquirida independentemente por diferentes grupos de bactérias. Isso ocorreu por meio de eventos de transferências lateral (ou horizontal) de genes. A transferência lateral de genes é um processo recorrente ao longo da diversificação do grupo das bactérias, e permite que porções do material genético de um organismo sejam transferidas a outros que não sejam de sua descendência. Muito provavelmente, foi por meio desse processo que os ancestrais de várias linhagens atuais de bactérias fotossintetizantes adquiriram genes codificadores de proteínas de fotossistemas. Uma vez adquiridos, esses genes passam a ser transmitidos a gerações subsequentes.



No caso das linhagens de eucariontes que realizam fotossíntese (as algas vermelhas, marrons, verdes e as plantas), a capacidade fotossintética foi adquirida por meio de um evento de endossimbiose entre uma cianobactéria e o ancestral comum e exclusivo das Archaeplastida — grupo constituído pelas Rodófitas (algas vermelhas), Glaucófitas (algas verdes-azuladas) e Viridiplantae (algas verdes + plantas). Basicamente, a endossimbiose ocorre quando dois grupos de organismos estabelecem uma relação mutuamente benéfica na qual um é o hospedeiro e o outro o endossimbionte (organismo menor, que passa a viver dentro do hospedeiro). Com o passar do tempo,

essa relação se torna irreversível. O casamento entre o ancestral das Archaeplastida (hospedeiro) e uma cianobactéria (endossimbionte) deu origem ao cloroplasto (organela fotossintetizante das Archaeplastida). A partir desse evento, que é chamado de endossimbiose primária, a história evolutiva dos eucariontes viu subsequentes endossimbioses secundárias. Junções entre rodófitas (endossimbionte) e os ancestrais das Criptófitas, Haptófitas, Alveolata e Stramenopila (hospedeiros), e entre algas verdes (endossimbionte) e os ancestrais de Chlorarachniophyta e Euglenozoa (hospedeiros), deram origem à grande diversidade de grupos fotossintetizantes dentro dos eucariontes.

Voltando às cianobactérias, além de possuírem os dois fotossistemas (PSI e PSII), elas apresentam outra peculiaridade: são o único grupo de bactérias que realiza fotossíntese produtora de oxigênio. Ou seja, liberam O2 como subproduto desse processo. Estima-se que esse tipo de fotossíntese teve origem há aproximadamente 2,9 bilhões de anos (figura 1), quando as cianobactérias surgiram. A capacidade de liberação de oxigênio por esses organismos está diretamente relacionada ao fato de que eles conseguem utilizar moléculas de água como doadoras de elétrons. Esse uso da água nem sempre existiu: foi adquirido por meio de eventos nos genes (como o aumento do número de cópias e alterações de sequências nucleotídicas) que codificam as proteínas do fotossistema II, culminando em mudanças estruturais e funcionais dessas proteínas. Isso ocorreu apenas no ancestral das cianobactérias — outros grupos de bactérias utilizam moléculas como H<sub>2</sub> e H<sub>2</sub>S. A doação de elétrons por múltiplas moléculas de água ao fotossistema II, que é promovida pela absorção da energia luminosa do sol, acarreta a liberação de H+, que é utilizado pelos organismos na síntese de ATP, e O2, que é liberado para o ambiente como subproduto (figura 2). Desde a origem da fotossíntese que libera oxigênio, as cianobactérias — e, posteriormente, os eucariontes fotossintetizantes — vêm lançando O2 continuamente no ambiente terrestre. A liberação e o acúmulo de O<sub>2</sub>, uma molécula altamente reativa, oxidante e potencialmente tóxica para a vida, exerceu e exerce influências globais significativas na Terra e na vida, que, até então, haviam se desenvolvido e evoluído em um contexto anóxico redutor.

### Impactos do oxigênio na geoquímica da Terra

A liberação de  $O_2$  a partir da fotossíntese causou diversas mudanças em características geoquímicas da Terra. No início desse processo, há 2,9 bilhões de anos, o  $O_2$  liberado encontrava um ambiente repleto de potenciais redutores como pirita (FeS<sub>2</sub>), H<sub>2</sub>, CO, CH<sub>4</sub>, H<sub>2</sub>S e carbono orgânico — todos rapidamente oxidados pelo  $O_2$ . Esse cenário de oxidação, com o consumo imediato do oxigênio que ficava disponível,



permaneceu vigente por pelo menos algumas centenas de milhares de anos e representou o primeiro impacto da presença desse gás na Terra. No entanto, com a diminuição da disponibilidade de redutores e um aumento da capacidade produtiva de O<sub>2</sub> pelas cianobactérias provavelmente devido à diversificação desse grupo e ao surgimento de cianobactérias multicelulares há aproximadamente 2,5 Ga (figura 1) ocorreram mudanças drásticas. Foi nesse período que o O2 começou a se acumular no ambiente terrestre, culminando no Grande Evento de Oxigenação (GEO) que ocorreu entre 2,3 e 2,4 Ga atrás. No GEO, a atmosfera terrestre chegou a concentrações de  $\mathrm{O}_{\scriptscriptstyle{2}}$  equivalentes a 1 ou 2% do nível atual, quantidade suficiente para oxidar e transformar drasticamente aspectos geoquímicos da Terra. Até então, a Terra era constituída por aproximadamente 1500 espécies minerais (figura 1), muitas das quais passíveis de serem oxidadas em múltiplos estados. De fato, estima-se que a disponibilidade de O<sub>2</sub> garantida pela atividade fotossintética das cianobactérias foi responsável pelo surgimento de mais da metade dos cerca de 5 mil minerais conhecidos hoje, obtidos a partir da oxidação de diversos minerais e elementos pré-existentes em diferentes espécies. Exemplos são a uraninita, que apresenta cerca de 200 espécies oxidadas diferentes, e o cobre, que apresenta aproximadamente 250 espécies. O papel central do O2 na diversificação mineralógica é um dos exemplos marcantes que demonstram a influência que a vida tem exercido sobre a Terra.

### Impactos do oxigênio na evolução da vida

A liberação de O<sub>2</sub> no ambiente terrestre também causou drásticas mudanças na vida. Antes da origem da fotossíntese produtora de oxigênio, os organismos haviam se diversificado em um ambiente anóxico (sem a presença do gás), e suas células e metabolismos eram potencialmente incompatíveis com a alta capacidade oxidativa do oxigênio gasoso. De fato, inclusive para os primeiros organismos capazes de realizar esse tipo de fotossíntese, o O2 era uma ameaça dado o seu grande potencial de gerar estresse oxidativo. O gás pode reagir e oxidar diversos tipos de moléculas que compõem as células, como proteínas, lipídios e até mesmo o material genético, podendo causar danos aos organismos. Nesse contexto, o O2 surgiu como uma nova pressão seletiva bastante relevante a partir do GEO: por um lado, causou a extinção de boa parte da diversidade da vida da época, por outro, selecionou linhagens de organismos que tinham certa capacidade de lidar com aquela nova ameaça. As linhagens que eram sensíveis ao gás não tiveram alternativa à extinção em massa senão habitar refúgios anóxicos que permaneceram pobres em oxigênio. Até hoje, uma grande diversidade de organismos anaeróbios obrigatórios não sobrevivem a exposições prolongadas a oxigênio, e vivem em ambientes anóxicos. Já as linhagens que foram capazes de lidar com o acúmulo inicial de  ${\rm O_2}$  no ambiente terrestre passaram a evoluir em um novo contexto ecológico e, ao longo do tempo, adquiriram diferentes características que permitiram mitigar o estresse oxidativo. Estudos de biologia celular e genômica demonstram que, ao longo da história evolutiva de diversas linhagens, surgiram múltiplas proteínas capazes de metabolizar o oxigênio. Elas funcionam como sistemas de detoxificação. A aparição dessas proteínas está relacionada a eventos de evolução molecular similares aos que deram origem à fotossíntese, como o surgimento de novos genes que, nesse caso, codificam proteínas capazes de lidar com o oxigênio. Munidos desses agentes antioxidantes, os organismos garantiram uma melhor adaptação ao novo ambiente, tendo sucesso reprodutivo e diversificação.

A influência do O<sub>2</sub> sobre a diversidade e diversificação da vida não ficou restrita aos períodos iniciais de seu acúmulo. Na realidade, o oxigênio se tornou essencial para uma grande parcela da diversidade da vida que habita a Terra ainda nos dias de hoje. Ao longo da evolução, alguns organismos adquiriram a capacidade de acoplar a detoxificação de oxigênio à produção de energia química, o que ocorreu por meio da respiração celular aeróbia. Da mesma forma que o oxigênio tem grande potencial de oxidação, sua redução permite que seja liberada grande quantidade de energia — uma vantagem para impulsionar atividades celulares. A respiração celular aeróbia consiste, basicamente, na quebra de moléculas orgânicas (como a glicose) e na consequente liberação e transporte de elétrons que precisam de um aceptor final (nesse caso, moléculas de oxigênio). Esse processo gera uma cadeia de reações químicas que culmina na produção da energia (ATP) que faz o organismo funcionar. Dentre as diversas linhagens que dependem da respiração celular aeróbia, destacam-se os eucariontes (incluindo animais, plantas e fungos). Com algumas exceções, os eucariontes são dependentes do oxigênio para obter a energia química que necessitam para sua sobrevivência.

É visível o impacto que a fotossíntese produtora de oxigênio exerceu sobre a vida, culminando em diversos desdobramentos. O oxigênio está relacionado não só à origem dos eucariontes, que ocorreu por volta de 1,6 Ga atrás (figura 1), mas à diversificação desse grupo. Com essa diversificação e com o surgimento de seres fotossintetizantes por meio da endossimbiose, a capacidade produtiva e a liberação de oxigênio aumentaram significativamente, elevando os níveis de concentração de oxigênio na Terra há aproximadamente 850 milhões de anos. Esse período ficou conhecido como Evento de Oxigenação do Neoproterozóico — foi quando a concentração de oxigênio na atmosfera chegou a níveis similares aos 21% observados atualmente. Com uma grande disponibilidade de oxigênio, foi possível manter vi-

vas linhagens mais complexas (com maior demanda energética) que surgiram ao longo da história evolutiva dos eucariontes. Dentre essas linhagens, podemos citar grupos de organismos multicelulares, como animais e plantas terrestres, que surgiram entre aproximadamente 630 e 515 milhões de anos atrás, respectivamente (figura 1). São provas vivas de que as esferas biótica e abiótica do nosso planeta são indissociáveis.

#### Referências

DISMUKES, G.C., KLIMOV, V.V., BARANOV, S.V., KOZLOV, Y.N., DASGUPTA, J., TYRYSHKIN,A. The origin of atmospheric oxygen on Earth: the innovation of oxygenic photosynthesis. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 98(5):2170-2175, 2001.

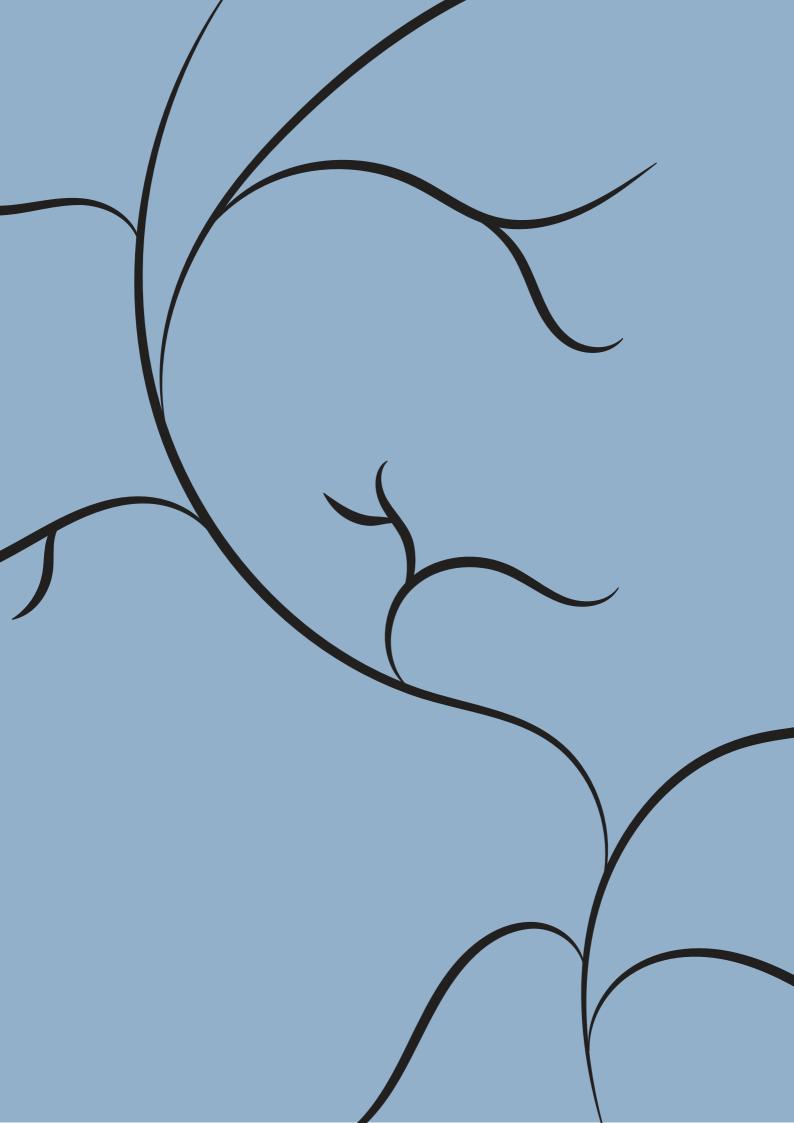
HOHMANN-MARRIOTT, M.F., BLANKENSHIP. R.E. Evolution of photosynthesis. Annual Review of Plant Biology, 62:515-548, 2011.

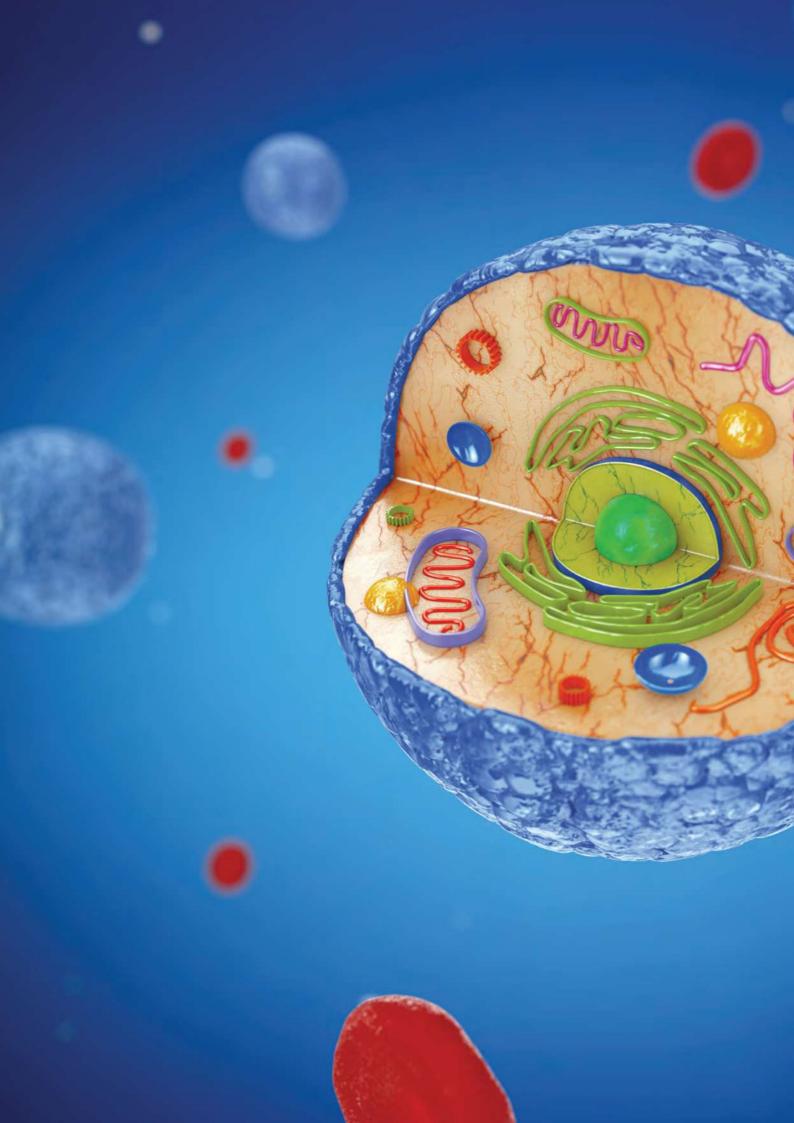
NOGUEIRA, S. A grande oxigenação. Revista Pesquisa Fapesp, 2011. Disponível em: https://revistapesquisa.fapesp.br/a-grandeoxigenacao/. Acesso em: 03/04/2021.

POULTON, S.W., BEKKER, A., CUMMING, V.M., ZERKLE, A.L., CANFIELD, D.E., JOHNSTON, D.T. A 200-million-year delay in permanent atmospheric oxygenation. Nature, 592(7853): 232-236, 2021.

SÁNCHEZ-BARACALDO, P., CARDONA, T. On the origin of oxygenic photosynthesis and Cyanobacteria. New Phytologist, 225(4): 1440-1446, 2020.

SCHIRRMEISTER, B.E., DE VOS, J.M., AN-TONELLI, A., BAGHERI, H.C. Evolution of multicellularity coincided with increased diversification of cyanobacteria and the Great Oxidation Event. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 110(5):1791-1796, 2013.







# A origem da célula eucariótica e de suas organelas



Mariana Cabral de Oliveira Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo (USP)

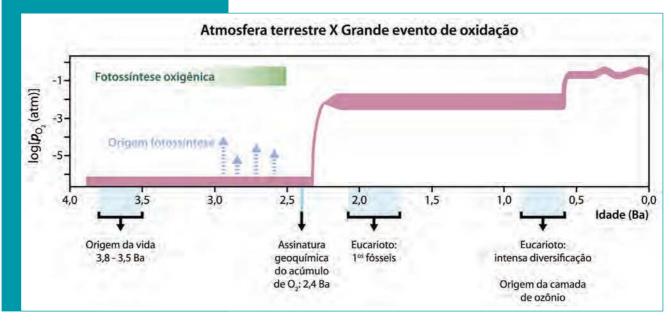
## Anibal Eugenio Vercesi

Faculdade de Ciências Médicas, Universidade Estadual de Campinas (Unicamp)

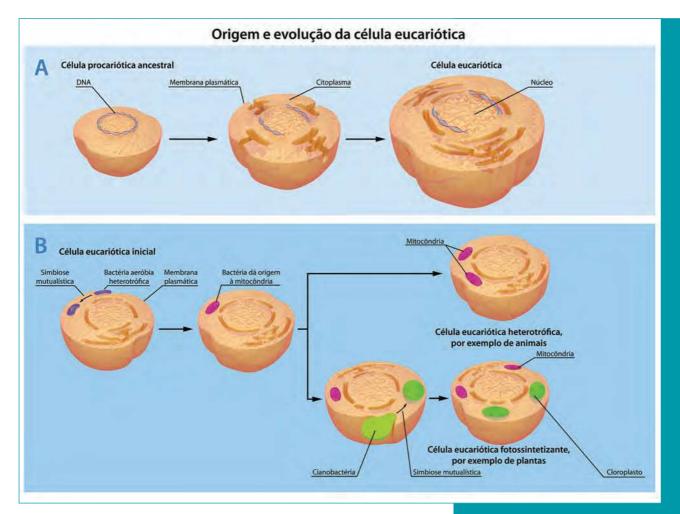
epois da origem da vida, a origem da célula eucariótica foi um dos eventos mais significativos na evolução da vida na Terra. O reconhecimento dessa nova organização celular fez com que a biologia dividisse os seres vivos em três grandes domínios: as Bacterias, as Arqueias e os Eucaria. Os dois primeiros desenvolveram um conjunto bastante diverso de metabolismos, adaptando-se às diferentes condições ambientais. Já os Eucaria desenvolveram uma grande complexidade estrutural com organelas celulares — um sistema de compartimentos internos separados do citoplasma por membranas —, além de outras características como a presença de um citoesqueleto que, entre outras funções, garante a movimentação da célula.

Figura 1. O gráfico mostra a pressão parnha rosa), ao longo da idade da Terra em fóssil indicam que organismos eucarióticos aparecem em torno de 2 bilhões de anos atrás, quando se estima, baseado no registro geológico, que o oxigênio (O2) já havia se al., 2014)

Como e quando se deu o processo de eucariogênese é uma questão fundamental na biologia. Evidências do registro fóssil indicam que organismos eucarióticos apareceram em torno de 2 bilhões de anos atrás, mesma época em que se estima, com base no registro geológico, que o oxigênio já havia se acumulado na atmosfera em concentrações significativas (figura 1).



Sendo um evento muito antigo, os mecanismos e etapas que levaram ao processo de compartimentalização intracelular e deram origem à célula eucariótica ainda geram bastante discussão. Hoje, a ciência considera duas propostas principais para a origem das organelas. A proposta endógena supõe que o citoesqueleto teria puxado para dentro da célula porções da membrana plasmática, formando vesículas internas que levaram à formação da carioteca (a membrana do núcleo) e de organelas como o complexo de Golgi e o retículo endoplasmático (figura 2A). A teoria da endossimbiose defende que as organelas teriam se formado por meio da fagocitose. Ou seja, algumas células teriam sido "engolidas" por outras, criando, então, compartimentos internos e organelas. Uma hipótese não anula a outra: a ciência mantém, ainda, uma linha de pensamento em que ambos os processos ocorreram. Nessa tese, a maior parte das organelas teria sido formada pelo processo endógeno — com a ação do citoesqueleto. E duas organelas — a mitocôndria e o cloroplasto — teriam sido originadas pela endossimbiose (figura 2B).



Um forte conjunto de evidências suporta a tese da origem endossimbiótica dessas duas organelas. O principal indício é a presença de um genoma próprio: o genoma mitocondrial e o genoma cloroplastidial. Além disso, ambas têm capacidade de fazer síntese proteica no interior da organela por meio de ribossomos semelhantes aos encontrados em células procarióticas. A mitocôndria teria surgido primeiro, a partir de uma célula hospedeira que fagocitou uma alfaproteobactéria. Depois, essa nova célula "mitocondriada" faria uma nova fagocitose — agora de uma cianobactéria, dando origem aos cloroplastos. Isso significa que os organismos eucarióticos (incluindo os seres humanos) são o resultado de fusões entre células de origens distintas e, por isso, têm uma mistura de DNA eucariótico e bacteriano em suas células. Organismos eucarióticos fotossintetizantes, como as plantas terrestres, são resultado da fusão de três organismos diferentes: um

Figura 2. Propostas para a origem das organelas. A - Proposta endógena, em que o citoesqueleto teria puxado porções da membrana plasmática, formando vesículas internas que levaram à formação da carioteca e de organelas como o complexo de Golgi e o retículo endoplasmático. B - Proposta endossimbiótica, em que as organelas teriam se formado através da fagocitose de outras células, dando origem a compartimentos internos. Pesquisadores consideram que a origem da célula eucariótica se deu por uma composição dos dois processos: o endógeno teria dado origem à maior parte das organelas celulares, enquanto o endossimbiótico teria dado origem a duas organelas (mitocôndrias e cloroplastos). (Fonte: adantado da Lorge a Posco 2020)

eucarioto e duas bactérias (figura 3). Esse processo de endossimbiose teria permitido aos eucariotos adquirir vias metabólicas bacterianas, como os processos de respiração e fotossíntese.

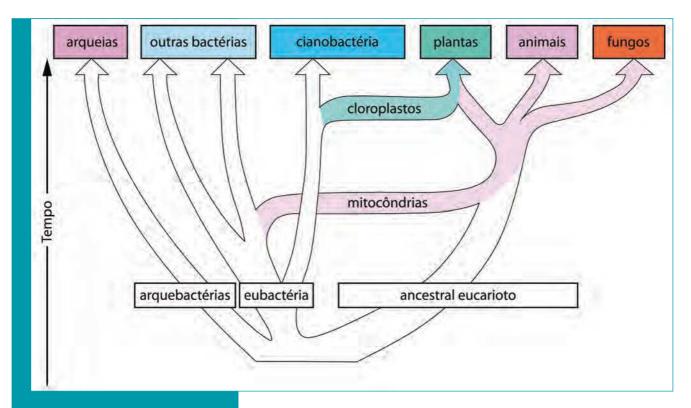
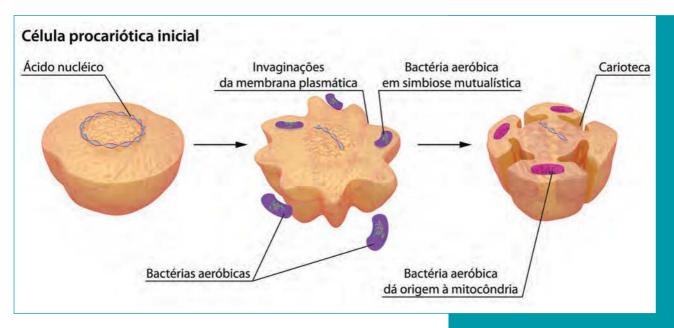


Figura 3. Organismos eucarióticos fotossinresultado da fusão de três organismos difete: ilustração autoral elaborada para a ABC/

Como dito anteriormente, o citoesqueleto foi essencial na formação de organelas por via endógena. O citoesqueleto, no entanto, também teve grande relevância no surgimento das demais organelas por possibilitar a mobilização e a organização de membranas dentro da célula, além de permitir a fagocitose de uma célula por outras. Basicamente, o citoesqueleto eucariótico é composto por fibras e microtúbulos e tem uma série de funções na célula — garante sua sustentação e estrutura, possibilita a mobilidade interna de organelas e vesículas e a mobilidade da célula em si (por meio da formação de flagelos, cílios e pseudópodos).

## A ordem dos eventos na origem dos eucariotos

Além do esclarecimento dos processos que originaram as organelas eucarióticas, um ponto de discussão na ciência é a ordem na qual os eventos ocorreram. A visão mais tradicional (figura 2) traz a ideia já comentada neste capítulo: uma célula já com núcleo formado pela organização das membranas (a proposta endógena descrita anteriormente) teria fagocitado uma alfaproteobactéria, dando origem à mitocôndria, e, depois (no caso das plantas por exemplo), uma célula eucariótica "mitocondriada" teria englobado uma cianobactéria, originando os cloroplastos. Entretanto, uma ordem alternativa dos eventos foi proposta mais recentemente. Nessa nova teoria, uma linhagem de organismos sem núcleo organizado — mas com um citoesqueleto já desenvolvido – teria fagocitado alfaproteobactérias, mantendo-as como endossimbiontes. Essas alfaproteobactérias teriam feito o processo de respiração (figura 5), o que, provavelmente, gerou compostos oxidantes como subprodutos. A presença de compostos oxidantes (radicais livres), no entanto, pode causar danos nas células. Essa ameaça, então, teria atuado como uma pressão seletiva: para que a célula pudesse sobreviver, teria sido necessária a compartimentalização interna do citoplasma, com a organização gradual de membranas para proteger o DNA (preservando o genoma), levando à formação do núcleo e de outras organelas (figura 4). Ou seja, na visão tradicional, a célula forma o núcleo e, depois, fagocita bactérias que originaram as mitocôndrias. Já na proposta alternativa, a fagocitose ocorre antes, dando origem às mitocôndrias e, só então, provocando a formação do núcleo.



Essa proposta alternativa surgiu com base em dados atuais da análise dos genomas mitocondriais das linhagens eucarióticas. As informações do genoma indicam que todas as mitocôndrias tiveram uma origem monofilética (com ancestral comum) temporalmente próxima ao aparecimento dos primeiros fósseis de eucariotos, por volta de 2 bilhões de anos atrás. Também foi demonstrado que todos os eucariotos têm ou tiveram mitocôndrias, sendo que algumas linhagens eucarióticas habitantes de ambientes anóxicos perderam ou modificaram suas mitocôndrias ao longo da evolução. A origem das mitocôndrias é, então, um passo central para o esclarecimento da origem dos eucariotos.

Figura 4. Processo de compartimentalização interna do citoplasma, com a organização gradual de membranas protegendo o DNA (genoma), levando à formação do núcleo e de outras organelas. (Fonte: adaptado de Logas a Posso, 2020)

Figura 5. Metabolismo oxidativo de glicose, ácidos graxos e aminoácidos. O catabolisconsiste nas degradações enzimáticas consecutivas destes nutrientes até glicose, ácidos graxos e aminoácidos, respectivamente. No Estágio 1 do metabolismo oxidativo, estes compostos são adicionalmente degradados num produto comum, o grupo acetato da molécula da acetil-coenzima A. No Estágio 2, as coenzimas transportadoras de elétrons de zimas pela cadeia respiratória (Estágio 3) prode H+ que fornece energia para a fosforilação e CO<sub>2</sub>, a degradação dos aminoácidos gera dos. (Fonte: ilustração autoral elaborada para

### Amino- Acidos ácidos graxos Glicose Glicólise Estágio 1 Produção Piruvato de acetil-CoA Complexo da piruvato -desidrogenase CO. Acetil-CoA Citrato Oxaloacetato Ciclo do Estágio 2 ácido cítrico Oxidação da acetil-CoA CO, CO, NADH, FADH. (transportadores de e reduzidos) Estágio 3 Cadeia respiratória Transferência (transferência de elétrons e de elétrons) fosforilação H,O oxidativa ADP +P ATP

# Mitocôndria: uma organela de extrema relevância

As mitocôndrias têm um pequeno genoma com tamanho variável nas diferentes espécies. No homem, a mitocôndria apresenta 37 genes que, entre outras funções relacionadas ao processo de respiração celular, codificam rRNAs e tRNAs. Assim, defeitos herdados no genoma mitocondrial causam doenças graves que afetam principalmente tecidos com alta demanda metabólica — cujos diagnósticos são difíceis e os tratamentos apenas paliativos.

A aquisição da mitocôndria por endossimbiose foi especialmente importante pela função nobre da organela, de realizar a respiração celular. A respiração de eucariotos aeróbicos consiste na oxidação de metabólitos nutricionais derivados de glicose e ácidos graxos até a formação de CO, e H<sub>2</sub>O — é desses metabólitos que as mitocôndrias

> retiram energia para gerar ATP, utilizando, para isso, transportadores localizados em sua membrana interna (figura 5). O processo de geração de ATP foi proposto na década de 1960, quando o químico britânico Peter Mitchell desenvolveu a teoria quimiosmótica da fosforilação oxidativa. Resumidamente, a mitocôndria abriga estruturas que bombeiam íons de hidrogênio para gerar um potencial eletroquímico. A energia desse potencial favorece a reação entre ADP e fosfato inorgânico (Pi), gerando ATP.

> As reações de óxido-redução envolvidas no transporte de elétrons na cadeia respiratória produzem o radical superóxido (O2 •-), que é posteriormente transformado em hidroxil (OH•) e H202. O radical superóxido pode também reagir, preferencialmente, com o óxido nítrico (\*NO), formando peroxinitrito (ONOO-) e  $H_2O_2$  — este em menor quantidade. As altas reatividades dos radicais hidroxil e do peroxinitrito podem causar danos a biomoléculas, gerando disfunções mitocondriais em condições de estresse oxidativo. No passado, estes radicais livres eram considerados apenas subprodutos indesejáveis e tóxicos da respiração, mas avanços nessa área de pesquisa mostram sua importância na sinalização e controle de múltiplos processos mitocondriais e celulares. Não apenas a respiração gera esses radicais: pelo menos sete enzimas mitocondriais produzem superóxido ou peróxido de hidrogênio como subprodutos de suas funções

primárias. Como defesa contra possíveis efeitos indesejáveis desses radicais em condições de estresse oxidante, a mitocôndria desenvolveu complexos sistemas antioxidantes com composições variáveis em diferentes eucariotos.

A aceitação de novos conceitos — como os desenvolvidos por Peter Mitchell — gerou enorme aumento no interesse da comunidade científica sobre o conhecimento da biologia mitocondrial, esforço que continua se expandindo até o presente. Entre os novos conhecimentos, vale destacar o entendimento da participação da mitocôndria nos processos de doenças, envelhecimento e morte acidental ou programada. Novas descobertas estão por vir, e devem confirmar, ainda mais, a importância dessa multifacetada organela.

### Referências

FIGUEIRA, T.R., BARROS, M.H., CAMARGO, A.A., CASTILHO, R.F., FERREIRA, J.C., KOWALTOWSKI, A.J., SLUSE, F.E., SOUZA-PINTO, N.C., VERCESI, A.E. Mitochondria as a source of reactive oxygen and nitrogen species: from molecular mechanisms to human health. **Antioxidants & Redox Signaling**, 18(16):2029-2074, 2013.

KEELING, P.J., BURGER, G., DURNFORD, D.G., LANG, B.F., LEE, R.W., PEARLMAN, R.E., ROGER, A.J., GRAY, M.W. The tree of eukaryotes. **Trends in Ecology & Evolution**, 20(12):670-676, 2005.

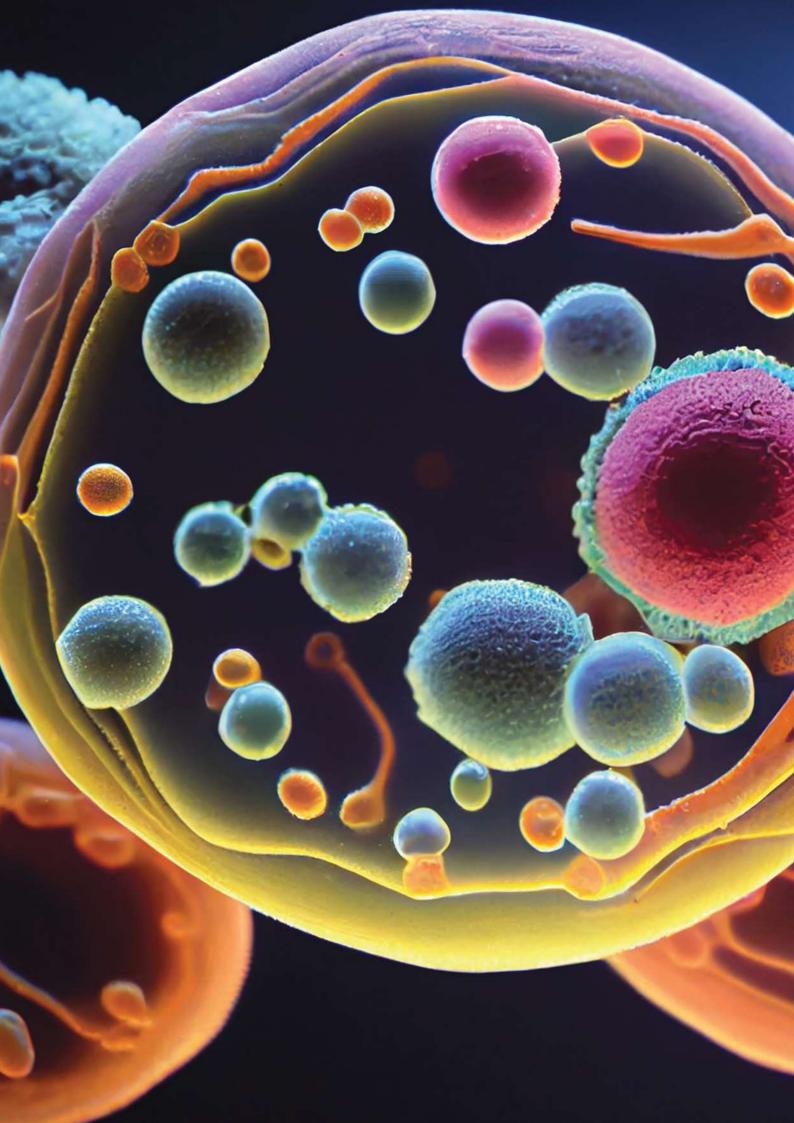
LOPES, S., ROSSO, S. **Ciências da Natureza**. São Paulo: Moderna, 2020.

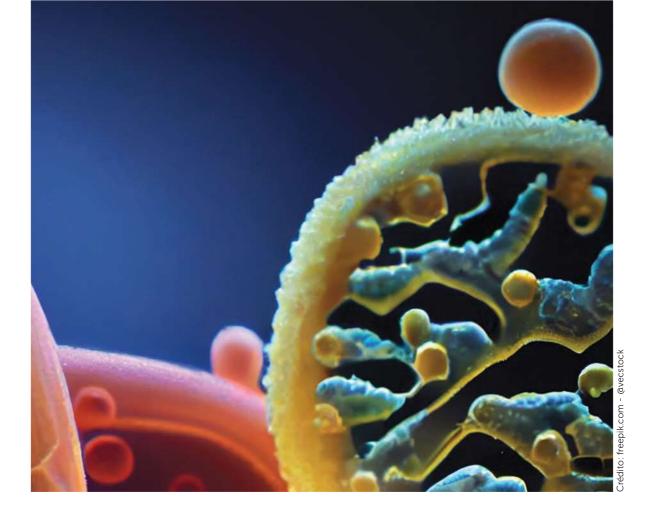
LYONS, T.W., REINHARD, C.T., PLANAVSKY, N.J. The rise of oxygen in Earth's early ocean and atmosphere. **Nature**, 506(7488):307-315, 2014.

MITCHELL, P. Coupling of Phosphorylation to Electron and Hydrogen Transfer by a Chemi-Osmotic type of Mechanism. **Nature**, 191:144-148, 1961.

OLIVEIRA, M.C., MENCK, C.F.M. O mundo de RNA e a origem da complexidade da vida. In: MATIOLI, S.R., FERNANDES, F.M.C. (Eds.), **Biologia Molecular e Evolução** (2ª ed.). Ribeirão Preto: Holos, Editora e Sociedade Brasileira de Genética, 2012. p. 21-32.

WILLIAMS, T.A., EMBLEY, T.M. Changing ideas about eukaryotic origins. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, 370(1678):20140318, 2015.





# O mundo dos microrganismos eucarióticos



Giulia Magri Ribeiro

Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo (USP)

# Walter Colli

Instituto de Química, Universidade de São Paulo (USP)

# Lucile Maria Floeter Winter

Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo (USP)

# Daniel José Galafasse Lahr

Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo (USP)



aparecimento dos eucariotos é um dos principais eventos evolutivos na história da vida no planeta Terra. Esses seres surgiram a partir da compartimentalização do material genético em uma região específica da célula: o núcleo. Essa organização permitiu a separação física entre os processos de transcrição e síntese proteica, introduzindo novas possibilidades de regulação da expressão gênica. As vantagens adaptativas dessa nova organização resultaram em uma explosão filogenética, dando origem à enorme diversidade de eucariotos que temos hoje. Evolutivamente, aqueles constituídos de uma única célula, os eucariotos unicelulares, foram erroneamente vistos como organismos basais ou simplificados. Hoje, sabe-se que as linhagens eucarióticas evoluíram de forma independente, ocupando diferentes habitats e que cada uma delas possui uma história evolutiva complexa.

# Origem dos eucariotos

Organismos eucarióticos inovaram a organização celular com o surgimento de estruturas que modificaram toda a regulação da expressão gênica da célula e, consequentemente, a sua fisiologia. A célula é a unidade mínima de organização dos seres vivos. Com o avanço das descobertas e comparações entre células de diferentes linhagens, a ciência constatou que a forma de sua organização se modificou ao longo da evolução.

Existem dois principais tipos celulares: o tipo característico de bactérias e arqueias e o tipo eucariótico. Células eucarióticas se diferenciam das duas primeiras principalmente por possuírem o seu material genético compartimentalizado no núcleo, uma estrutura membranosa interna à célula. Esse "isolamento" do material genético induziu modificações nos processos de replicação e expressão da informação genética e levou ao surgimento de novos e mais refinados processos regulatórios, como a introdução de splicing alternativo pela presença de introns.

Apesar da existência desses dois tipos celulares, os estudos de evolução apontam para um terceiro perfil. É que, a partir do trabalho de Carl Woese, ficou clara a proximidade dos eucariotos com um dos agrupamentos de procariotos: as arqueias. O microbiologista propôs uma organização de seres vivos em três domínios, sendo arqueia um grupo irmão dos eucariotos. A implicação desse cenário é que os organismos eucarióticos teriam, então, emergido de um ancestral do qual também derivaram as arqueias. Desse ancestral hipotético, além do desenvolvimento de um núcleo, outra grande inovação teria surgido nos eucariotos. A mitocôndria, uma organela de origem bacteriana que viria a ter papel importante, teria sido adquirida por endossimbiose.

Mais recentemente, dados genéticos e estruturais apontaram para a possibilidade do ancestral eucariótico ser um organismo resultante da união de uma arqueia com uma alfa-proteobacteria (grupo que deu origem à mitocôndria). Dessa forma, alternativamente aos três domínios, surge uma nova perspectiva: a teoria dos dois domínios, Archaea e Bacteria. Assim, os eucariotos seriam uma linhagem interna de arqueias. Essa discussão ganhou contribuições significativas das tecnologias de sequenciamento genético, que deram acesso ao genoma de organismos sem a necessidade de seu isolamento e cultivo. Com isso, novas linhagens de arqueias que habitam ambientes de difícil acesso, como o fundo dos oceanos, têm sido descobertas. Uma dessas linhagens, a Asgard, está evolutivamente mais próxima dos eucariotos do que do restante das arqueias e, potencialmente, teria dado origem aos eucariotos (figura 1). A descoberta desse organismo reforçou a teoria dos dois domínios.

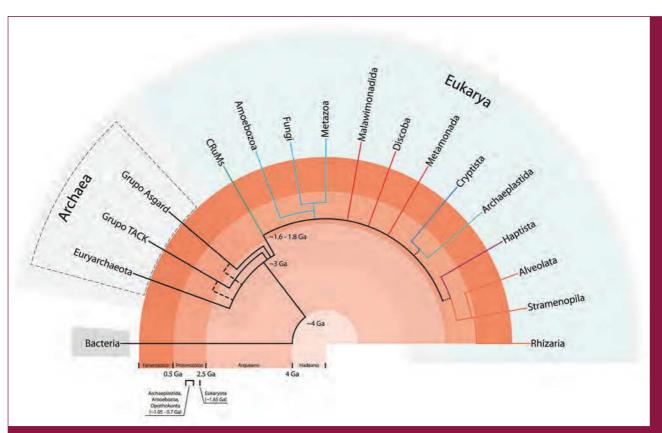


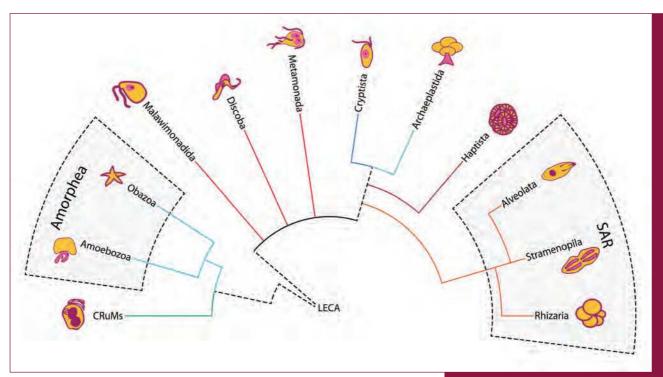
Figura 1. Síntese das propostas das relações evolutivas entre os seres vivos. A figura representa as hipóteses de posicionamento dos eucariotos relativamente aos outros grupos de seres vivos. Os eucariotos são um grupo monofilético (possuem um ancestral comum exclusivo) caracterizado por grandes linhagens evolutivas ("supergrupos", ramos coloridos). A hipótese inicial dos três domínios separa as linhagens bactéria, arqueia monofilética (delimitação tracejada) e eucariótica. Tradicionalmente, Archaea consistia apenas nos filos Euryarchaeota e Crenarchaeota. Com a inclusão de mais linhagens de arqueia, novos agrupamentos foram formados: Thaumarchaeota, Aigarchaeota, Crenarchaeota e Korarchaeota (super-filo TACK) formam um grupo monofilético. Além disso, Lokiarchaeota, Odinarchaeota, Thorarchaeota e Heimdallarchaeota formam o super-filo das Asgard arqueias. Análises filogenéticas, incluindo novas linhagens de arqueia reforçam a hipótese concorrente, mais recente, que aponta os eucariotos como uma das linhagens do domínio arqueia. Estimativas da idade de diversificação dos grupos estão indicadas na sua base (em bilhões de anos ou Giga anos, Ga). As estimativas representam uma compilação da literatura recente sobre o assunto (Dacks et al., 2016; Knoll & Nowak, 2017). Além disso, os pontos mais antigos de fósseis eucarióticos encontrados estão indicados na região inferior esquerda da árvore. (Fonte: adaptado de Eme et al., 2017)

A descoberta de novos organismos e a inserção da perspectiva evolutiva também modificaram profundamente, nas últimas décadas, o entendimento da diversificação da vida eucariótica. Os eucariotos são organismos unicelulares e pluricelulares que têm múltiplos hábitos de vida. Inicialmente, o conhecimento da diversidade eucariótica era limitado aos organismos do "mundo visível" e, portanto, as classificações utilizavam parâmetros relacionados a esses seres, como movimentação ou modo de alimentação. Com o surgimento de novas tecnologias, como a microscopia e a biologia molecular, novas linhagens eucarióticas foram descobertas. Hoje, a maior parte da diversidade genética e estrutural conhecida pertence aos microrganismos eucarióticos unicelulares — aqueles popularmente chamados de protistas, considerado um dos cinco reinos da classificação proposta por Robert Whittaker, em 1969.

A organização da diversidade biológica em cinco reinos foi muito popular e amplamente adotada em múltiplas esferas do conhecimento (desde a taxonomia especializada até os livros didáticos do ensino fundamental e médio). Existem, no entanto, motivos pelos quais essa proposta classificatória é problemática e artificial, muitos deles já apontados desde seu enunciado. Dentre os principais aspectos problemáticos, destaca-se que a proposta de classificação não foi baseada em relações evolutivas entre os organismos, mas em aspectos subjetivos e arbitrários como uma pretensa complexidade de organização celular ou o modo de obtenção de carbono. Ambos os aspectos são subjetivos porque não se fundamentam em dados, mas em falsas premissas. Por exemplo, a classificação em cinco reinos propõe que a organização celular com núcleo é mais complexa que a organização celular sem núcleo. Porém, na realidade, não existem parâmetros para determinar qual organização seria mais complexa. Além disso, a biologia mostrou que a maior parte dos organismos não se enquadra nesse tipo de classificação que tem fundamento antropocêntrico. Um exemplo disso é o fato de que a maior parte dos organismos fotossintetizantes nos oceanos é considerada autotrófica na classificação dos cinco reinos, mas, na prática, são mixotróficos por realizarem, também, a fagocitose. De maneira semelhante, numerosos eucariotos considerados unicelulares possuem fases multicelulares em seus ciclos de vida. Essa proposta classificatória foi, portanto, abandonada gradualmente pelos que estudam a evolução dos eucariotos, embora ainda seja popular.

Desde o começo dos anos 2000, os eucariotos têm sido organizados em "supergrupos", que correspondem a grandes agrupamentos de organismos evolutivamente relacionados. Atualmente, a definição das relações evolutivas entre os eucariotos é feita utilizando dados em escala genômica (ou seja, centenas de sequências genéticas comparáveis entre os organismos). Esse novo paradigma substitui a visão dos reinos por uma visão que utiliza a metodologia da sistemática filoge-

nética (basicamente, a inferência das relações evolutivas entre os organismos) aplicada a esses dados em escala genômica. Dessa forma, cada um dos supergrupos delimitados tem uma evidência de origem a partir de um ancestral comum exclusivo (LECA, *Last Eukaryotic Common Ancestor* ou o Último Ancestral Eucariótico Comum). À medida que novos organismos e linhagens eucarióticas são descobertas, esses supergrupos são rearranjados — o que já ocorreu diversas vezes. A classificação mais recente das linhagens eucarióticas pode ser encontrada em Adl e colaboradores (2019). Em resumo, apesar das classificações serem constantemente modificadas, a implementação do paradigma evolutivo, por meio da sistemática filogenética, revolucionou o entendimento da diversidade eucariótica (figura 2).



# Diversidade dos eucariotos: o caso do parasitismo

A partir da melhor compreensão da diversidade eucariótica, é possível traçar a origem e a evolução de diversas características complexas por meio de estudos comparativos. Com a modificação das relações evolutivas entre os grupos de eucariotos, ficou perceptível que diversas características apareceram de forma independente ao longo da evolução. Por exemplo, a multicelularidade e a fotossíntese, características que conhecemos do mundo "visível", também apareceram no mundo eucariótico microbiano.

Além disso, diversas características evoluíram de forma muito mais expressiva nos microrganismos eucarióticos, caso do parasitismo. A nova

Figura 2. Representação da diversidade eucariótica no paradigma da sistemática filogenética. Os nomes em cada ramo representam as grandes linhagens eucarióticas ("supergrupos"). Ramos tracejados representam relações ainda incertas. Além disso, indicamos agrupamentos monofiléticos maiores e que já são bem documentados (Amorphea, SAR). As cores dos ramos representam agrupamentos tradicionais dos eucariotos (CRuMs, Amorphea, "Excavados", Archaeplastida, Cryptista, Haptista, SAR). CRuMs (acrônimo de Colodictionídeos, Rigifilida e Mantamonas) representa um grupo monofilético recentemente definido a partir de filogenias moleculares. Notar que "Excavados" (em vermelho) não representam um agrupamento válido (com um único ancestral comum) dentro dessa nova perspectiva de classificação. O último ancestral comum de todos os eucariotos (LECA) está indicado no nó. Entretanto, a posição de origem ("raiz") em relação à diversificação dessas linhagens ainda é desconhecida. (Fonte: adaptado de Burki et al., 2020)

filogenia dos eucariotos trouxe duas grandes novidades no entendimento do parasitismo: (i) linhagens anteriormente consideradas basais passaram a ser entendidas como extremamente especializadas dentro dos eucariotos; (ii) linhagens parasitas anteriormente agrupadas passam a ocorrer em diferentes linhagens eucarióticas. Como utilizam a maquinaria do hospedeiro, linhagens parasitas tendem a ter reduções em seus próprios metabolismos, gerando impactos, por exemplo, no tamanho de seus genomas. Assim, ao analisá-las na sistemática filogenética, elas tendem a se agrupar de forma artificial na base da filogenia. Isso fez com que algumas linhagens majoritariamente parasitas — como diversos Discoba (*Trypanosoma*) e Metamonada (*Giardia*) - fossem consideradas basais nos eucariotos. Por isso acreditava-se que o hábito parasita seria uma característica mais antiga. Hoje, com a nova filogenia, nota-se que o parasitismo surge de forma secundária e independente em vários grupos de eucariotos.

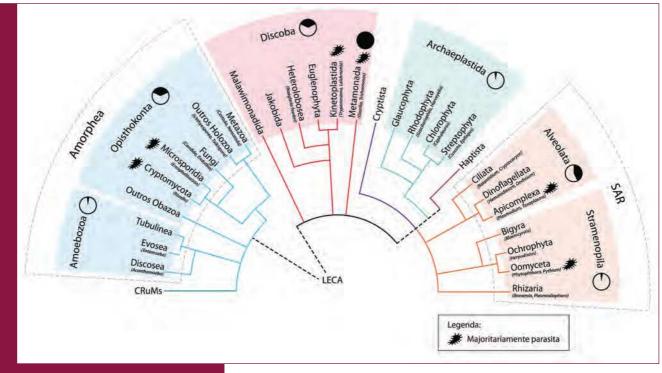


Figura 3. Distribuição do hábito de vida parasita na nova filogenia eucariótica. Os gráficos de setores representam a proporção aproximada de linhagens parasitas dentro dos grandes grupos de eucariotos. Além disso, também estão indicadas linhagens majoritariamente parasitas. (Fonte: adaptado de De Meeus & Renaud, 2002)

# Novas tecnologias: compreendendo a evolução dos eucariotos

As tecnologias e metodologias de análise têm aprimorado o conhecimento acerca da diversidade eucariótica. Os primeiros avanços estavam relacionados à capacidade de observação de microrganismos eucarióticos — sobretudo por meio do microscópio. A possibilidade de observar esse "micromundo" de perto fez com que novas linhagens fossem descobertas e, consequentemente, a classificação dos seres vivos sofresse mudanças para contemplar uma então nova diversidade.

Uma nova revolução veio com a biologia molecular associada à bioinformática. Com o acesso a dados genéticos, um novo parâmetro de comparação entre as linhagens surgiu e modificou muitas das relações previamente construídas.

Além disso, as taxas de evolução do genoma puderam ser estimadas para a maior parte das linhagens, ajudando a compreender a evolução das espécies em sua relação com o tempo. A tecnologia, no entanto, tem limites, é claro. Ainda não se sabe completamente como essas taxas de evolução podem variar entre os grupos, sendo necessários pontos de calibração na filogenia — na prática, pontos com uma "idade" previamente conhecida. Quando disponível, o registro fóssil pode oferecer essa idade: traz evidências temporais da separação entre as linhagens, servindo como calibração. Quando se tem dados genéticos, taxas de evolução e registro fóssil, é possível gerar filogenias que respondem a questões relacionadas à origem de linhagens. Por exemplo, um trabalho recente une dados genéticos na construção de uma filogenia de tecamebas (amebas com teca, um tipo de carapaça) e mostra, com as novidades no registro fóssil desse grupo, que a espécie já era diversificada há 720 milhões de anos, no período conhecido como Neoproterozoico. Esse estudo traz novas possibilidades de compreensão da escala temporal de evolução na filogenia eucariótica, pois o registro fóssil de tecamebas oferece um ponto de calibração em um grupo com registro limitado (Amoebozoa). Trata-se de um importante progresso na compreensão profunda da evolução dos eucariotos, contribuindo para o entendimento da evolução da vida na Terra.

#### Referências

ADL, S.M., BASS, D., LANE, C.E., LUKEŠ, J., SCHOCH, C.L., SMIRNOV, A., AGATHA, S., BERNEY, C., BROWN, M.W., BURKI, F., CÁR-DENAS, P., ČEPIČKA, I., CHISTYAKOVA, L., DEL CAMPO, J., DUNTHORN, M., EDVARDSEN, B., EGLIT, Y., GUILLOU, L., HAMPL, V., HEISS, A.A., HOPPENRATH, M., JAMES, T.Y., KAR-NKOWSKA, A., KARPOV, S., KIM, E., KOLISKO, M., KUDRYAVTSEV, A., LAHR, D.J.G., LARA, E., LE GALL, L., LYNN, D.H., MANN, D.G., MAS-SANA, R., MITCHELL, E.A.D., MORROW, C., PARK, J.S., PAWLOWSKI, J.W., POWELL, M.J., RICHTER, D.J., RUECKERT, S., SHADWICK, L., SHIMANO, S., SPIEGEL, F.W., TORRUELLA, G., YOUSSEF, N., ZLATOGURSKY, V., ZHANG, Q. Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes. Journal of Eukaryotic Microbiology, 66(1):4-119, 2019.

BROCKS, J.J., LOGAN, G.A., BUICK, R., SUMMONS, R.E. Archean molecular fossils and the early rise of eukaryotes. **Science**, 285(5430):1033-1036, 1999.

BURKI, F., ROGER, A.J., BROWN, M.W., SIMP-SON, A.G. The New Tree of Eukaryotes. **Trends in Ecology & Evolution**, 35(1):43-55, 2020.

DACKS, J.B., FIELD, M.C., BUICK, R., EME, L., GRIBALDO, S., ROGER, A.J., BROCHIER-AR-MANET, C., DEVOS, D.P. The changing view of eukaryogenesis - fossils, cells, lineages and how they all come together. **Journal of Cell Science**, 129(20):3695-3703, 2016.

DE MEEUS, T., RENAUD, F. Parasites within the new phylogeny of eukaryotes. **Trends in Parasitology**, 18(6):247-251, 2002.

EME, L., SPANG, A., LOMBARD, J., STAIRS, C.W., ETTEMA, T.J. Archaea and the origin of eukaryotes. **Nature Reviews Microbiology**, 15(12):711-723, 2017.

KNOLL, A.H., JAVAUX, E.J., HEWITT, D., COHEN, P. Eukaryotic organisms in Proterozoic oceans. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, 361(1470):1023-1038, 2006.

KNOLL, A.H., NOWAK, M.A. The timetable of evolution. **Science Advances**, 3(5):e1603076, 2017.

LAHR, D.J.G., KOSAKYAN, A., LARA, E., MIT-CHELL, E.A.D., MORAIS, L., PORFIRIO-SOU-SA, A.L., RIBEIRO, G.M., TICE, A.K., PÁNEK, T., KANG, S., BROWN, M.W. Phylogenomics and Morphological Reconstruction of Arcellinida Testate Amoebae Highlight Diversity of Microbial Eukaryotes in the Neoproterozoic. Current Biology, 29(6):991-1001, 2019.

WHITTAKER, R.H. New Concepts of Kingdoms of Organisms: Evolutionary relations are better represented by new classifications than by the traditional two kingdoms. **Science**, 163(3863):150-160, 1969.

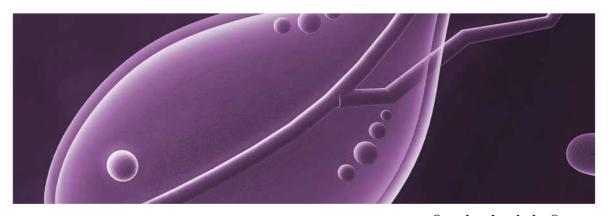
WOESE, C.R., KANDLER, O., WHEELIS, M.L. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 87(12):4576-4579, 1990.

ZHOU, Z., LIU, Y., LI, M., GU, J.D. Two or three domains: a new view of tree of life in the genomics era. **Applied Microbiology and Biotechnology**, 102(7):3049-3058, 2018.





# Evolução do genoma eucarionte



Sandro José de Souza Instituto Metrópole Digital e Instituto do Cérebro, Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN)



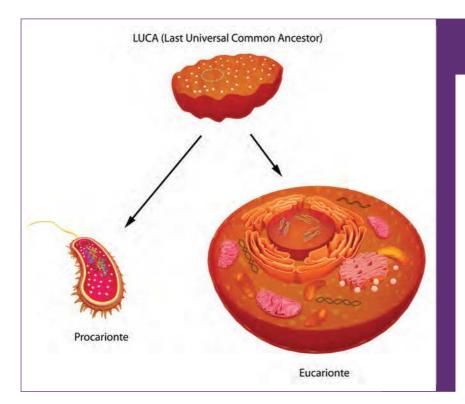
pesar de serem contemporâneos, Charles Darwin e Gregor Mendel — os grandes nomes da evolução e da genética, respectivamente — nunca se encontraram ou se corresponderam. Mendel sabia muito sobre Darwin, já que este era famoso nos círculos acadêmicos quando Mendel começou seus estudos sobre hereditariedade. Não há nenhuma evidência concreta que mostre o contrário, ou seja, que Darwin sabia algo de Mendel ou sobre o seu trabalho. De fato, a comunidade acadêmica só veio a saber sobre os estudos de Mendel no início do século XX, bem depois da morte de ambos.

As leis da hereditariedade de Mendel revolucionaram as ciências da vida e deram origem à genética — área intimamente ligada à evolução. No entanto, a convivência das ideias de Darwin e Mendel nem sempre foi muito amistosa. Antigamente, o clima entre as duas áreas era hostil, principalmente pela falta de uma visão mais quantitativa dos naturalistas e por um certo preconceito dos geneticistas contra as abordagens mais qualitativas dos naturalistas. Foram necessárias algumas décadas (e o trabalho de vários cientistas) para que a ciência chegasse a uma síntese. Essa síntese é Teoria Sintética da Evolução, que é até hoje o grande paradigma das ciências da vida.

O trabalho de Mendel e de outros grandes nomes da genética vem corroborando enfaticamente os grandes pilares da teoria Darwinista, a saber: 1) a questão da descendência comum e 2) o processo de seleção natural. Usando dados genéticos, hoje é possível não apenas mensurar as diferenças entre as espécies, mas definir padrões de descendência comum ao longo do tempo — uma área chamada de filogenia. Pode-se, ainda, medir quantitativamente o efeito da seleção natural sobre as populações e espécies. Trabalhos nos EUA têm permitido acompanhar a evolução de populações da bactéria *E. coli* em um experimento que já dura mais de 30 anos (com mais de 74 mil gerações).

O surgimento da genômica, nos anos 1990, e, mais especificamente, o desenvolvimento das tecnologias de sequenciamento de segunda geração há pouco mais de dez anos, têm gerado uma quantidade absurda de dados. Hoje, temos a sequência genômica de milhares de espécies, além de informações de mais de um milhão de indivíduos da espécie humana. Tal quantidade de dados tem permitido uma análise quantitativa do processo de evolução de genomas eucariontes e procariontes.

Mesmo antes dessa revolução genômica, a ciência já conhecia características desses genomas (figura 1). A principal diferença entre eles é o tamanho: enquanto os procariontes nunca ultrapassam poucos milhões de nucleotídeos, os eucariontes têm variações de milhões até centenas de bilhões de nucleotídeos. O número de genes é também consideravelmente maior em eucariontes.



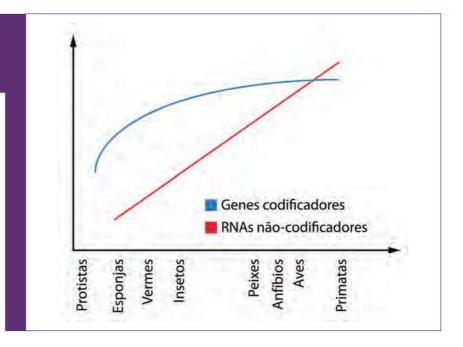
**Figura 1.** Diferenças entre os genomas procariontes e eucariontes. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)

Além disso, a estrutura gênica eucarionte apresenta introns — sequências que, após o processo de transcrição gênica, são retiradas para formar a molécula de RNA madura. Por muitos anos a existência dos introns confundiu os geneticistas e evolucionistas. Qual seria a função dessas estruturas nos genes dos eucariontes? A resposta mais plausível foi dada por Walter Gilbert, prêmio Nobel de química. Ele propôs o conceito de exon shuffling (embaralhamento de exons). Segundo o modelo de Gilbert, a presença dos introns aumentaria a taxa de recombinação entre genes, acelerando o processo de geração de diversidade genética — o substrato onde a seleção natural atua. Na prática, o entendimento da ideia de Gilbert é simples. No modelo clássico de duplicação gênica e divergência das duas cópias, seria necessário muito tempo para que uma das cópias adquirisse as variações necessárias para a origem de uma nova função. Já no modelo de exon shuffling, poucas recombinações seriam necessárias para o surgimento de um gene novo por meio do uso de partes de genes existentes.

Nas últimas décadas, a ciência fez outra descoberta relevante, encontrando genes que não codificam proteínas (chamados de RNAs não-codificadores). Entre os vários tipos de RNA não-codificadores, o mais conhecido e estudado é o microRNA (miRNA), cujo principal papel é regular o nível de expressão de outros genes em uma célula. Vários outros tipos de RNAs não-codificadores também apresentam funções regulatórias, como o piRNA (piwi-interacting RNA) e o lncR-NA (long non-coding RNA), entre outros. Embora alguns tipos desses genes existam em procariontes, a diversidade e o número desse tipo

de gene são significativamente maiores em eucariontes. Por muitos anos, acreditou-se em uma possível associação entre a complexidade de uma dada espécie (morfológica e comportamental) e o número de genes codificadores de proteína. Antes do fim do Projeto Genoma Humano, acreditava-se que o número de genes humanos codificadores de proteína poderia chegar a mais de 100 mil. A descoberta de que temos praticamente o mesmo número de genes codificadores de proteínas que os insetos jogou um balde de água fria nos argumentos antropocêntricos que rondavam a genética. No entanto, quando comparamos o número de RNAs não-codificadores, observamos uma clara associação com a complexidade biológica. A figura 2 mostra o número de RNAs não-codificadores em várias espécies de eucariontes com diferentes graus de complexidade. Claramente, existe uma associação entre complexidade e número de RNAs não--codificadores. O mesmo não ocorre quando se analisa o número de genes codificadores de proteína.

Figura 2. O número de RNAs não-codificadores em várias espécies de eucariontes com diferentes graus de complexidade. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)



Muitos dos estudos sobre a evolução dos genomas eucariontes têm focado na espécie humana, por razões óbvias. Por exemplo, assim que vários genomas de primatas foram sequenciados, muitos estudos comparativos foram feitos. Tais estudos mostraram que o genoma de todos os primatas tem um alto grau de identidade, ou seja, são muito parecidos. Para se ter uma ideia, o genoma humano é por volta de 99% idêntico ao do chimpanzé, nosso primata mais próximo. Se compararmos o genoma humano com o dos outros grandes primatas (gorila e orangotango), a primeira diferença perceptível é que o genoma humano tem 23 cromossomos, um a menos que o genoma dos outros primatas. Depois, observa-se que quase todos os cromossomos humanos estão pareados com um cromossomo nos outros primatas, com exceção do cromossomo 2: este está pareado

com dois cromossomos nos outros primatas. Muitos anos de pesquisa mostraram que o cromossomo 2 humano é produto de uma fusão cromossômica, a qual ocorreu nos últimos 6 milhões de anos, desde a separação entre as linhagens que deram origem a chimpanzés e humanos.

Cabe a nós apenas especular sobre uma possível correspondência (ou encontro) entre Darwin e Mendel. Os livros de Darwin foram extensamente comentados por Mendel em anotações nas próprias páginas. Todas as evidências indicam que Mendel aceitava os conceitos de descendência comum e seleção natural, mas era bastante crítico às ideias de Darwin sobre herança, principalmente a pangênese. Se Darwin conhecesse os trabalhos de Mendel, muito provavelmente a Teoria Sintética de Evolução teria sido antecipada em algumas décadas. Podemos supor, no entanto, que ambos ficariam fascinados com as grandes conquistas científicas do último século, as quais têm confirmado de forma irrefutável as principais ideias dos dois grandes cientistas.

#### Referências

DE SOUZA, S.J. **A Goleada de Darwin**. Rio de Janeiro: Editora Record, 2009.

MAYR, E., PROVINE, W.B. (Eds.) The Evolutionary Synthesis - Perspectives on the Unification of Biology. Cambridge: Havard University Press, 1998.

MENCK, C.F., VAN SLUYS, M.A. **Genética Molecular Básica**: **dos Genes aos Genomas**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2017.

# Sugestão de leitura

**Telliamed Revisited**, de Richard Lenski - https://telliamedrevisited.wordpress.com/





# A evolução das plantas



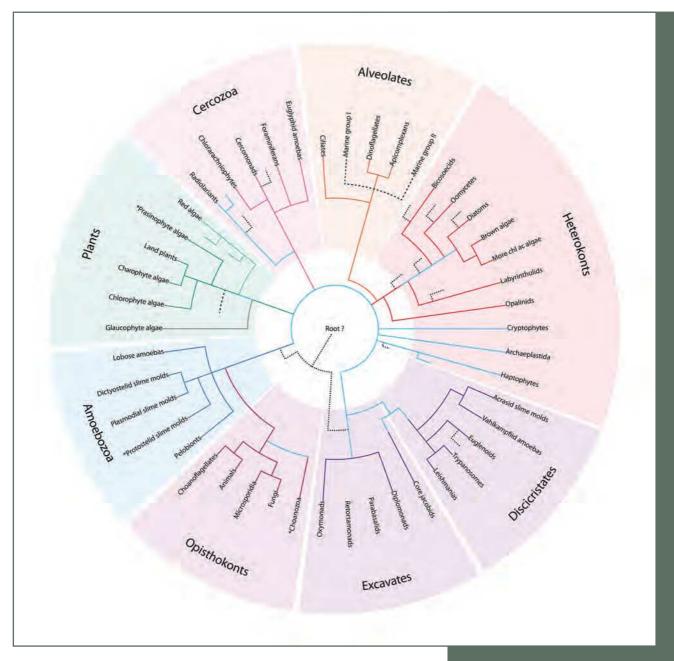
Marie-Anne Van Sluys Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo (USP)

a sequência da evolução da vida, as plantas evoluíram a partir dos eucariotos então existentes. O ramo dos eucariotos que deu origem a esses organismos tão importantes para o planeta foi marcado por uma simbiose primária: uma célula eucariótica ancestral, já dotada de mitocôndria, fagocitou uma cianobactéria. E esta cianobactéria se modificou intensamente, dando origem aos cloroplastos, a fábrica de oxigênio e fonte de açúcares presentes nas folhas das árvores e em todos os eucariotos fotossintetizantes do planeta.

Muitos outros eventos evolutivos aconteceram entre essa endossimbiose primária e o surgimento das plantas como as conhecemos hoje. Diversas adaptações foram necessárias para que as plantas pudessem sair da água ou, talvez, para que levassem a água consigo. Em todos os cenários, a linhagem das plantas modificou – junto a fungos, outras linhagens eucarióticas unicelulares, arqueias e bactérias – a superfície da Terra. O resultado foi o surgimento das mais belas paisagens em todos os biomas terrestres, com cores e demarcações das estações do ano em todo o planeta. E, claro, as plantas têm funções essenciais para a vida: são eficientes em acumular o  $CO_2$  atmosférico, reciclam água e amenizam as temperaturas, evitando o aquecimento global.

O primeiro passo evolutivo na história das plantas é o surgimento do processo fotossintético, que libera oxigênio. O gás é bastante reativo, e seu acúmulo progressivo (que data de, aproximadamente, 2,5 bilhões de anos) foi um dos eventos determinantes para a seleção de organismos unicelulares capazes de sobreviver e contornar sua presença no planeta. Nesse contexto, a linhagem dos eucariotos fixou duas estratégias bastante eficazes de produção de energia. Uma delas é a absorção de oxigênio pelas mitocôndrias (respiração), e a outra consiste na liberação de oxigênio pelos cloroplastos (fotossíntese). Munidas das duas organelas, a linhagem das plantas realiza os dois processos, distribuindo ambos os metabolismos em células e órgãos ao longo do eixo do vegetal.

A ocorrência da endossimbiose primária foi o evento determinante para a evolução das diversas linhagens de plantas terrestres. A figura 1 ilustra a posição da linhagem das plantas (*Plants*) na filogenia dos eucariotos. Esse grupo de organismos fotossintetizantes é constituído por plantas terrestres, pelas algas verdes e vermelhas e pelas algas glaucófitas. A figura 2 mostra como a ciência entende, atualmente, as relações evolutivas entre as plantas terrestres e os organismos mais próximos delas. Nota-se que, à exceção das plantas terrestres, a maioria dos organismos desta linhagem é unicelular.



Estima-se que o evento que deu origem aos cloroplastos tenha ocorrido entre 1,5 e 1,7 bilhões de anos atrás, mas as plantas como as definimos hoje são mais recentes, tendo pouco menos de 1 bilhão de anos. A origem monofilética das plantas verdes (Clorofita e Streptofita, figura 2) é, em grande parte, apoiada pela endossimbiose primária que deu origem aos cloroplastos. Estudos baseados na análise dos genomas e ferramentas de filogenia molecular apontam para a grande mobilidade da informação genética entre os compartimentos celulares (núcleo, cloroplasto e mitocôndria). Muitos genes saíram do cloroplasto e migraram para o núcleo da célula – assim como genes nucleares ganharam função no cloroplasto. Esse trânsito molecular é um belo exemplo da plasticidade do código genético universal.

**Figura 1.** Relações evolutivas entre a linhagem das plantas (*Plants*) e os demais eucariotos. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)

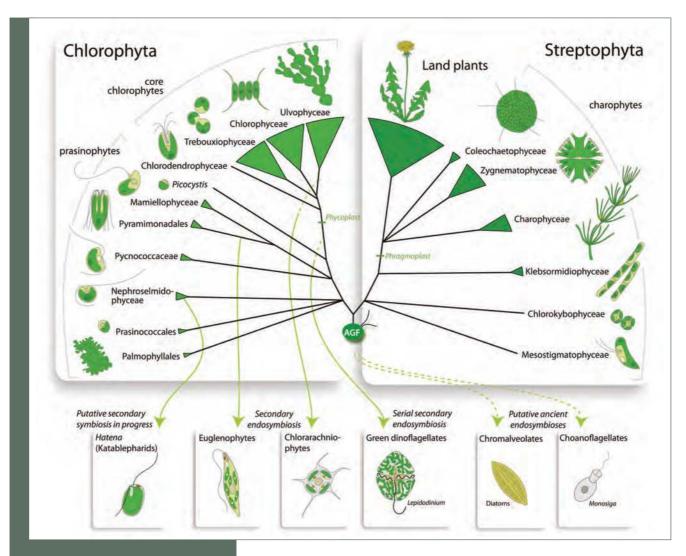


Figura 2. Destaque para as relações evolutivas da linhagem das plantas. Está representada a relação evolutiva entre dois grandes grupos de Viridiplantae (Chlorophyta e Streptophyta). Viridiplantae significa, literalmente, plantas verdes. Plantas terrestres (Land plants) são o ramo que saiu da água. (Fonte: imagem cedida por Frederik Leliaert, adaptada de Leliaert et al., 2012).

Quando considerado apenas o grupo das plantas verdes (Clorofita e Streptofita), temos que essas linhagens divergiram das demais há aproximadamente 800 ou 900 milhões de anos e há 500 ou 850 milhões de anos, respectivamente. As plantas terrestres são consideradas o ramo mais recente dentro das Streptophyta, e têm por volta de 500 milhões de anos. A grande transição neste grupo foi a aquisição da multicelularidade com adaptações para viver fora da água (plantas terrestres), enquanto alguns organismos desenvolveram adaptações para a manutenção da vida aquática (águas marinhas, salobras ou continentais). Muitas vezes, diz-se que as plantas terrestres saíram da água. No entanto, seria mais apropriado dizer que elas levaram a água consigo: as plantas são constituídas majoritariamente por água, que compõe até 90% de seu peso fresco. Grande parte da sua adaptação à vida terrestre se deu pela capacidade de preservar o conteúdo interno de água e de captar água e nutrientes do ambiente.

Para as plantas, a ocupação da superfície terrestre é uma conquista singular do ponto de vista do metabolismo. O acesso à radiação solar e ao CO<sub>2</sub> atmosférico em grande quantidade resultou em ganho

de eficiência no processo fotossintético e um consequente aumento de biomassa (figura 3). O processo fotossintético (fotossíntese) captura o CO<sub>2</sub> atmosférico produzindo açúcares e libera o O<sub>2</sub> para a atmosfera. Em paralelo, desafios importantes acompanharam essa conquista, sendo os principais a dessecação, a pressão osmótica e a adaptação às mudanças drásticas de temperatura entre o dia e a noite, entre as estações do ano e pela exposição intensa à radiação da luz solar. No contexto evolutivo, nota-se que os desafios ambientais no processo da conquista do ambiente terrestre são acompanhados por diversas adaptações morfológicas e fisiológicas, além de estratégias adicionais para garantir o desenvolvimento e a propagação das espécies dentro do grupo. Independente de adaptações diversas, a linhagem das plantas terrestres tem uma origem monofilética, o que reforça a ideia de que sua evolução ocorreu a partir de um único evento ancestral, com uma diversificação posterior bastante intensa.

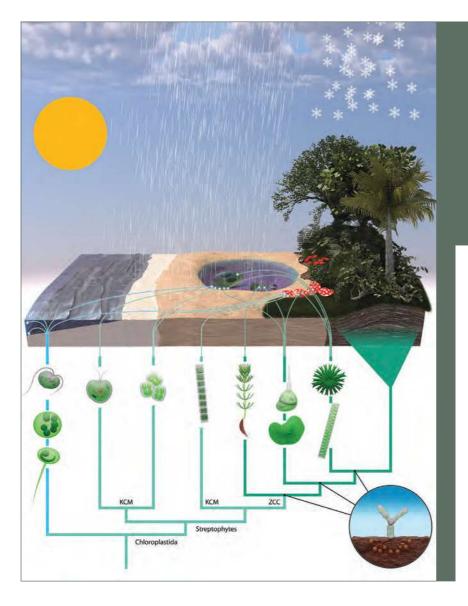
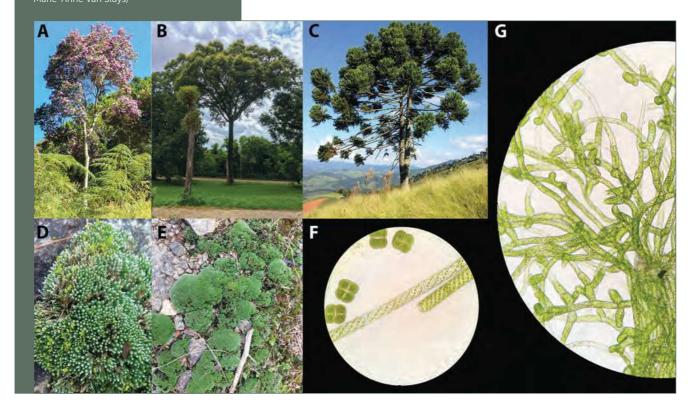


Figura 3. A colonização dos habitats terrestres é uma conquista singular na linhagem das plantas. O acesso à radiação solar e ao  $\mathrm{CO}_2$  atmosférico em grande quantidade resultaram em ganho de eficiência no processo fotossintético e um consequente aumento de biomassa. Também houve necessidade de adaptação à variação do clima e temperatura entre as estações do ano. Apenas as plantas terrestres dominam o macrobioma da superfície da Terra, com grande riqueza morfológica e de espécies. Existe consenso que um organismo filamentoso ZCC teria divergido da linhagem KCM dando origem às plantas terrestres. (Fonte: adaptado de New Phytologist)

Não se sabe ao certo que eventos marcaram essa adaptação, mas a ciência tem algumas pistas. Um evento essencial para a ocupação da vida no ambiente terrestre seria a formação de células resistentes à dessecação. Outro é o fato das plantas se fixarem no substrato e se tornarem sésseis com o aparecimento das raízes. Pode-se citar, ainda, o desenvolvimento de um sistema vascular que favorece a comunicação eficiente entre as partes do corpo da planta, e o desenvolvimento de um sistema de defesa a estresses bióticos (e.g. patógenos e herbívoros) e abióticos (e.g. sol, temperatura, seca). Por fim, houve a estruturação de um plano de simetria corporal em que os hormônios vegetais (fitormônios) coordenam o crescimento dos ápices e das ramificações.

Figura 4. Grande diversidade de espécies, forma e tamanho na linhagem das plantas. De organismos pluricelulares, como as árvores, a pequenas algas verdes visíveis ao microscópio ótico. A - Manacá da Serra circundada por samambaias. B - Jequitibá-Rosa. C - Araucária circundada por gramíneas. D-E - Exemplares de briófitas crescendo sobre a pedra. F - Duas espécies de algas verdes em uma gota d'água vistas ao microscópio (aumento de 40x). G - Briófita vista na lupa (aumento de 10x). Em F e G, é possível observar as células e seus cloroplastos. (Fonte: Marie-Anne Van Sluvs)

Muitos desses fenômenos são identificados, embora de maneira incipiente, no grupo das Zygnematophyceae (figura 2). Um exemplo é o fato de que suas paredes celulares apresentam constituintes semelhantes à lignina, substância que surgiu como inovação na conquista do ambiente terrestre por conferir resistência plástica, permitindo o aumento do tamanho do corpo das plantas. Esse aumento no porte do grupo das plantas mais recentes é facilmente observado nas árvores dos grupos das Gimnospermas e Angiospermas, como, por exemplo, a araucária e o jequitibá, respectivamente (figura 4). Outra inovação é a via metabólica do fenilpropanoide que, além de proteger as plantas da luz ultravioleta, possibilita uma grande diversidade de caminhos para a síntese de moléculas de defesa, odor e reserva típicas do metabolismo secundário das plantas terrestres.



A diferenciação de novas formas e estruturas com adaptação à vida terrestre foi determinante. Como mencionado anteriormente, as raízes fixam o organismo tornando-o séssil, viabilizando a captação de nutrientes e de água do solo e facilitando a associação com fungos e bactérias na rizosfera. Essas associações são imprescindíveis para os ciclos biogeoquímicos do carbono e do nitrogênio. A raiz é um órgão sensorial que permite à planta perceber a disponibilidade de água e nutrientes do solo e responder a sinais da parte aérea sobre variações de temperatura, por exemplo. Além das estruturas vegetativas como raízes, caules e folhas, as plantas terrestres inovaram com a diferenciação de esporos, sacos embrionários e sementes que contribuíram com a perpetuação, dispersão e consequente evolução de diferentes linhagens.

A comunicação intra e intercelular muitas vezes se utiliza de uma sinalização hormonal entre as partes do corpo de uma planta, assim como ocorre nos animais. Essa sinalização depende do reconhecimento da molécula por meio de um receptor celular e da transmissão, dentro da célula, de sinais que ativam fatores de transcrição para modificar um dado padrão de crescimento ou desenvolvimento. A sinalização hormonal já aparece na linhagem das plantas consideradas mais ancestrais no grupo das plantas terrestres.

Além dos aspectos morfo-fisiológicos e moleculares, a base genética das plantas terrestres tem a sua origem em um mosaico de genomas que está apenas começando a ser desvendado. A história natural de integrar a comunicação entre três genomas (núcleo, mitocôndria e cloroplasto) e o processo transferência horizontal de genes entre os compartimentos fica evidente em análises comparativas. A tolerância a múltiplos eventos de duplicação genômica - resultando em poliploidização - também permitiu o surgimento de famílias multigênicas capazes de diferenciar funções. Alguns grupos de genes são inovações do genoma das plantas terrestres e acompanham a diferenciação dos grandes grupos. Dentre esses genes, existem fatores de transcrição, genes de defesa e de metabolismo secundário, entre outros. Por outro lado, a aplicação de métodos filogenéticos e de genômica comparativa sugerem que um conjunto significativo de genes teria origem bacteriana – entre eles, o receptor de ABA (ácido abscísico), que está envolvido na resposta das plantas terrestres a estresses ambientais diversos, como seca e dessecação. Do mesmo modo, as proteínas da família GRAS (genes que codificam proteínas sensíveis ao hormônio giberelina), além da função de fator de transcrição, medeiam interações simbióticas e resposta a estresse.

Por fim, a comunicação entre as partes do corpo ganha relevância quão mais distantes elas se encontram. A necessidade de manutenção da homeostase e integração das funções é fundamental para o equilíbrio entre crescer (aumento de tamanho), desenvolver (diferenciar as partes do corpo) e reproduzir (gerar descendentes). Este último, o substrato essencial para que a evolução ocorra.

# Referências

BOWLES, A.M.C., BECHTOLD, U., PAPS, J. The Origin of Land Plants Is Rooted in Two Bursts of Genomic Novelty. **Current Biology**, 30(3):530-536.e2, 2020.

DE CLERCK, O., BOGAERT, K.A., LELIAERT, F. Diversity and evolution of algae: primary endosymbiosis. Advances in Botanical Research, 64:55-86, 2012.

DESCHAMPS, P., COLLEONI, C., NAKAMURA, Y., SUZUKI, E., PUTAUX, J.L., BULEON, A., HAEBEL, S., RITTE, G., STEUP, M., FALCON, L.I., MOREIRA, D., LOFFELHARDT, W., RAJ, J.N., PLANCKE, C., D'HULST, C., DAUVILLEE, D., BALL, S. Metabolic Symbiosis and the Birth of the Plant Kingdom. **Molecular Biology and Evolution**, 25(3):536-548, 2008.

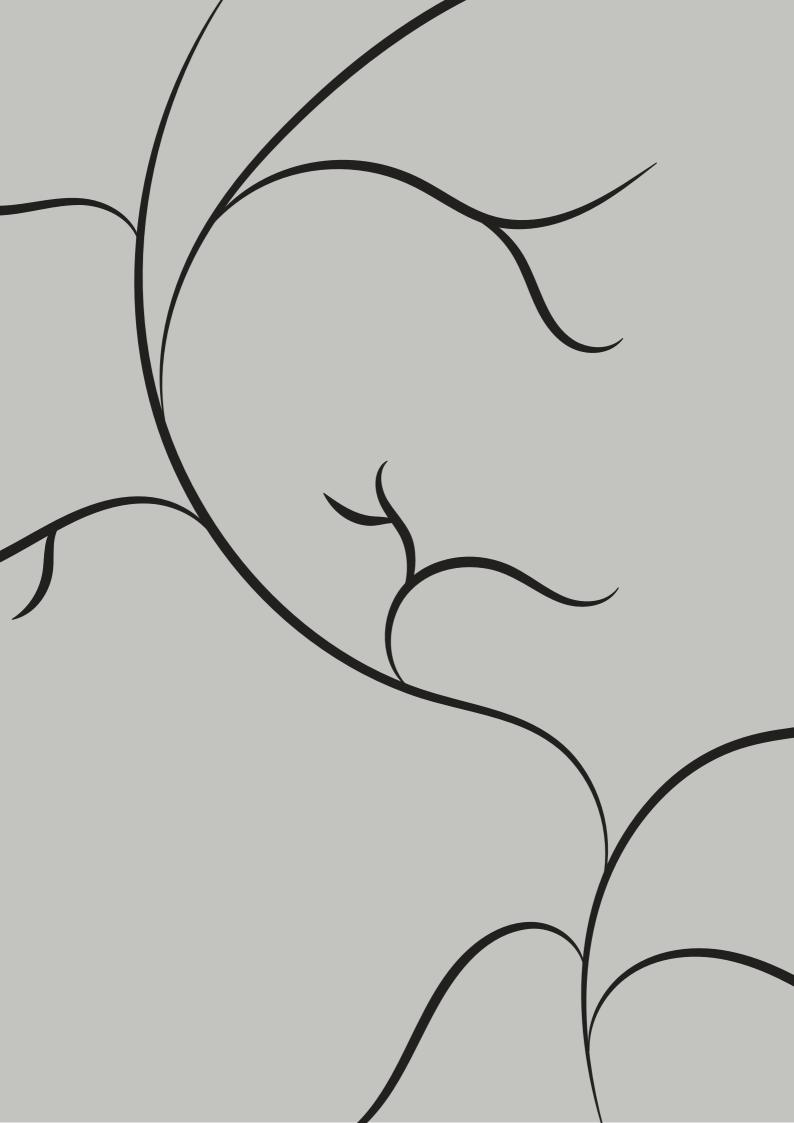
DESCHAMPS, P., MOREIRA, D. Signal Conflicts in the Phylogeny of the Primary Photosynthetic Eukaryotes. **Molecular Biology and Evolution**, 26(12):2745-2753, 2009.

FALCON, L.I., MAGALLON, S., CASTILLO, A. Dating the cyanobacterial ancestor of the chloroplast. **The ISME Journal**, 4(6):777-783, 2010.

LELIAERT, F., SMITH, D.R., MOREAU, H., HERRON, M.D., VERBRUGGEN, H., DELWICHE, C.F., DE CLERCK, O. Phylogeny and molecular evolution of the green algae. **Critical Reviews in Plant Sciences**, 31:1-46, 2012.

LELIAERT, F., VERBRUGGEN, H., ZECHMAN, F.W. Into the deep: New discoveries at the base of the green plant phylogeny. **BioEssays**, 33(9):683-692, 2011.

STROTHER, P.K., FOSTER, C. A fossil record of land plant origins from charophyte algae. **Science**, 373(6556):792-796, 2021.







# Transição dos vertebrados:

da vida na água para a vida na terra



Adalberto Luis Val Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA)

bservar, nas águas tranquilas de um aquário, aqueles peixes que respiram ar ou que ficam por algum tempo fora da água, é mergulhar num passado geológico distante, em que a vida passava por um turbilhão de mudanças e processos adaptativos e evolutivos. Era um tempo de intensos desafios para os seres vivos. O admirável mundo terrestre era pretendido, mas inacessível.

A conquista do ambiente terrestre aconteceu em dois momentos independentes, paradoxalmente, quando havia altas concentrações de oxigênio no planeta. Inicialmente, há cerca de 410 milhões de anos, os primeiros artrópodes (animais invertebrados com exoesqueleto externo segmentado) começaram a ter sucesso na migração. Naquela época, as plantas embriófitas e alguns grupos de fungos já haviam vencido os desafios impostos pelo ambiente terrestre, como a perda de água, e começavam a sua colonização. Alguns milhões de anos mais tarde, após um longo período de baixa disponibilidade de oxigênio na água (época conhecida como intervalo de Romer), artrópodes e vertebrados iniciaram uma segunda invasão da terra e do ar. Vertebrados e invertebrados experimentaram, então, uma radiação adaptativa (processo evolutivo que resulta em novas espécies) sem paralelo, com maior ou menor dependência do ambiente aquático.

Hoje, contabilizamos mais de 30 mil espécies de peixes no mundo e, entre elas, estão os peixes de respiração aérea e os peixes anfíbios. Alguns destes apareceram no Cambriano, cerca de 500 milhões de anos atrás, quando o clima no planeta era bem diferente do atual. O hemisfério Norte, por exemplo, era quente e seco, enquanto o hemisfério Sul era frio. Junto aos peixes, já existiam escorpiões aquáticos, moluscos, insetos e outros invertebrados — todos buscando se adaptar aos seus ambientes em contínua mudança. Nos invertebrados, órgãos versáteis surgiram e foram testados, como brânquias, pele, pulmões primitivos e sistemas de traqueias para a respiração aérea. Esses órgãos evoluíram de acordo com o habitat desses invertebrados. No caso dos peixes, evidentemente, uma boa parte das espécies que encontramos hoje nos rios, lagos e mares surgiram muito mais recentemente, já no Devoniano e no Triássico. Nesses períodos, as estruturas para captação de oxigênio do ar já estavam evolutivamente desenhadas e, posteriormente, foram aperfeiçoadas e ganharam ajustes adaptativos.

Menos de 1% dos peixes que conhecemos desenvolveram um estilo de vida anfíbio, tornando-se capazes de ficar fora da água por algum tempo. Eles continuam dependentes do meio aquático, mas

são diferentes das espécies de respiração aérea, que jamais ficam fora da água. Os ambientes terrestre e aquático são muito distintos, e exigem desses dois grupos de organismos ajustes comportamentais, morfológicos e fisiológicos específicos para a realização de atividades fundamentais como locomoção, respiração, alimentação e reprodução. A pressão ambiental sobre essas características permitiu que algumas linhagens desses organismos se distanciassem e ocupassem o ambiente terrestre por mais tempo. É nesse contexto que os peixes anfíbios emergem como importante elo para o estudo da transição da vida na água para a vida na terra e no ar. Um primeiro desafio para os peixes anfíbios viverem fora da água foi a sustentação do corpo, que, sem o apoio do ambiente aquático, requer uma estrutura mais elaborada. Isso teve várias implicações e soluções ao longo da evolução, particularmente no que se refere à alimentação (por conta do peso), aos sistemas sensoriais, à excreção e à desidratação. São adaptações que, no decorrer do tempo, foram desenvolvidas e incorporadas nos diferentes grupos de animais.

Um exemplo dessa evolução pode ser analisado em um organismo que viveu no final do período Siluriano, há cerca de 420 milhões de anos. Trata-se de um ancestral comum dos actinopterígeos (peixes com nadadeiras raiadas — sustentadas por raios) e dos sarcopterígeos (peixes com nadadeiras lobadas, com ossos), mas que já possuía uma estrutura rudimentar de pulmão. Ou seja, a terrestrialização dos vertebrados já contava com uma ferramenta para a troca gasosa antes do aparecimento desses dois grupos de vertebrados. Respirar ar era, de fato, um desafio no Siluriano, e diversas estruturas para respiração aérea foram desenvolvidas em diferentes grupos de vertebrados da época (figura 1). Segundo os dados moleculares mais recentes, é possível que a respiração aérea tenha evoluído de forma independente 82 vezes, enquanto a vida anfíbia, entre os peixes já extintos, tenha evoluído 87 vezes. Essa diversidade de tentativas sugere inicialmente que a respiração aérea e a vida anfíbia eram alternativas à oscilação na quantidade de oxigênio na água, mas outros desafios impostos pelo ambiente aquático também exerceram pressão considerável sobre os peixes, empurrando-os para a vida no ambiente terrestre. A evolução dos organismos acabou por proporcionar aos dois grupos — tanto aquele que permaneceu vivendo na água quanto aquele que viria a viver fora dela — ajustes importantes em todos os níveis da organização biológica. Isto é, a evolução se deu de forma sinérgica. Algumas dessas estruturas evoluíram, foram aperfeiçoadas e estão presentes em diversos vertebrados atuais.



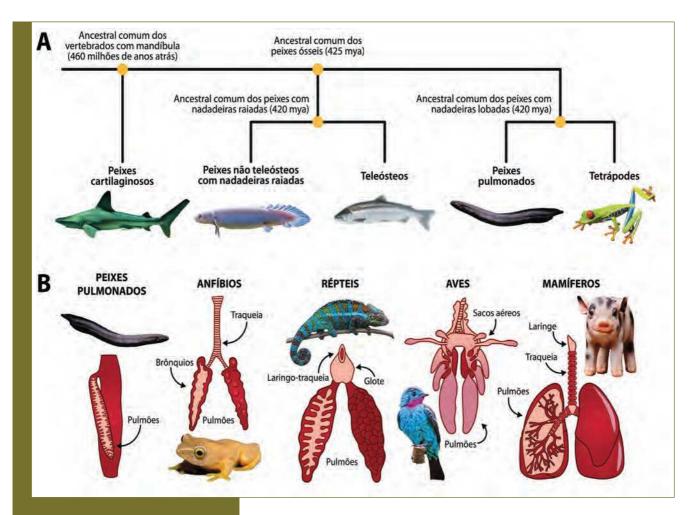


Figura 1. A - Evolução do primeiro ancestral bia (ou seja, vida terrestre ainda dependente o órgão para a troca gasosa foi um deles Desde o peixe pulmonado, passando pelos tar o dióxido de carbono no ambiente aéreo (Fonte: ilustração autoral elaborada para a

Adquirir uma solução respiratória para viver na terra e no ar era apenas parte do caminho para a ocupação dos novos habitats e para a consequente independência dos desafios impostos pelo ambiente aquático. Entre os grupos da época, apenas os peixes anfíbios conseguiram reunir as sinergias necessárias para essa evolução. Vejamos, aqui, duas sinergias adicionais à respiração: a locomoção e a excreção. No caso da locomoção, é fenomenal a evolução das nadadeiras lobadas, que deram origem às estruturas necessárias para o deslocamento no ambiente terrestre. As nadadeiras lobadas dos sarcopterígeos, como o celacanto e a piramboia que ainda vivem, já eram usadas para apoiar o corpo no fundo de corpos d'água rasos que se formavam nos períodos de seca do Devoniano. É desse grupo de peixes que aparece um outro grupo, monoespecífico e rudimentar: Tiktaalik roseae. Eles surgem com brânquias e escamas, mas com cabeça achatada e triangular, além de membros ósseos que lembram os dedos. Na escala evolutiva, eles se aproximam dos primeiros anfíbios tetrápodes, os extintos Acanthostega e Ichtyostega, com pulmão, membros locomotores e membranas interdigitais. Estes, no entanto, ainda eram dependentes da vida aquática.

A excreção, tanto de dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) quanto de produtos nitrogenados, foi outro desafio evolutivo importante nessa transição para o ambiente terrestre. Os peixes, por exemplo, excretam CO<sub>2</sub> e amônia através das brânquias, sendo que a água remove continuamente esses compostos da superfície branquial. Outros mecanismos foram desenvolvidos para dar conta dessa tarefa. A excreção do CO<sub>2</sub> no ambiente aéreo é, sem dúvida, um mecanismo mais complexo do que a própria tomada de oxigênio do ar. Nos peixes de respiração aquática, os processos de tomada de oxigênio e excreção de CO<sub>3</sub> são acoplados, ocorrendo no mesmo local. Isso facilita a conversão do bicarbonato em CO<sub>2</sub> e sua consequente difusão através das brânquias. Nos peixes de respiração aérea, ainda vivendo na água, há um aumento passageiro da pressão de CO, entre o órgão de respiração aérea, onde ocorre a tomada de oxigênio, e a região branquial, onde o CO, é excretado. Nos vertebrados que começaram a ocupar o ambiente terrestre, o sistema volta a ser acoplado, como ocorre nos pulmões, onde o oxigênio é tomado e o CO<sub>2</sub>, na forma de gás, é excretado. Esse processo vem sendo refinado ao longo de milhões de anos até a configuração bioquímica e cardiorrespiratória dos organismos de hoje, mais especializados.

Evidentemente, a evolução dos vertebrados na ocupação do ambiente terrestre também impôs profundas modificações cardiovasculares, sejam elas anatômicas ou funcionais. No coração dos peixes, existe um único ventrículo que bombeia o sangue para as brânquias e, de lá, para os tecidos. Uma circulação pulmonar, com uma separação incompleta da circulação sistêmica, apareceu nos peixes pulmonados (sarcopterígeos) e evoluiu significativamente nos anfíbios. Contudo, foi nos répteis que uma divisão parcial do ventrículo em duas câmaras começou a existir de fato. É desse ponto que o coração evolui para um órgão com o ventrículo separado completamente em duas câmaras. Ou seja, no total, o coração ganhou uma estrutura mais complexa, com quatro câmaras (além dos ventrículos, os átrios), como existe nos crocodilos, nos pássaros e nos mamíferos. A completa formação do coração com dois ventrículos permitiu a existência da circulação sistêmica e pulmonar, sem mistura de sanque arterial e venoso. A respiração aérea se completa dessa forma, mas o sistema continua sua saga adaptativa, principalmente no que se refere às exigências impostas pelos cenários ambientais no Antropoceno.

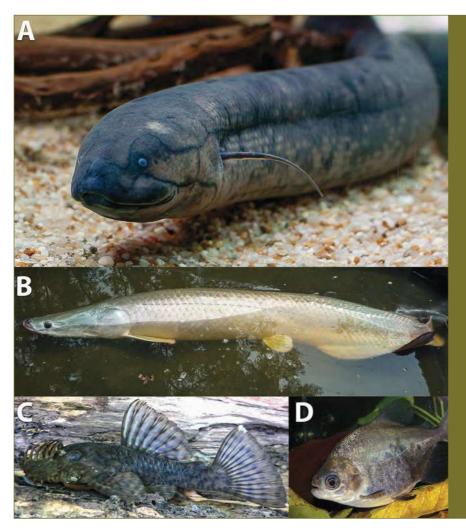
Um dos maiores desafios da transição da vida para o ambiente terrestre foi a excreção dos resíduos metabólicos. O catabolismo de proteínas e aminoácidos produz amônia, que é o resíduo nitrogenado em todos os animais. O desaparecimento das brânquias nos tetrápodes exigiu que a excreção de resíduos nitrogenados (basi-

camente a amônia) e a regulação iônica fossem feitos por outros órgãos. Isso não foi um processo trivial. Nos anfíbios, rins e pele se ocuparam evolutivamente dessa importante função. Evidentemente, ajustes bioquímicos também ocorreram e a excreção dos resíduos nitrogenados incluíram outros compostos como o ácido úrico e a ureia – esta, aliás, já era produzida nos peixes. A metamorfose de anfíbios é fenomenal e conta como ocorreu a reorganização dos tecidos a partir da perda das brânquias. Neste caso, a metamorfose ativa o ciclo da ornitina-ureia, que conserva água, e combina amônia e CO<sub>2</sub> para formar ureia. Esta é finalmente excretada na forma de urina pelos rins. Era o início de um conjunto sinérgico de mudanças que permitiu a vida fora da água.

Enquanto alguns organismos migravam para o ambiente terrestre, outros permaneceram no ambiente aquático, que continuou desafiando os seres ali presentes, exigindo adaptações. Em particular, um dos desafios eram as intensas variações na quantidade de oxigênio dissolvido. Com o gás por vezes mais raro, foi necessário desenvolver um vasto conjunto de ajustes em todos os níveis da organização biológica para acessar a imensa fonte de oxigênio tanto fora da água quanto na interface ar-água.

Para ilustrar algumas dessas adaptações, podemos destacar exemplos entre as quase três mil espécies de peixes que vivem hoje na Amazônia. Na ordem Osteoglossiformes, o Arapaima gigas, comumente conhecido como pirarucu, é uma espécie de respiração aérea obrigatória. É um dos maiores peixes de escama, que usa uma bexiga natatória modificada para respiração. Nos primeiros dias de vida, entretanto, o pirarucu usa as brânquias para respiração como qualquer outra espécie de peixe. Logo depois, passa a tomar diretamente do ar cerca de 80% do oxigênio que precisa para manter seus processos biológicos. Sua bexiga natatória completamente vascularizada é parecida com um pulmão, onde a hemoglobina é oxigenada. No entanto, há uma diferença: o CO, continua sendo excretado pelas brânquias. Uma característica peculiar nessa espécie é que os moduladores da afinidade da hemoglobina com o oxigênio — ou seja, os responsáveis pela regulação do oxigênio no sangue — são substituídos por um raro modulador ao longo do primeiro ano de vida. É o inositol pentafosfato, que só aparece mais tarde na evolução (Val, 2000). Recentemente, por meio do uso de novas ferramentas moleculares, uma nova espécie do gênero Arapaima foi descrita. O pirarucu e a piramboia (figura 2) têm sido espécies importantes para entender os processos bioquímicos que regulam as respostas à transição da vida para o ambiente terrestre nas várias tentativas que aconteceram ao longo do processo evolutivo e, por isso, vários aspectos da fisiologia, da bioquímica e do comportamento delas vêm sendo estudados.

Entre os peixes Characiformes, há muitas espécies que respiram ar quando a quantidade de oxigênio dissolvido na água diminui. Outras são capazes de explorar a interface água-ar, uma solução para os peixes que enfrentam situações de hipóxia extrema em seus habitats (figura 2). O exemplo mais contundente é o peixe amazônico tambaqui, *Colossoma macropomum*. Esta espécie é capaz de expandir os lábios inferiores e usá-los para acessar e canalizar a fina camada da superfície da coluna de água mais oxigenada para as brânquias — é assim que conseguem manter a oxigenação sanguínea. Evidentemente, esse comportamento aumenta o risco de predação e, assim, é preferível ficar abaixo da linha de superfície. Portanto, logo que a água se reoxigena, os lábios desaparecem e o animal retoma o hábito regular.



o oxigênio diretamente do ar e da interface água-ar. No primeiro grupo estão: A - o peixe pulmonado sul-americano, amazônico, Lepidosiren paradoxa (Foto: Rubenaldo Ferreira/MUSA); B - o peixe pirarucu, de respiração aérea obrigatória usando bexiga natatória modificada, Arapaima gigas (Foto: Eduardo Ono/PPG-Aquicultura UNL/INPA); e C - o peixe acari-bodó, Pterygoplychthys ambrosetti, de respiração aérea facultativa, que usa uma porção vascularizada do estômago para fazer a captação do oxigênio do ar engolido juntamente com a água durante período de hipóxia (Foto: José Sabino/Natureza em Foco). Como exemplo de peixe capaz de explorar a interface água-ar para obter o oxigênio, está o D - tambaqui, Colossoma macropomum. Ele é capaz de expandir os lábios inferiores para canalizar a fina camada superior da coluna de água, mais rica em oxigênio, para as brânquias (Foto: Waldir Heinrichs e Maria de Nazaré Paula da Silva/INPA).

Figura 2. Peixes com adaptações para captar

O tamoatá, *Hoplosternum littorale*, do grupo dos Siluriformes, tem biologia fascinante. Quando em ambientes hipóxicos (com baixa quantidade de oxigênio dissolvido), é hábil em mudar sua forma de respirar: começa a fazer incursões regulares à superfície aquática e, na interface ar-água, engole ar e água, tomando oxigênio dessa

mistura. Isso ocorre em uma parte específica de seu organismo, na transição do estômago para o intestino, uma região particularmente vascularizada. Além disso, o tamoatá é uma das poucas espécies de peixes que possui o 2,3DPG (difosfoglicerato) como um dos moduladores da afinidade da hemoglobina com o oxigênio. É o mesmo modulador que existe em nossas hemácias. Contudo, um caráter excepcional dessa espécie é sua habilidade de "caminhar" sobre o fundo exposto de corpos d'água que secam, sempre em busca de outros ambientes aquáticos. Sobrevive por muitas horas fora da água (figura 3). Não se sabe como essa espécie vai evoluir ao longo dos anos, mas, certamente, um novo caminho evolutivo está se desenhando.



Figura 3. Hoplosternum littorale, peixe de engolido através do trato digestivo. Durante os períodos de locomoção, fica exposto afinidade da hemoglobina com o oxigênio (Foto: Waldir Heinrichs e Maria de Nazaré

A evolução, aliás, segue a pleno vapor. As adaptações são nanopassos que se tornam evidentes para a ciência apenas depois de milhões de anos. Vivemos num mundo em constante transição e que requer adaptações de todos os seres vivos — daqueles que vivem na água, dos que vivem na terra e dos que vivem no ar. Daqueles que vemos e daqueles que não vemos. Daqueles que já existem e vão desaparecer e daqueles que ainda não existem. São milhões de processos e ajustes dirigidos por um único caminho: a seleção natural. Foi esse roteiro que permitiu, há cerca de 450 milhões de anos, o acesso ao

admirável mundo terrestre e, assim, à transição da vida na água para a vida na terra e no ar. Será, também, esse mesmo roteiro, do qual agora o homem faz parte, que determinará o cenário nos próximos milhões de anos. O Antropoceno chegou e trouxe novos desafios para a transição da vida em caminhos diversos: de volta para a água ou da água para a terra e para o ar. O relógio da vida marca os minutos em milhões de anos, e os desafios ambientais serão vencidos por meio da evolução e das novas adaptações.

#### Referências

DAMSGAARD, C., BALIGA, V.B., BATES, E., BURGGREN, W., MCKENZIE, D.J., TAYLOR, E., WRIGHT, P.A. Evolutionary and cardio-respiratory physiology of air-breathing and amphibious fishes. **Acta Physiologica**, 228(3):e13406, 2020.

MEYER, A., SCHLOISSNIG, S., FRANCHINI, P., DU, K., WOLTERING, J.M., IRISARRI, I., WONG, W.Y., NOWOSHILOW, S., KNEITZ, S., KAWAGUCHI, A., FABRIZIUS, A., XIONG, P., DECHAUD, C., SPAINK, H.P., VOLFF, J.N., SIMAKOV, O., BURMESTER, T., TANAKA, E.M., SCHARTL, M. Giant lungfish genome elucidates the conquest of land by vertebrates. **Nature**, 590:284-289, 2021.

PELSTER, B., WOOD, C.M., BRAZ-MOTA, S., VAL, A.L. Gills and air-breathing organ in O2 uptake, CO2 excretion, N-waste excretion, and ionoregulation in small and large pirarucu (Arapaima gigas). **Journal of Comparative Physiology B**, 190(5):569-583, 2020.

TURKO, A.J., ROSSI, G.S., WRIGHT, P.A. More than breathing air: Evolutionary drivers and physiological implications of an amphibious lifestyle in fishes. **Physiology**, 36(5):307-314, 2021.

VAL, A.L. Organic phosphates in the red blood cells of fish. **Comparative Biochemistry and Physiology**, 125A:417-435, 2000.

VAL, A.L. Oxygen transfer in fish: morphological and molecular adjustments. **Brazilian Journal of Medical and Biological Research**, 28(11-12):1119-1127, 1995.

WARD, P., LABANDEIRA, C., LAURIN, M., BERNER, R. A. Confirmation of Romer's Gap as a low oxygen interval constraining the timing of initial arthropod and vertebrate terrestrialization. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 103(45):16818-16822, 2006.





# Biologia Evolutiva do Desenvolvimento (Evo-Devo)

contribuições para a teoria evolutiva



### Rodrigo Nunes-da-Fonseca

Instituto de Biodiversidade e Sustentabilidade, NUPEM, Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Campus Macaé

### Tiana Kohlsdorf

Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo (USP)

Biologia Evolutiva do Desenvolvimento, carinhosamente apelidada de Evo-Devo (do inglês Evolutionary Development) ou Devo-Evo (do inglês Developmental Evolution), investiga a origem e a evolução de diferentes fenótipos — ou seja, as características físicas, visíveis do organismo. Essa investigação tem como base os mecanismos de desenvolvimento e trajetórias ontogenéticas, levando em conta os processos de um indivíduo desde a fertilização até sua maturidade e senescência.

Basicamente, o desenvolvimento une dois itens: as informações expressas pelo genótipo (composição genética) e os sinais ambientais (por exemplo, temperatura, umidade ou alimentos ingeridos). E é o desenvolvimento que estabelece as características fenotípicas (figura 1). O resultado é a produção de variações eventualmente disseminadas por seleção natural. A evolução de padrões de biodiversidade, portanto, pode ser explicada a partir da identificação de diferenças e semelhanças no desenvolvimento entre as mais diversas linhagens de organismos.

Figura 1. O papel do desenvolvimento na longo da ontogenia. (Fonte: ilustração au-



As bases conceituais da Evo-Devo têm raízes muito antigas. Na segunda metade do século XIX, os trabalhos pioneiros de Fritz Müller, no Brasil, e Ernst Haeckel, na Alemanha, foram essenciais para consolidar a relevância dos processos ontogenéticos na teoria da evolução — aquela sintetizada por Charles Darwin em 1859. Haeckel descreveu séries de desenvolvimento embrionário de diferentes organismos e sugeriu que a ontogenia recapitula a filogenia. Isso quer dizer que a evolução embrionária de um ser vivo repete uma história

maior: a da evolução de sua espécie. Müller — segundo Darwin, o príncipe dos observadores — propôs uma filogenia dos crustáceos do litoral de Santa Catarina baseada em características dos desenvolvimentos embrionário e pós-embrionário. Também descreveu o mimetismo Mülleriano, no qual os processos de seleção natural favorecem a evolução de semelhanças fenotípicas entre espécies diferentes que são, por exemplo, expostas aos mesmos predadores. Trata-se de um fenômeno até hoje bastante estudado na Evo-Devo.

Durante cerca de 150 anos, os estudos de evolução e desenvolvimento se concentraram em áreas distintas da biologia evolutiva. A evolução se tornou praticamente um sinônimo da genética de populações pela chamada Síntese Moderna (veja mais na figura 2), enquanto os estudos em desenvolvimento permaneceram focados na investigação dos mecanismos embrionários em espécies que se tornaram modelos experimentais — caso da rã-de-unhas-africana (Xenopus laevis), da galinha (Gallus gallus), da mosca-da-fruta (Drosophila melanogaster) e do nematoide Caenorhabditis elegans. Na década de 1980, cientistas descobriram um conjunto de genes que codificam proteínas contendo uma região que se liga ao DNA (os genes homeobox). Denominados homeóticos, esses genes são fatores de transcrição (figura 3A) que desempenham um papel muito importante no desenvolvimento: determinam a formação de diversas estruturas ao longo do eixo corpóreo (figura 3B), como olhos, nadadeiras, asas e antenas nos diferentes animais. A semelhança na estrutura e função desses genes entre linhagens filogeneticamente distantes foi o que resgatou a conexão entre os processos de desenvolvimento e a evolução — e isso estabeleceu os fundamentos da Evo-Devo moderna (figura 2).

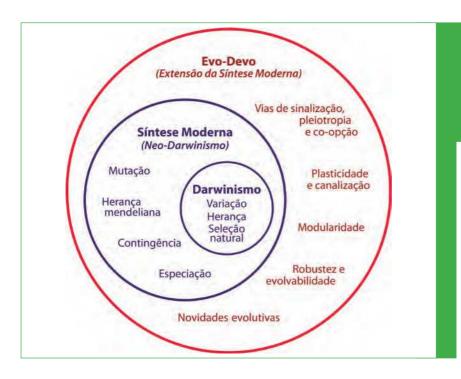


Figura 2. Expansão do arcabouço conceitual da Teoria Evolutiva. Em vermelho, são destacados novos conceitos acrescidos à teoria evolutiva a partir da extensão da Síntese Moderna com a consolidação da Biologia Evolutiva do Desenvolvimento (Evo-Devo). (Fonte: diagrama baseado em Pigliucci e Müller, 2010).



A partir dos estudos realizados no final da década de 1990 e início do século XXI, as pesquisas em Evo-Devo fortaleceram sua identidade própria dentro dos campos da biologia evolutiva, postulando novos conceitos e reafirmando conceitos anteriormente preteridos (figura 2). Em linhas gerais, a Síntese Moderna (neodarwinismo), que se consolidou ao longo do século XX, tinha como centro os processos de mutação e as mudanças em frequências alélicas, discutindo seus papéis no processo de especiação. O foco da Síntese Moderna, portanto, residia nas características quantitativas da herança genética (figura 2), sendo considerada por diversos autores como "DNA-cêntrica". Nos últimos 30 anos, os avanços nas áreas de ciências moleculares, aliados a inovações em técnicas de análise morfológica, proliferaram os estudos de processos de desenvolvimento. Assim, foi analisada uma grande diversidade de plantas e animais, inclusive considerando a participação de outros fatores além do genoma nos processos evolutivos. Dentre os conceitos promovidos pela ascensão da Evo-Devo nas últimas décadas, destacam-se a homologia dos tipos de células, a pleiotropia (quando um gene controla diferentes características do fenótipo), a conservação das vias de sinalização, a modularidade, a plasticidade fenotípica, a canalização, a robustez, a evolvabilidade (capacidade de evolução) e as novidades evolutivas (figura 2). A seguir, sintetizamos alguns dos conceitos desenvolvidos pela Evo-Devo utilizando exemplos de estudos concentrados na extensa biodiversidade brasileira.

### Conceitos centrais na Evo-Devo que mudaram nossa percepção sobre os processos de origem e evolução da biodiversidade

Vias de sinalização, pleiotropia e coopção durante o desenvolvimento

Nos animais, estudos recentes de genômica comparativa identificaram que cerca de uma dezena de vias de sinalização (ver, na figura 3A, uma ideia da estrutura das vias de sinalização) envolvendo a expressão de diversos genes atua nos processos celulares essenciais de geração da forma (morfogênese) durante o desenvolvimento. Em linhas gerais, uma via de sinalização é ativada quando uma molécula se liga a um receptor localizado em sua membrana celular. Essa ativação desencadeia diversos eventos intracelulares, como fosforilações ou mesmo a migração de uma proteína para o núcleo, fazendo com que ela se conecte ao DNA (no caso, agindo como um fator de transcrição). Uma vez no núcleo, os fatores de transcrição se ligam a elementos regulatórios dispostos no DNA, ativando ou inibindo a expressão de um ou mais genes (figura 3A). As vias de sinalização são fundamentais para diversos processos do desenvolvimento. Por exemplo, em animais com simetria bilateral, a correta ativação da via do gene Wnt é fundamental para a padronização do eixo antero-posterior (figura 3B), enquanto a via do *BMP4* é essencial para o eixo dorso-ventral (figura 3B). O papel dessas vias no desenvolvimento é bastante conservado, tendo mudado pouco ao longo da evolução. Isso sugere uma complexidade gênica ancestral: no período do Cambriano (541-461 milhões de anos atrás), os componentes dessas vias de sinalização já estavam presentes nestes genomas e, muito provavelmente, já atuavam nos processos de desenvolvimento.

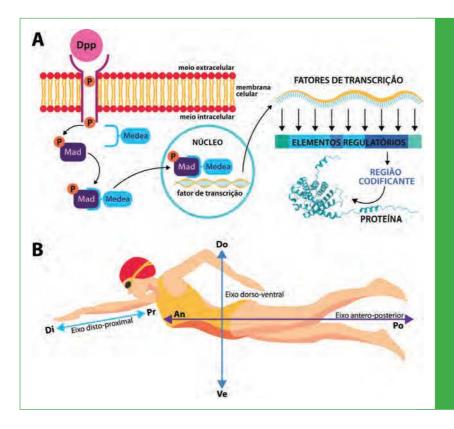


Figura 3. Representação de uma via de sinalização no desenvolvimento e dos eixos observados em um indivíduo adulto. Processos de desenvolvimento são regulados por vias de sinalização (A) que determinam a formação de estruturas ao longo dos eixos corpóreos de um organismo (B). Nas vias de sinalização (A), moléculas ligantes ativam receptores na membrana celular e desencadeiam uma série de eventos dentro da célula, inclusive com a ligação de fatores de transcrição a regiões do DNA que ativam ou inibem a expressão de um gene codificador de uma proteína. Os genes homeóticos são fatores de transcrição que participam da formação de estruturas posicionadas ao longo dos eixos antero-posterior, dorso-ventral e próximo-distal (B). As siglas em B correspondem a: An = anterior, Po = posterior, Do = dorsal, Ve = ventral, Pr = proximal, Di = distal. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/fábio Andriolo).

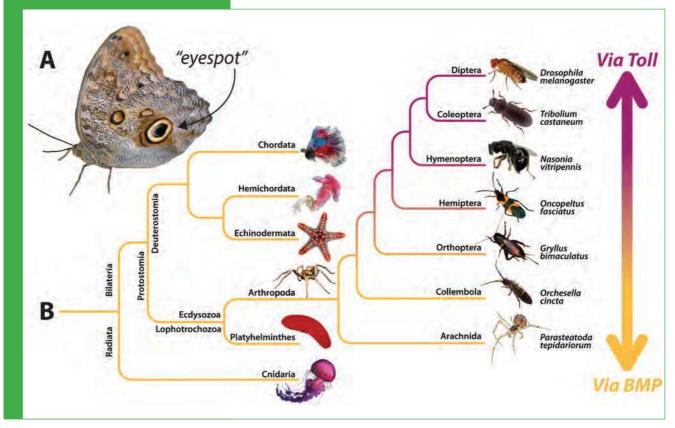
Alguns estudos de filoestratigrafia — isto é, a investigação utilizando genômica comparativa para determinar quando um gene surgiu na evolução — indicam que genes de vias de sinalização são bastante antigos na evolução dos animais, e há muito tempo atuam em diversos processos biológicos. Por exemplo, o gene *Decapentaplegic* (*Dpp/BMP4*) atua nas moscas-da-fruta na formação do eixo dorso-ventral, nas células germinativas primordiais, na formação das asas e na diferenciação das células digestivas epiteliais, entre outras funções. Genes envolvidos em vários processos biológicos são denominados pleiotrópicos, e uma alteração significativa na sua expressão pode resultar em defeitos concomitantes em diversos tecidos ou órgãos. É comum que genes antigos e conservados regulem diversos outros genes e possuam muitas conexões — essas características os tornam menos passíveis de modificações em suas sequências de nucleotídeos durante o processo evolutivo.

A utilização destas vias de sinalização ou genes antigos em novos contextos biológicos caracteriza o fenômeno de coopção. Em suma, é a

novo contexto biológico ou na origem de uma nova estrutura (novidade evolutiva). Por exemplo, os fatores envolvidos na padronização das asas de borboletas também atuam na produção de "olhos nas asas" (ocelos, ou eyespots, figura 4A), demonstrando que o surgimento de novas estruturas utiliza circuitos genéticos previamente existentes. Outro bom exemplo de coopção é o mecanismo que estabelece a região dorsal e ventral de um animal (eixo dorso-ventral na figura 3B). Na maior parte dos animais, a via de sinalização do gene BMP é responsável pelo estabelecimento das regiões ventrais e dorsais (figura 3B), incluindo vertebrados (cordados), vermes planos (platelmintos) e os corais e águas-vivas (cnidários). A única exceção se encontra nos insetos, nos quais a via de sinalização de Toll, envolvida no controle da resposta imune em todas as espécies animais analisadas até hoje, é essencial para a padronização desse eixo (figura 4B). Como a padronização dorso-ventral em aranhas (quelicerados) é dependente exclusivamente da via de BMP, a hipótese mais plausível é que a via de Toll foi cooptada a partir de um papel ancestral na imunidade para a formação do eixo dorso-ventral nos ovos dos insetos.

utilização de um gene (ou mesmo uma cascata de sinalização) em um

Figura 4. Geração de novas estruturas vias de sinalização já existentes (coopção). adaptado de Stappert, 2014)



#### Plasticidade e canalização

Em muitas espécies de animais, fungos e plantas, alguns processos de desenvolvimento são responsivos a sinais ambientais — uma propriedade denominada plasticidade do desenvolvimento (figura 5A). Alguns organismos, por exemplo, estabelecem fenótipos alternativos de tamanho ou forma quando se desenvolvem em diferentes regimes térmicos, enquanto outros apresentam diferenças de acordo com a dieta. As abelhas são um exemplo clássico de plasticidade do desenvolvimento (figura 5B): mesmo compartilhando um genótipo semelhante, as larvas alimentadas com uma dieta contendo geleia real resultam em rainhas, enquanto aquelas que recebem outra dieta se tornam operárias. A plasticidade do desenvolvimento pode ser observada em conjuntos de características ou em estruturas específicas, e pode inclusive participar dos processos de diferenciação entre espécies filogeneticamente próximas. Por exemplo, a posição relativa da boca em alguns peixes nativos da América do Sul é utilizada por pesquisadores como uma característica-chave para diferenciar espécies, mas estudos recentes sugerem que essa variável responde aos sinais do ambiente de desenvolvimento quando alevinos (peixes "recém-nascidos") são mantidos em diferentes condições de forrageamento (busca por alimento), como mostra a figura 5B. A responsividade do desenvolvimento a estímulos ambientais (plasticidade fenotípica) é uma propriedade inerente ao sistema; já o potencial de resposta possui bases genéticas e, portanto, seria herdável.

A supressão do potencial de produzir variação fenotípica em resposta a sinais ambientais ou genéticos é o que chamamos de canalização (figura 5A). Em contraste com a definição de plasticidade fenotípica, no processo de canalização o desenvolvimento reduz consideravelmente a capacidade de responder a sinais ambientais ou sofrer efeitos de mutações, resultando, em última instância, na produção de características fenotípicas constantes e consistentes, mesmo quando há perturbação dos processos de desenvolvimento.

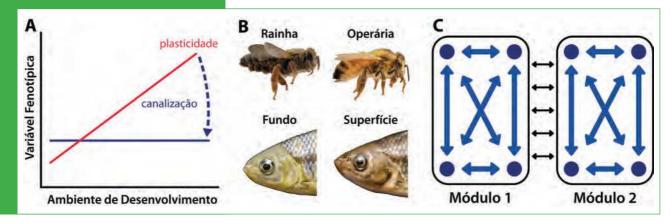
#### Evolvabilidade, modularidade e robustez

O termo evolvabilidade se refere ao potencial de evolução de adaptações em determinada linhagem. A evolvabilidade se relaciona com o potencial do desenvolvimento para revelar, em uma linhagem, novos fenótipos que sejam eventualmente disseminados por seleção natural. A evolvabilidade de um sistema é fortemente conectada a dois mecanismos: modularidade e robustez.

É possível decompor o corpo de um animal em partes. Por exemplo, patas dianteiras e traseiras são partes de um cachorro, e essas partes são compostas por outras partes menores (como coxa, jarrete e pés). A modularidade se refere às propriedades de dissociação e interdependência entre as partes que compõem um sistema, e indica a força da integração entre diferentes partes de um organismo. Os módulos são subunidades do corpo que mantêm grande interação entre si (figura 5C). Por exemplo, a força de interação entre os ossos das patas de um cachorro é constante, e supera a força de interação

entre patas e cauda — estas integram módulos diferentes. Consequentemente, um módulo pode apresentar certa autonomia de suas propriedades, preservando uma identidade estrutural ou funcional mesmo quando outras partes do sistema são alteradas. É uma grande contribuição para a evolvabilidade.

e modularidade A - Ilustração hipotética de sinal ambiental. B, superior - Ilustração de dieta. B, inferior - Indivíduos de peixes Meposição relativa da boca segundo as condiQuando o conceito de modularidade é aplicado a um organismo, os módulos podem ser classificados como funcionais, quando agregam elementos que interagem durante o desempenho de uma função (como os ossos da mandíbula e da maxila que atuam conjuntamente durante a mastigação), ou de desenvolvimento, compostos por estruturas que se formam a partir das mesmas vias de desenvolvimento no embrião. O conceito de modularidade pode ser aplicado, ainda, a diferentes níveis de organização biológica, incluindo o nível molecular (sequências de nucleotídeos nos genes). Por exemplo, uma determinada região regulatória pode possuir elementos que expressam uma "arquitetura modular" (figura 3A). Nesse caso, alterações em determinadas regiões de regulação (por exemplo, as regiões em azul claro na figura 3A) podem modificar a expressão de um gene em um contexto específico de desenvolvimento, como a indução de proliferação celular no broto que origina os braços e pernas em um animal. Isso, no entanto, sem interferir na atuação desse mesmo gene em outras funções de desenvolvimento, como a formação do sistema nervoso central.



O termo robustez expressa a estabilidade de uma característica diante da exposição do organismo a determinadas perturbações. Por exemplo, se o número de ossos na nadadeira de um peixe se mantém mesmo quando os indivíduos se desenvolvem na presença de poluentes ou em temperaturas mais elevadas, interpretamos que essa característica tem bastante robustez. Embora, inicialmente, essa propriedade do sistema possa parecer oposta à sua evolvabilidade, a robustez pode conferir estabilidade ao processo de desenvolvimento, modulando a quantidade e a qualidade de variação fenotípica herdável e contribuindo para a persistência de determinadas características na linhagem. Em conjunto, robustez e modularidade

contribuem para a evolvabilidade porque determinam o potencial de persistência de determinadas características e definem a predisposição dos organismos para futuras mudanças evolutivas, inclusive com origem de novas estruturas e/ou funções.

#### Novidades evolutivas e homologia dos tipos celulares

O conceito de novidades evolutivas é muito mais antigo que a Evo-Devo atual: foi discutido por Darwin e até mesmo por seus antecessores. Sua definição pode ser dividida em duas categorias. A mais clássica foca na origem da função (como voo ou visão), enquanto a mais moderna e utilizada pela Evo-Devo aborda a origem estrutural, enfatizando a origem e os processos de desenvolvimento das novas estruturas morfológicas. Em particular, são investigados o controle genético e os tipos celulares ou tecidos que surgiram na origem do novo fenótipo. As novidades evolutivas podem residir em quatro premissas principais: modificações de elementos pré-existentes, multifuncionalidade, redundância e modularidade.

Nos últimos anos, diversos grupos têm estudado as novidades evolutivas relacionadas a estruturas, utilizando o seguenciamento de genomas, avaliando a expressão de genes e identificando os tipos de células que existem nos diferentes organismos. Estudos recentes em Evo-Devo utilizando dados de sequenciamento de células únicas (single-cell sequencing) sugerem que os tipos celulares podem ser categorizados a partir do perfil de expressão dos genes em cada célula. Isso viabiliza a identificação de tipos celulares equivalentes (ou homólogos). Na formação das estruturas morfológicas associadas a novidades evolutivas, observa-se o surgimento de um ou mais tipos celulares com padrões de expressão dos genes que diferem dos tipos ancestrais. Portanto, antigas vias de sinalização podem ser cooptadas em uma nova função ou novas vias de sinalização podem surgir. Exemplos clássicos de novidades evolutivas incluem os ocelos nas asas de borboletas (figura 4A), os chifres em algumas espécies de besouros, as carapaças nas tartarugas, a placenta em diversos animais, os pelos e glândulas em mamíferos, e as mãos e pés dos tetrápodes.

# Aplicações da Evo-Devo: conservação, saúde e biotecnologia

A Evo-Devo vem contribuindo significativamente para a expansão do arcabouço conceitual da teoria evolutiva após a Síntese Moderna, sobretudo ao revisitar discussões acerca da evolução gênica e genômica, homologias e novidades evolutivas sob uma nova ótica. Além disso, como vimos ao longo deste capítulo, a área incorpora como temas centrais de análise e investigação os conceitos de evolvabilidade, modularidade e robustez, plasticidade e canalização (figura 2).

Nas últimas décadas, avanços tecnológicos produziram um aporte considerável de dados empíricos complementares a essas discussões teóricas. As contribuições da Evo-Devo, então, ultrapassam as fronteiras teóricas do conhecimento em evolução, fornecendo elementos para aplicações práticas em diversas áreas. Por exemplo, estudos em Evo-Devo podem influenciar as análises sobre o impacto de mudanças climáticas decorrentes do aquecimento global. Alterações em parâmetros ambientais frequentemente afetam os índices absolutos de mortalidade e sobrevivência. Entretanto, respostas na ontogenia desencadeadas por sinais ambientais (plasticidade do desenvolvimento) podem alterar o intervalo de distribuição de variantes fenotípicas na população, resultando até mesmo na expressão de fenótipos não encontrados nas condições ambientais anteriores e viabilizando processos adaptativos. A incorporação desse tipo de informação na avaliação dos impactos de mudanças climáticas pode contribuir com diagnósticos de risco e delineamento de estratégias de conservação.

Interfaces entre Evo-Devo, biotecnologia e saúde também são notórias. O conhecimento dos processos de desenvolvimento em vetores de doenças, como os mosquitos Aedes aegypti (dengue) e Anopheles gambiae (malária) e o barbeiro Rhodnius prolixus (doença de Chagas) permite a elaboração de ferramentas para monitoramento de larvas e ninfas em ambientes urbanos. A compreensão de diversas síndromes identificadas em recém-nascidos também presume o conhecimento do funcionamento de genes durante o desenvolvimento embrionário. Novas estratégias biotecnológicas para casos de trauma recebem aporte dos estudos que avaliam a capacidade de regeneração de órgãos e tecidos em diferentes espécies de vertebrados e invertebrados e suas relações com as vias de desenvolvimento ativas durante a formação inicial das estruturas perdidas. Revisitando a afirmação de Theodosius Dobzhansky de que "nada na biologia faz sentido exceto à luz da evolução", poderíamos sugerir que "muito do que há na Biologia pode ser explicado à luz da Evo-Devo".

### Referências

LOFEU, L., KOHLSDORF, T. Contribuições da EvoDevo para a herpetologia brasileira. In: TOLEDO, L.F. (Org.), Herpetologia brasileira contemporânea. São Paulo: Sociedade Brasileira de Herpetologia, 2021. p. 152-162.

MARCELLINI, S., GONZÁLEZ, F., SARRA-ZIN, A.F., PABÓN-MORA, N., BENÍTEZ, M., PIÑEYRO-NELSON, A., REZENDE, G.L., MAL-DONADO, E., SCHNEIDER, P.N., GRIZANTE, M.B., DA FONSECA, R.N., VERGARA-SILVA, F., SUAZA-GAVIRIA, V., ZUMAJO-CARDONA, C., ZATTARA, E.E., CASASA, S., SUÁREZ-BARON, H., BROWN, F.D. Evolutionary Developmental Biology (Evo-Devo) Research in Latin America. Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution, 328(1-2):5-40, 2017.

PIGLIUCCI, M. MÜLLER, G.B. Evolution, the Extended Synthesis. Cambridge: MIT Press, 2010.

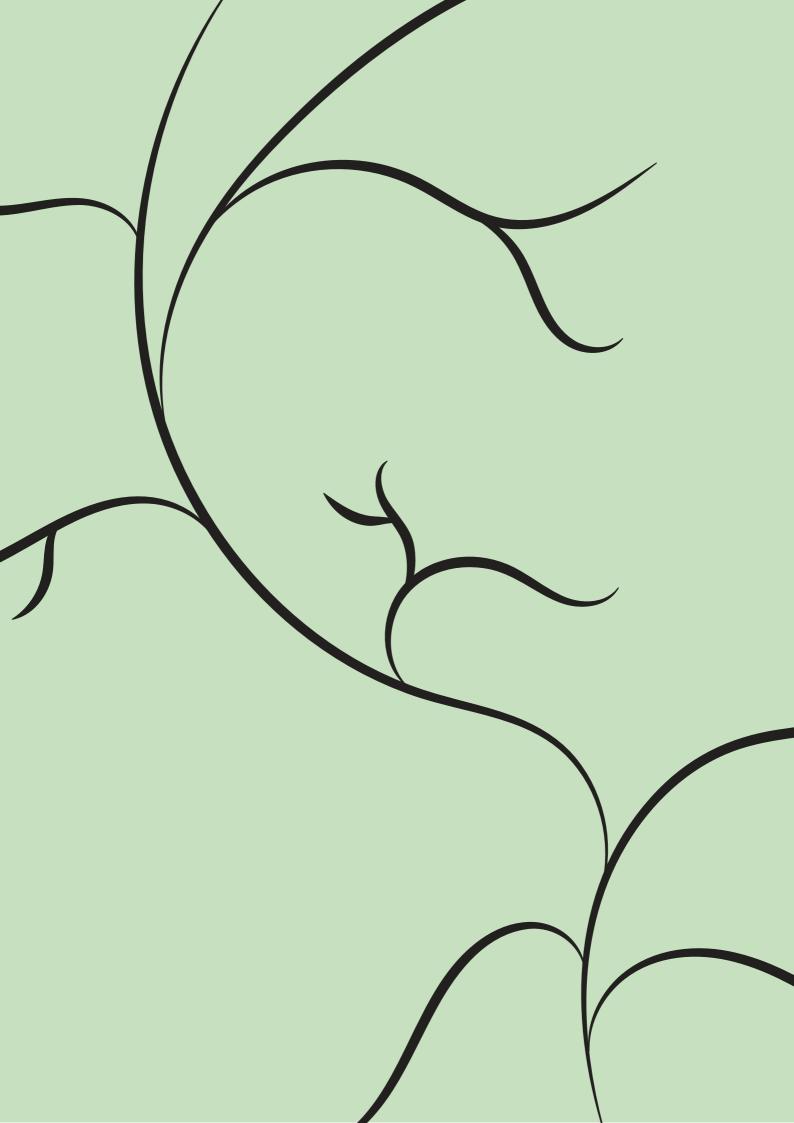
WEST-EBERHARD, M.J. Developmental Plasticity and Evolution. New York: Oxford University Press, 2003.

### Sugestões de leitura

Evo-Devo verde-amarela: Biologia evolutiva do desenvolvimento ganha espaço no Brasil, de Henrique Marques-Souza, Igor Schneider, Tiana Kohlsdorf e Rodrigo Nunes-da-Fonseca - 2012, Ciência Hoje

Infinitas Formas de Grande Beleza, de Sean B. Carroll - 2006, Editora Zahar

Mais que seleção: o papel do ambiente na origem e evolução da diversidade fenotípica, de Leandro Lofeu e Tiana Kohlsdorf - 2015, Genética na Escola (Sociedade Brasileira de Genética), 10(1):10-19







## Fósseis:

### testemunhas da história da vida na Terra



Alexander W. A. Kellner

Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ)

### Marina Bento Soares

Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ)

# m coelho no Pré-Cambriano!

Foi essa a resposta que John B.S. Haldane (1892-1964), célebre geneticista que, na década de 1940, protagonizou, junto a outros eminentes cientistas, a Teoria Sintética da Evolução, deu a um jornalista quando ouviu a seguinte pergunta: "o que derrubaria a Teoria da Evolução?". A segurança demonstrada por Haldane, no sentido de que era impossível se encontrar um fóssil de coelho (ou de qualquer outro mamífero) em rochas do período Pré-Cambriano (de 4.500 milhões a 542 milhões de anos atrás), vinha do conhecimento geológico e paleontológico acumulado desde o século XVII. Ao longo de décadas, pesquisas apresentaram sinais cada vez mais claros de que os fósseis são evidências concretas e palpáveis da evolução biológica. Eles indicam, ainda, que existe uma sequência no surgimento e diversificação das espécies.

Figura 1. Ilustração da resposta de Haldane: um coelho inserido no cenário de um mar do Pré-Cambriano. (Fonte: modificado a bição no Smithsonian Institution. Foto: Ryan Somma/sob CC BY-SA 2.0)

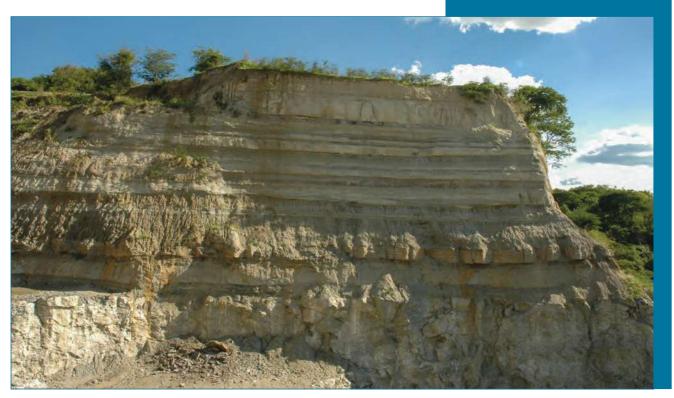


Antes do século XVII, fósseis eram geralmente tratados nas culturas antigas como objetos inanimados extraídos da terra e usados como amuletos, adornos e medicamentos ou, então, interpretados como restos de seres mitológicos como dragões, grifos e ciclopes. Eles passaram a ter valor para a ciência a partir do desenvolvimento de duas grandes áreas do conhecimento que possuem uma enorme interface justamente preconizada pelas evidências da vida preservadas nas camadas de rochas sedimentares: as geociências e as ciências biológicas. Ambas realizaram contribuições fundamentais no entendimento sobre a idade da Terra e sobre a evolução e diversificação da vida ao longo do tempo.

Até o final do século XVIII, a ciência ocidental era bastante influenciada pelo cristianismo, e muitos cientistas acreditavam que a Terra

tinha sido criada havia cerca de 6 mil anos. Esse tempo foi estimado por um religioso irlandês, o Arcebispo James Ussher (1581-1656), que calculou o tempo médio de duração de cada geração relatada na Bíblia (desde Adão e Eva) fazendo um somatório delas. Como resultado, estipulou que a Terra teria sido criada no dia 23 de outubro de 4004 a.C., um domingo (naturalmente). Esse dado foi publicado em sua obra "Os Anais do Mundo" ("The Annals of the World"), em 1658. Mas, já desde muito cedo, o conhecimento científico começou a encontrar lugar de fala em meio a crenças religiosas, muitas vezes estabelecendo um claro (ou velado) conflito. O dinamarquês Nicolau Steno (Nicolás Stenon, 1638-1686), por exemplo, apesar de ser padre, era naturalista, como muitos religiosos dessa época, que dispunham de tempo e recursos para seus estudos. Ele contribuiu de forma essencial ao estabelecer que a deposição das diversas camadas de rochas sedimentares, chamadas de estratos, seguia uma ordenação não aleatória. A partir da Lei ou Princípio da Superposição, Steno postulou que os estratos se depositam originalmente de modo horizontal, numa ordem constante. Assim, em qualquer sucessão de camadas de rochas sedimentares (que não tenha sofrido deformação), o estrato mais antigo posiciona-se mais abaixo, e os estratos mais novos posicionam-se acima deste, sucessivamente (figura 2). Foi na obra "Dissertationis prodromus" (1669) que Steno estabeleceu essa e outras leis que até hoje são a base da estratigrafia — área da geologia que estuda, descreve e classifica estratos de rocha e sua correlação espacial e temporal. Outra contribuição importante de Steno por meio dessa obra foi o estudo pioneiro sobre como os restos orgânicos tornavam-se "petrificados", ou seja, fossilizados.

Figura 2. Afloramento de rochas sedimentares da Formação Romualdo (Cretáceo Inferior), Ceará, Brasil. Note as inúmeras camadas depositadas horizontalmente, em sequência, da mais antiga, na base, para a mais nova, no topo. (Foto: Alexander Kellner)





Steno preparou o caminho para que, mais tarde, um outro cientista, o escocês James Hutton (1726-1797), percebesse que a antiguidade da Terra era bem diferente daquela proposta pelo Arcebispo Ussher. Hutton se baseou na premissa de que as leis da natureza não mudam através dos tempos, para conjecturar que os mesmos processos geológicos observados na Terra atualmente também teriam atuado no passado. Essa constatação deu origem ao Princípio do Uniformitarismo. Dessa forma, ele entendeu que o tempo necessário para moldar o relevo terrestre, formando cadeias de montanhas, vales, rios, ilhas e oceanos, ia muito além do tempo bíblico de 6 mil anos. É dele a frase "nenhum vestígio de começo e nenhuma perspectiva de fim", dita em referência à idade da Terra. Devido a isso, James Huttton é considerado o descobridor do "tempo profundo". Hutton não dispunha de métodos para estimar a antiguidade do planeta em termos absolutos. Isso só foi possível com a descoberta da radioatividade, no final do século XIX. Porém, antes disso, sua obra "Teoria da Terra" ("Theory of the Earth"), de 1788, passou a ser referência para que outros cientistas se debruçassem na busca de metodologias para datação de rochas e começassem a construir a tabela do tempo geológico baseada na ordenação e correlação dos fósseis dentro dos diferentes estratos.

A partir do século XIX, foi possível entender como os fósseis contidos nas rochas sedimentares poderiam ser usados para auxiliar na estratigrafia, ou seja, na análise do empilhamento das camadas de rochas sedimentares e nas correlações temporais entre camadas em áreas geográficas distantes. Nesse âmbito, dois desses cientistas merecem destaque: Georges Cuvier (1769-1832) e William Smith (1769-1839).

Considerado pai da paleontologia de vertebrados, Cuvier tinha grande interesse por fósseis. Em seus estudos na área da Bacia de Paris, ele verificou que cada camada de rocha sedimentar continha ossos de espécies particulares, e que, ao longo das sequências sedimentares, espécies desapareciam, sendo substituídas por novas. Além disso, o cientista observou que tais fósseis, especialmente os de vertebrados (como mastodontes), pertenciam a animais que não viviam mais na Terra. Em sua obra "Discurso sobre as revoluções na superfície do globo" ("Discours sur les révolutions de la surface du globe"), de 1825, Cuvier apresentou o Princípio da Sucessão Biótica. Partindo da premissa de que os fósseis ocorrem no tempo geológico em uma determinada ordenação, e tendo como base o Princípio da Superposição de Steno, Cuvier estabeleceu que os fósseis mais antigos posicionavam-se nos estratos mais inferiores que os mais jovens.

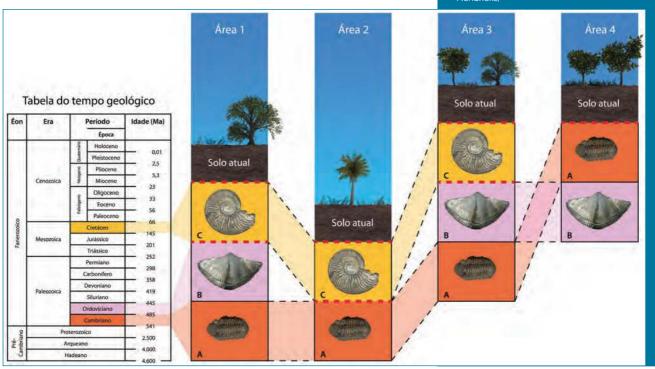
Outra contribuição de Cuvier foi o conceito de extinção. Para ele, a sucessão de diferentes fósseis ao longo das camadas era resultado de extinções catastróficas que ocorreram algumas vezes na história da Terra. Nessa concepção, após cada evento de extinção local, organismos provenientes de outros lugares ocupavam os ambientes deixados

vagos, o que ele chamou de "ir e vir de faunas". Essa teoria de Cuvier é chamada de catastrofismo. Curiosamente, Cuvier era um opositor das ideias evolucionistas que emergiam à sua época, pensamentos de cientistas como Georges De Buffon (1707-1788) e Jean-Batiste de Lamarck (1744-1829). Mesmo assim, suas observações foram muito importantes para o desenvolvimento da teoria da evolução.

O inglês William Smith era um agrimensor que realizava trabalhos em canais e minas. Em 1801, ele publicou sua contribuição mais importante: um mapa geológico de quase toda a Grã-Bretanha, decorrente de suas viagens. Como consequência, ele observou que os mesmos tipos de fósseis apareciam em determinadas camadas de rochas sedimentares e que isso se repetia em diferentes regiões. Isso gerou o Princípio da Correlação Fossilífera, concebido em sua obra "Estratos identificados pela disposição de fósseis" ("Strata Identified by Organized Fossils"), publicada inicialmente em 1816. Tal princípio postula que os fósseis se sucedem no tempo geológico em idades determinadas e que camadas contendo os mesmos fósseis devem ter idades equivalentes e podem ser correlacionadas. O princípio de Smith é o cerne da bioestratigrafia, subárea da estratigrafia que se preocupa com a variação temporal e espacial do conteúdo fossilífero nas sucessões de camadas sedimentares.

Assim, com o auxílio dos fósseis, estavam criadas as bases para um correto empilhamento das camadas de rochas e sua correlação temporal (figura 3). Esse método é conhecido como datação relativa. Com esse avanço de conhecimento, por volta de 1850, a sequência de períodos (e fósseis) no continente europeu era bem conhecida, o que

Figura 3. Diagrama simplificado ilustrando os princípios da estratigrafia/bioestratigrafia. Em quatro áreas geográficas distantes, tem-se uma sucessão de camadas de rochas sedimentares (estratos) contendo fósseis. Na Área **1**, três camadas (A, B e C) estão representadas, da camada A é de uma espécie de trilobita que viveu no período Cambriano; o fóssil da camada B é um braquiópode do Ordoviciano; e o fóssil da camada C é um amonite do Cretáceo (ver Tabela do tempo geológico). Na Área 1, a sucessão de camadas e fósseis está de acordo com os princípios da Superposição e da Sucessão Biótica. As camadas de rochas das Áreas 2, 3 e 4 podem ser correlacionadas com as da Área 1 com base no Princípio tracejadas). Note que, na **Área 2**, a camada B não aparece, e, na **Área 4**, além da camada C também estar faltando, há uma inversão na ordem das camadas A e B. Tal inversão ocorre na natureza, sendo produto de movimentos de rochas. A inversão das camadas A e B na Área 4 só pode ser detectada por causa dos fósseis: não seria natural encontrar um braquiópode do Ordoviciano abaixo de um trido Cambriano se formaram bem antes das rochas do Ordoviciano. Note que as linhas vermelhas tracejadas representam discordâncias, ou seja, uma descontinuidade temporal no registro sedimentar devido à erosão ou não-deposição. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo. Fotos: morphology, Jaleigh Q. Pier; Specimen of the ammonite Quenstedtoceras sp., Jonathan R. Hendricks)



viabilizou as primeiras propostas de tabela de tempo geológico com base em datação relativa. E os nomes dados aos períodos geológicos na época (como Cambriano, Siluriano, Permiano e Cretáceo) são utilizados até hoje. Com esse método, no entanto, as estimativas de idade da Terra e de duração dos diversos períodos eram apenas tentativas.

Com a descoberta da radioatividade, estudos posteriores possibilitaram um refinamento maior na datação das camadas, atualmente conhecida como datação radiométrica (ver mais adiante).

### Darwin e a geologia

Quando o jovem Charles Darwin (1809-1882) partiu em sua viagem no navio inglês H.M.S. Beagle em 1831, já se sabia que: (1) a Terra era muito antiga, talvez tendo centenas de milhões de anos, (2) os fósseis eram restos e vestígios de organismos que viveram no passado, (3) os fósseis podiam determinar a ordem das camadas de rochas e sua correlação temporal e espacial, e (4) em grupos de organismos que tinham representantes viventes, os fósseis posicionados nas camadas mais superiores apresentavam características mais parecidas com os organismos atuais do que aqueles das camadas mais inferiores.

Carregando essa bagagem de conhecimento, Darwin foi bastante influenciado por Charles Lyell, um geólogo inglês. Em sua obra "Princípios da Geologia" ("Principles of Geology", de 1830), Lyell lançou mão do uniformitarismo de James Hutton para assumir que os processos geológicos teriam operado lenta e gradualmente no passado da Terra sem a ocorrência de grandes catástrofes. Darwin leu a obra de Lyell durante sua longa viagem a bordo do Beagle, e foi com base no cenário de estabilidade geológica proposto por Lyell que Darwin começou a conceber a Teoria da Evolução por Seleção Natural, apresentada em 1858 (junto a Alfred Russel Wallace, 1823-1913). Em 1859, finalmente, Darwin publicou sua obra "A Origem das Espécies" ("The Origin of Species"). Dois capítulos do livro são dedicados ao registro geológico e aos fósseis, com o comentário de que "quem ler a grande obra de sir Charles Lyell sobre os princípios da geologia, à qual os futuros historiadores atribuirão, com justo título, uma revolução nas ciências naturais, sem reconhecer a prodigiosa duração dos períodos decorridos, pode fechar aqui este volume".

Na época de Darwin e Lyell, as estimativas de idade da Terra e períodos geológicos eram ainda baseadas na datação relativa. Darwin, por exemplo, estimou que o período Cretáceo abrangia cerca de 300 milhões de anos e que a Terra teria bilhões de anos de existência. Errou na primeira, uma vez que a duração do Cretáceo é de 79 milhões de anos, mas acertou na segunda.

Foi só depois da descoberta da radioatividade, em 1896, pelo físico francês Antoine-Henri Becquerel (1852-1908), e sua posterior aplicação para datação de rochas ígneas usando isótopos radioativos, que a primeira tabela do tempo geológico (incluindo datações absolutas, que possibilitam obter idades em bilhões ou milhões de anos) foi publicada — o que ocorreu em 1913. Apesar desse grande avanço, à época, a idade da Terra foi estimada em "apenas" 1,6 bilhão de anos.

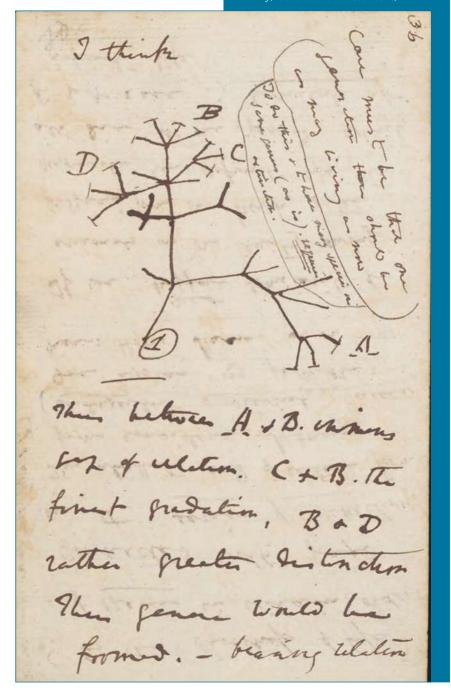
Mais de 40 anos depois, em 1956, o geoquímico americano Clair Patterson (1922-1995) chegou aos hoje consensuais 4,56 bilhões

de anos. A conclusão foi possível por meio de datações absolutas feitas em meteoritos que se formaram na mesma época que o nosso planeta. Com atualizações publicadas quase anualmente pela Comissão Internacional de Estratigrafia (ICS, na sigla em inglês), a tabela do tempo geológico mostra esses bilhões de anos organizados em éons, eras, períodos e épocas, refletindo os avanços das ciências geológica e biológica acumulados ao longo dos séculos.

Esse tempo profundo que foge aos nossos padrões de referência é o pano de fundo da evolução: permite que se entenda seu funcionamento, tendo como principal mecanismo a seleção natural pautada por eventos de especiação e extinção das espécies. Trata-se de uma dinâmica que vem ocorrendo na Terra há cerca de 3,5 bilhões de anos. Nesse sentido, os fósseis, depositados em distintas camadas de rochas ao longo do tempo geológico, são ferramentas essenciais na investigação das primeiras evidências de presença da vida no planeta e de como ela evoluiu e se diversificou.

Darwin foi o primeiro cientista a apresentar um esboço de uma árvore evolutiva (filogenética), mostrando que os diversos grupos de

Figura 4. O famoso diagrama "I think" de Charles Darwin, em um de seus cadernos (1867). Essa seria a primeira representação de uma árvore evolutiva (filogenética). (Foto: imagem cedida pela Cambridge University Library, todos os direitos reservados)



seres vivos, fósseis e viventes, compartilham uma ancestralidade comum, formando uma grande árvore da vida com milhares de ramos (figura 4).

Uma das questões que afligiam Darwin era a escassez (e até mesmo a

falta) de formas intermediárias no registro fóssil que ajudassem a re-

Figura 5. Fóssil de Archaeopteryx lithographica depositado no Museu de História Natural de Berlim. A - Exemplar completo, B detalhe da impressão das penas. Escala em cm. (Fotos: Alexander Kellner)



evidenciassem o passo a passo evolutivo das diversas linhagens de seres vivos. No capítulo 10 de "A Origem das Espécies", intitulado "Insuficiência dos documentos geológicos", Darwin escreveu: "..., por que não regurgita de formas intermediárias cada formação geológica, em cada camada das que a compõem? A geologia não revela seguramente uma série orgânica bem graduada, e nisto é, talvez, que consiste a objeção mais séria que se pode opor à minha teoria".

Curiosamente, um dos fósseis mais famosos, usado recorrentemente como exemplo de forma intermediária ou "elo perdido" entre répteis e aves, é Archaeopteryx lithographica. A espécie foi descrita em 1860, um ano após a publicação da primeira edição de "A Origem das Espécies", com base em uma única pena isolada preservada nos calcários de idade jurássica da famosa Formação Solnhofen, na Alemanha. Na concepção da época, a pena só poderia pertencer a uma ave (daí o nome da espécie, do grego archaeo = antiga e pteryx = asa) e o fato se confirmou no mesmo ano, quando um espécime completo foi coletado (figura 5).

A anatomia de Archaeopteryx chamou a atenção do cientista Thomas Huxley (1825-1895), fiel amigo de Darwin. Ele percebeu traços reptilianos no esqueleto, especialmente semelhantes aos de um dinossauro chamado Compsognathus longiceps, também proveniente de Solnhofen.

**Figura 6. A -** Dinossauro terópode não-aviano *Microraptor gui*, do Cretáceo da China.

B - Detalhe das penas, presentes nos mem-

bros anteriores e posteriores, além da cauda.

Assim como Compsognathus, Archaeopteryx era um animal pequeno (tamanho de uma codorna), tinha dentes, uma longa cauda e mãos portando garras. Porém, Archaeopteryx tinha asas e era coberto por penas, características consideradas exclusivas das aves (pelo menos naquela época). Em edições posteriores de "A Origem das Espécies", Darwin acrescentou comentários sobre Archaeopteryx: "Até muito recentemente, os paleontólogos afirmavam que a classe toda das Aves aparecera repentinamente durante a era eocênica. [...] Mais recentemente ainda, descobriu-se nas camadas oolíticas de Solnhofen uma curiosa ave, o Archaeopteryx, cuja cauda de lagarto alongada apresenta em cada articulação um par de penas, e cujas asas são armadas de garras livres. Algumas poucas descobertas recentes provam, tão eloquentemente como esta, quão limitados são os nossos conhecimentos sobre os antigos habitantes do globo".

Passados mais 170 anos de "A Origem das Espécies", muitas das lacunas observadas por Darwin foram preenchidas por achados fósseis extraordinários. São evidências que documentam as sucessivas etapas de diferenciação ocorridas em distintos grupos taxonômicos.

Por exemplo, as semelhanças entre *Archaeopteryx* e dinossauros possibilitaram uma mudança de paradigma: as aves deixaram de ser vistas como uma classe zoológica à parte, separada da classe dos répteis. Na concepção atual, aves são répteis (Reptilia) e se originaram dentro de um grupo de dinossauros (Dinosauria), os terópodes (Theropoda). Assim, os paleontólogos usam os termos "dinossauros não-avianos" para designar os terópodes fora do grupo Aves, e "dinossauros avianos" para se referir às aves (figura 6). Essa íntima relação de parentesco entre terópodes e aves é corroborada por um robusto conjunto de evidências paleontológicas. Além das características compartilhadas pelos esqueletos de aves e dinossauros (até fúrcula, ossinho da sorte das aves, está presente no esqueleto dos terópodes!), dinossauros emplumados abundam no registro fossilífero, mostrando que penas (estruturas derivadas da epiderme) não são exclusividade

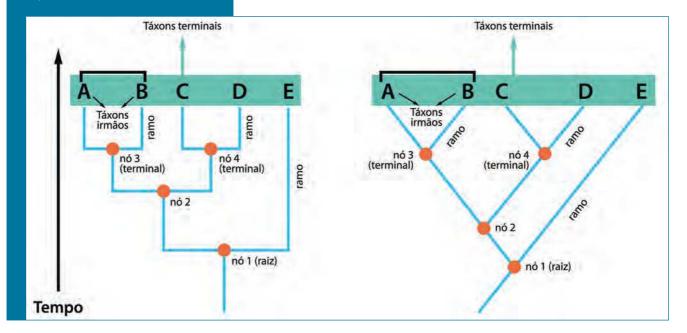
(Fotos: Alexander Kellner)

Resident Management of Managem

das aves. Hoje, quando uma pena isolada é encontrada em uma rocha jurássica ou cretácea, logo os paleontólogos levantam a dúvida: é de ave ou de terópode não-aviano?

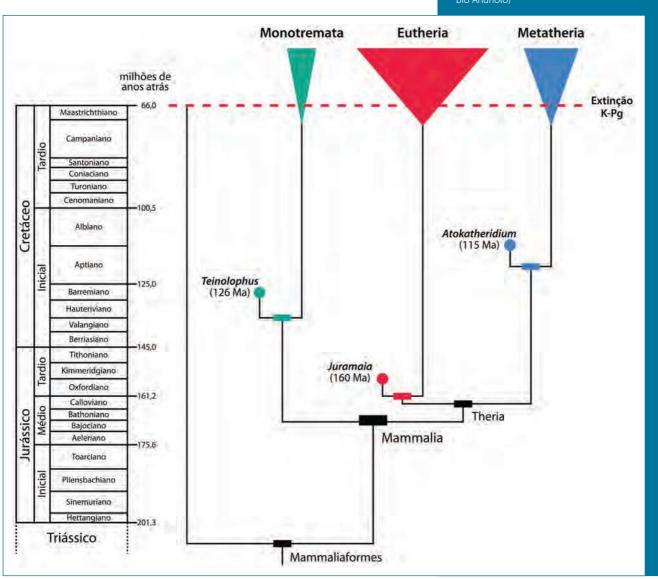
O atual conhecimento paleontológico permite postular, na coluna do tempo geológico, a origem e a extinção dos diversos grupos de organismos e até mesmo fazer previsões quando não há fósseis intermediários conhecidos. Como visto em capítulos anteriores, evidências bioquímicas e moleculares indicam que a vida é monofilética - ou seja, todos os organismos viventes e extintos são descendentes de um mesmo ancestral comum, conhecido como LUCA (Last Universal Common Ancestor). A sistemática filogenética ou cladística criada pelo entomólogo Willi Hennig (1913-1976) se baseia na ancestralidade comum propagada por Darwin. Nessa escola, clado é o nome que se dá a um grupo natural (monofilético) formado por organismos aparentados entre si, descendentes de um mesmo ancestral. Essas relações de parentesco podem ser graficamente representadas por uma árvore filogenética, denominada cladograma. Dentro de um cladograma podem estar inseridos clados sucessivos cada vez menos abrangentes, cada um deles marcado pela presença de um ancestral comum (indicado por um nó) que apresentou novidades evolutivas, em geral vantajosas, as quais foram herdadas pelos membros do clado. Dois clados que divergiram, mas são unidos por um ancestral comum, são chamados clados-irmãos, assim como duas espécies que divergiram, mas são unidas por um ancestral comum, são chamadas espécies-irmãs. Em uma sucessão de clados, o menor possível é aquele que representa as relações de parentesco entre duas espécies (as espécies-irmãs). Táxon é o termo usado para qualquer unidade taxonômica, seja um clado ou uma espécie (figura 7).

Figura 7. Duas formas de representação de cladogramas. Em ambas podemos observar uma sucessão de clados ao longo do tempo, representando a história evolutiva de determinado grupo de organismos. Os menores clados são aqueles representados por A+B e C+D, considerados táxons-irmãos. Cada nó do cladograma marca a presença de um ancestral-comum de todos os representantes da para a ABC/Fábio Andriolo)



Em um cladograma, se dois táxons-irmãos divergiram contemporaneamente a partir de um ancestral comum, então eles devem aparecer no mesmo nível estratigráfico (temporal) no registro fóssil. Para elucidar melhor isso, tomemos como exemplo o clado Mammalia. A linhagem mamaliana, que tem os cinodontes como seus precursores, apresenta seus primeiros registros no final do período Triássico (~210 milhões de anos), sendo representada por formas denominadas Mammaliaformes (figura 8). Quando nos referimos a Mammalia, estamos falando do grupo que reúne o último ancestral comum dos mamíferos atuais e todos os seus descendentes — viventes e extintos - relacionados aos monotremos (Monotremata, como ornitorrinco e equidna), marsupiais (Metatheria, como gambá, canguru e coala) e placentários (Eutheria, como cavalos, tigres, coelhos, morcegos, primatas e baleias). Hoje, o registro fóssil aponta que o mamífero mais antigo relacionado ao grupo dos placentários é Juramaia sinensis, da China, com idade de cerca de 160 milhões de anos (Ma). Os mais antigos monotremados são representados por Teinolophus trusleri e

Figura 8. Cladograma simplificado com as relações de parentesco dentro do clado Mammalia. O registro de *Juramaia* no Jurássico estende o tempo de divergência entre Monotremata, Metatheria e Eutheria para antes de 160 milhões de anos atrás. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)



Steropodon galmani (~126-100 Ma), da Austrália, e os mais antigos marsupiais têm seu primeiro aparecimento no registro fóssil marcado por Atokatheridium boreni e Oklatheridium szalayi (~115-106 Ma), na América do Norte. Levando em consideração que o clado Mammalia é monofilético, a sistemática filogenética permite inferir que o último ancestral comum de monotremos, marsupiais e placentários, posicionado na base do clado Mammalia, deve ter vivido pelo menos alguns milhões de anos antes de Juramaia. E, mesmo não havendo fósseis de monotremos e de marsupiais tão antigos quanto Juramaia, sua presença é prevista em um cladograma calibrado no tempo (figura 8). A visão de que mamíferos têm uma origem mesozoica que precederia o período Cretáceo é defendida desde o final da década de 1940. Essa ideia é sustentada pelo fato de que o exponencial aumento de achados fósseis desde então mostrou que novos fósseis praticamente não têm alterado a percepção geral dos padrões evolucionários. Pelo contrário, eles preenchem lacunas previstas pelos paleontólogos. Para além do exemplo dos mamíferos, constata-se que diversos grupos — sejam vertebrados, invertebrados, plantas ou microorganismos — têm estabilidade nas suas histórias evolutivas, o que se mantém devido à robustez dos dados paleontológicos e geológicos.

O corpo de conhecimento atual que alia informações extraídas dos fósseis e das rochas (anatômicas, evolutivas e estratigráficas) com a sistemática filogenética, integrando-os com áreas como a genética molecular (relógios moleculares) e a biologia evolutiva do desenvolvimento (Evo-Devo), só reforça a constatação de Haldane: permite-nos afirmar, com segurança inabalável, que nunca iremos encontrar um coelho, ou qualquer mamífero, no Pré-Cambriano, tampouco em toda a Era Paleozoica!

#### Referências

BRUSATTE, S., LUO, Z.X. Ascent of Mammals. Scientific American, 314(6):28-35, 2016.

CARNEIRO, C.D.R., MIZUSAKI, A.M.P., ALMEI-DA, F.F.M. A determinação da idade das rochas. **Terræ Didatica**, 1(1):6-35, 2005.

DARWIN, C. **A Origem das Espécies** (1859). São Paulo: Hemus Editora, 1981.

FLANNERY, T.F., RICH, T.H., VICKERS-RICH, P., VEATCH, E.G., HELGEN, K.M. The Gondwanan Origin of Tribosphenida (Mammalia). Alcheringa: **An Australasian Journal of Palaeontology**, 46(3-4):277-290, 2022.

PAESI, R.A., FIEDLER, M.S., PAES NETO, V.D. Sistemática Filogenética na Sala de Aula. In: ARAÚJO, L.A.L., VIEIRA, G.C. (Orgs.), Ensino de Biologia: uma perspectiva evolutiva, Volume II: Biodiversidade δ Evolução. Porto Alegre: Instituto de Biociências da UFRGS, 2021. p. 13-46.

RAUGUST, T. Evolução sob a perspectiva do registro fóssil. In: SOARES, M.B. (Org.), **Paleontologia na Sala de Aula**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2015. p. 129-164.

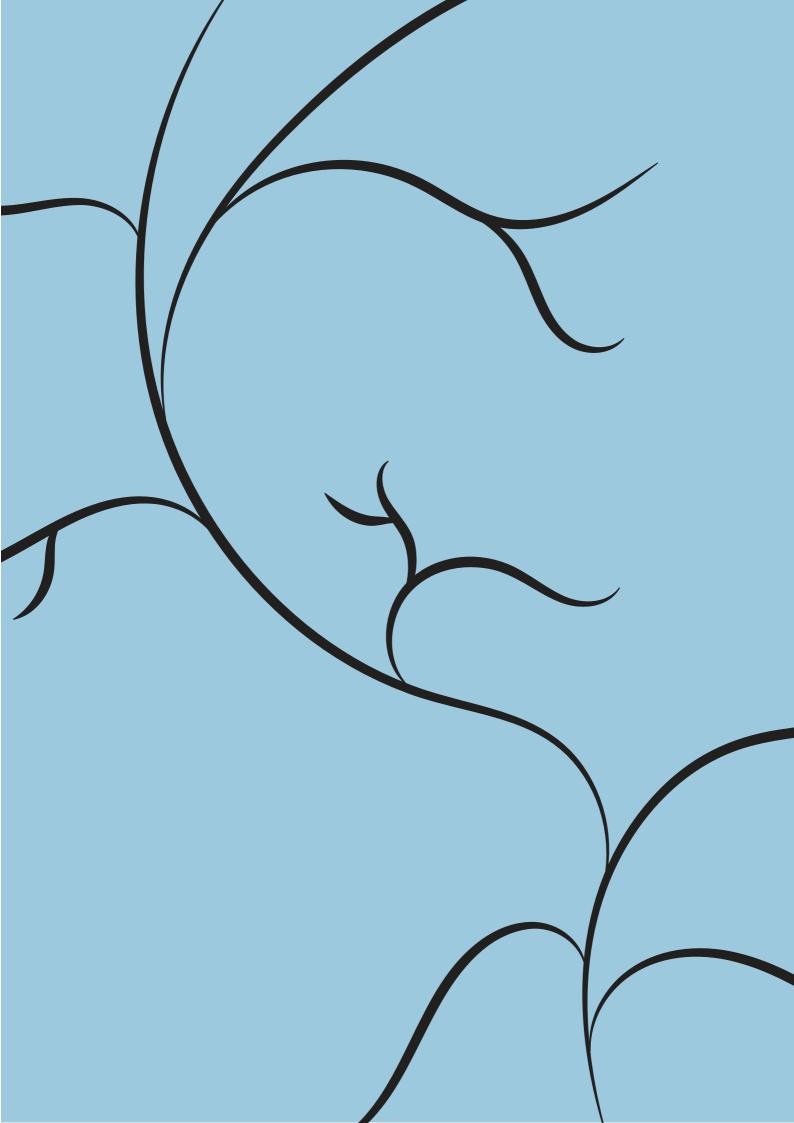
SOARES, M.B. Os fósseis e o tempo geológico. In: SOARES, M.B. (Org.), **Paleontologia na Sala de Aula**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2015. p. 103-118.

### Sugestões de leitura

**Ascensão e queda dos dinossauros**, de S. Brusatte - 2019, Record

**Caçadores de Fósseis**, de A.W.A. Kellner - 2015, Ciência Hoje

A Paleontologia na Sala de Aula, de M.B. Soares (Org.) - 2015, Sociedade Brasileira de Paleontologia - www.paleontologianasaladeaula.com







# A extinção dos dinossauros e o momento dos mamíferos



Marina Bento Soares

Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ)

### Alexander W. A. Kellner

Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ)

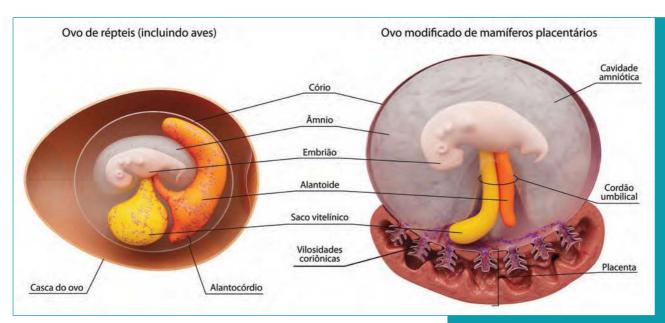
riássico: o primeiro período da Era Mesozoica, que sucedeu a maior extinção em massa da história do planeta. Ocorrido no final do período Permiano, o evento dizimou cerca de 90% da vida então existente. Assim, nos primeiros milhões de anos pósextinção, em um cenário de terra arrasada, os grupos sobreviventes começaram a se recuperar, recolonizando os ecossistemas terrestres e aquáticos. Naquele tempo, todas as massas de terra estavam unidas em um único megacontinente denominado Pangeia. Eventos de especiação possibilitaram o surgimento e a dispersão de diversos novos grupos de vertebrados, muitos deles ainda viventes no nosso planeta. Pterossauros (répteis alados), ictiossauros e plesiossauros (répteis marinhos), tartarugas, escamados (lagartos), crocodilomorfos e lissanfíbios (sapos, salamandras, cecílias), entre outros, têm seu primeiro registro fóssil no Triássico. E, engrossando essa lista, estão os icônicos dinossauros e os primeiros representantes da linhagem dos mamíferos.

Antes de abordar a história evolutiva de dinossauros e mamíferos, e como ela se interconecta, é importante apresentar uma contextualização das relações de parentesco (filogenéticas) dos vertebrados. Dinossauros e mamíferos fazem parte do grupo dos amniotas, que são todos os vertebrados caracterizados pela presença de respiração exclusivamente pulmonar, estruturas queratinizadas (penas, pelos e escamas) e reprodução independente da água. Peixes e anfíbios não são amniotas, e em seus representantes ovíparos (a maioria, com exceção de muitos tubarões e raias), os gametas masculinos e femininos são depositados na água, onde a fecundação ocorre. Esse processo reprodutivo é chamado de fecundação externa e os ovos formados são gelatinosos, necessitando permanecer em meio líquido para não sofrerem dessecação, o que ocasionaria a morte do embrião. Já nos amniotas, a fecundação é interna, ou seja, indivíduos machos inserem seus gametas diretamente no corpo das fêmeas.

Formado dentro do corpo da mãe, o ovo é uma estrutura complexa, composta por vários anexos embrionários, cada um desempenhando uma função (figura 1). O âmnio, um desses anexos embrionários (de onde vem o termo amniota) é a membrana que envolve o embrião, formando uma cápsula que contém o líquido amniótico – este garante proteção contra choques mecânicos e desidratação. A grande maioria dos amniotas tem seu ovo envolvido por uma casca (figura 1A) formada por carbonato de cálcio, podendo ser mais ou menos mineralizada. Assim, há amniotas com ovos de casca mole (coriácea), como os de tartarugas e cobras, e de casca dura, como os dos crocodilos e, especialmente, os das aves. Todos esses são exemplos de répteis, um dos grandes grupos de amniotas.

Dinossauros são répteis, e seus ovos fossilizados já evidenciaram tanto a casca mole (no caso dos *Protoceratops*) quanto a casca dura (em

Maiasaura e Oviraptor). Mamíferos não são répteis, mas sim sinápsidos. O único grupo vivente de mamíferos que põe ovos, com casca mole, é o dos monotremos (ornitorrinco e équidna). Os mamíferos térios, que são os marsupiais e os placentários, caracterizam-se por serem animais vivíparos, ou seja, os embriões são gestados dentro do corpo da mãe, e sua nutrição não se dá via vitelo (a gema do ovo), como nos amniotas ovíparos, mas através da placenta. Porém, nos marsupiais esta é menos desenvolvida e ainda associada a um saco vitelínico. Nesse sentido, os térios têm um ovo amniótico modificado, mas com a manutenção do âmnio e do líquido amniótico, que protegem o embrião (figura 1B).



O registro fóssil dos amniotas é bastante antigo, datando do final do período Carbonífero da Era Paleozoica, cerca de 320 milhões de anos (Ma) atrás. Já nessa época, representantes das duas grandes linhagens de amniotas - Reptilia e Synapsida - são reconhecidos. Estes são grupos monofiléticos, ou seja, grupos em que todos os descendentes extintos e viventes vêm de um ancestral comum, herdando, deste, características compartilhadas entre todos os integrantes do grupo. Ao longo do tempo geológico, durante a evolução dos grupos monofiléticos (também chamados de clados), novas características surgiram e foram fixadas nas populações, o que ocorreu, principalmente, pelo mecanismo de seleção natural. O resultado foi uma sucessão de novos clados. Em uma analogia bem simples, é possível entender um grupo monofilético como uma série de caixas colocadas umas dentro das outras – cada caixa é um clado. Assim, os mamíferos (clado Mammalia) são uma caixa dentro do clado Synapsida, que também engloba várias outras caixas.

No caso dos dinossauros, a sequência de caixas seria um pouco mais complexa. Uma grande caixa Reptilia conteria duas caixas – Lepido-

Figura 1. Comparação entre o ovo amniótico típico dos répteis (A) e o ovo amniótico modificado dos mamíferos placentários (B), sem casca e com ligação com a placenta materna. (Fonte: adaptado de Amabis & Martho. 2010)

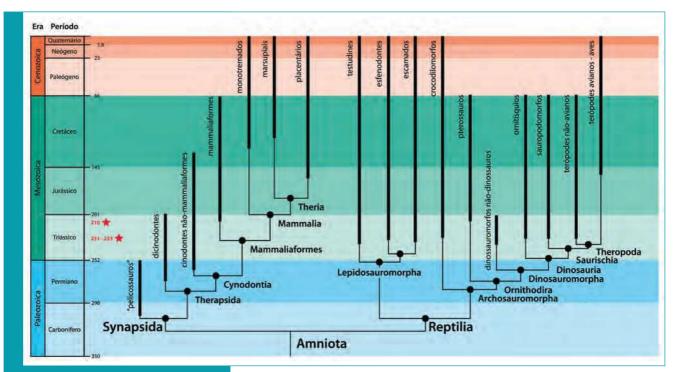
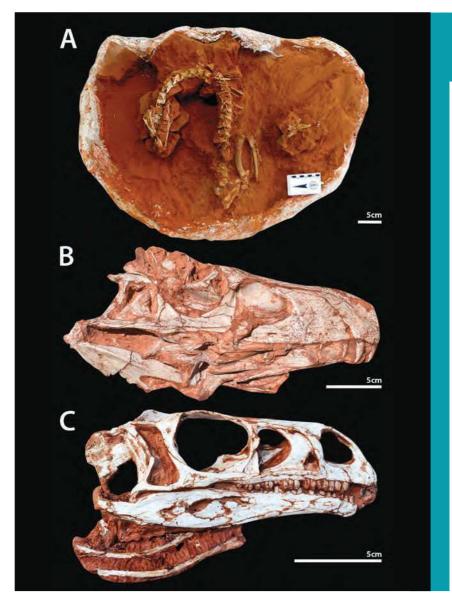


Figura 2. Cladograma simplificado dos Amregistro fóssil de cada grupo. As estrelas vermelhas representam a datação dos registros mamíferos (210 Ma). (Fonte: ilustração auto-

sauromorpha e Archosauromorpha – que, por sua vez, conteriam cada uma a sua sequência de caixas. Assim, Dinosauria é uma caixa dentro de Archosauromorpha. Na figura 2, vê-se um cladograma simplificado ilustrando as sucessões de clados dentro de um clado maior, Amniota. Nesse contexto, fica evidente que mamíferos são os únicos representantes viventes do grande e diverso clado Synapsida, estando aninhados dentro do clado Cynodontia. Também é possível verificar que Aves não são apenas répteis, mas representantes viventes de Dinosauria. Assim, convém distinguir dinossauros não-avianos de dinossauros avianos (aves) para fazer referência aos membros do clado Dinosauria.

Como mencionado no início do capítulo, os fósseis dos mais antigos dinossauros são encontrados em rochas do Triássico, mais especificamente no final do período. Essas rochas ocorrem no sul da América do Sul, tanto na Argentina quanto no Brasil. No nosso país, ocorrem fósseis de dinossauros triássicos no Rio Grande do Sul (Formação Santa Maria), único estado onde rochas sedimentares fossilíferas desse período estão expostas. As rochas contendo dinossauros foram datadas por métodos radiométricos (datação absoluta), indicando uma idade de cerca de 233 Ma para o Brasil (Formação Santa Maria) e de cerca de 231 Ma para a Argentina (Formação Ischigualasto), correspondentes à idade Carniano. Os primeiros dinossauros eram animais de porte relativamente pequeno, com média de 2 metros – da cabeça à cauda. O Brasil abrigou ao menos nove espécies de dinossauros triássicos, entre eles Staurikosaurus (o primeiro dinossauro brasileiro a ser descrito, em 1970), Macrocollum, Pampadromaeus, Buriolestes e Gnathovorax (figura 3).



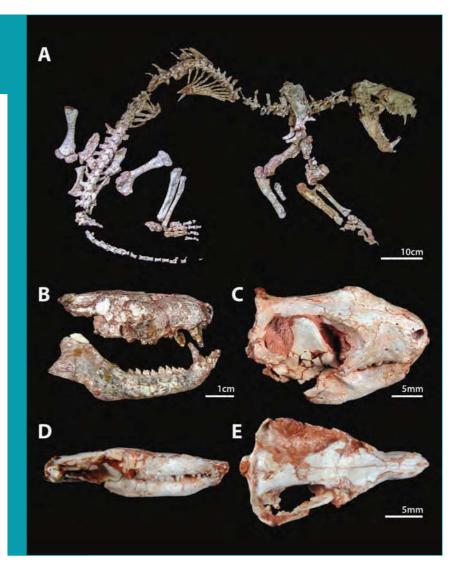
**Figura 3.** Dinossauros do Triássico brasileiro. **A** - *Buriolestes schultzi.* **B** - *Gnathovorax cabrerai.* **C** - *Macrocollum itaquii.* (Acervo CAPPA-UFSM - Fotos: Rodrigo Temp Müller)

Em relação aos mamíferos (Mammaliaformes), os fósseis mais antigos relacionados ao grupo são de espécies como *Morganucodon watsoni* e *Kuehneotherium praecursoris*, e estão no Reino Unido, em rochas do final do Triássico (Noriano, cerca de 210 Ma). O registro fóssil inicial dos Mammaliaformes é restrito a dentes, porém, exemplares do Período Jurássico mantêm esqueletos bastante completos, que mostram animais diminutos, com comprimento total de, no máximo, 15 cm.

Apesar de não termos fósseis de Mammaliaformes do Triássico no Brasil, é importante mencionar o papel que os fósseis brasileiros desempenham no estudo da origem dos mamíferos. Não existe outra localidade no planeta que tenha tantos fósseis do grupo precursor dos Mammaliaformes, chamados cinodontes, como o Rio Grande do Sul (figura 4). Os cinodontes formaram um grupo muito diversificado, com animais herbívoros, carnívoros e insetívoros, com tamanhos que

variavam desde um cão de médio porte, como o Trucidocynodon (figura 4A) até um camundongo, como Riograndia (figura 4C). Os cinodontes mais aparentados aos Mammaliaformes já carregavam certas características típicas de mamíferos. A configuração das costelas sugere que eles poderiam ter um diafragma (músculo que atua na inspiração e expiração dos mamíferos), e marcas nos ossos dos focinhos são compatíveis com a inserção de pelos sensoriais (vibrissas). Apesar de terem uma dentição heterodonte, com dentes incisivos, caninos e pós-caninos, eles ainda não possuíam dentes pré-molares e molares, como os mamíferos. Dentre esses cinodontes, merece destaque o Brasilodon quadrangularis (figura 4D), que é reconhecido por paleontólogos como o cinodonte que compartilha o maior número de características com os Mammaliaformes. Ou seja, foi um precursor dos mamíferos.

Figura 4. Cinodontes do Triássico brasileiro. zostrodon brasiliensis. C - Riograndia guaibensis. D-E - Brasilodon quadrangularis.



Durante a Era Mesozoica, dinossauros (incluindo aves) e mamíferos conviveram nos diferentes ecossistemas terrestres. Foi a partir do Jurássico que os dinossauros não-avianos se multiplicaram no planeta, dominando os ecossistemas terrestres até o Cretáceo. Não à toa, eles são chamados de "senhores da Terra" da Era Mesozoica. Cerca de mil espécies de dinossauros não-avianos já foram descritas – e esse número aumenta a cada ano. Cada vez mais, o registro fóssil brinda os paleontólogos com formas de terópodes repletas de penas, braços longos, ossos pneumatizados e até fúrcula (ossinho da sorte das aves), demonstrando que aves são terópodes modificados que alçaram voo. *Archaeopteryx*, do Jurássico Superior na Alemanha, é o registro mais antigo das aves.

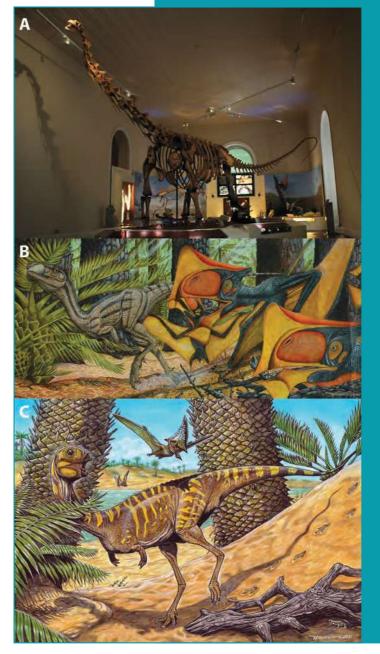
Em seu extenso território, o Brasil tem relevantes unidades geológicas mesozoicas, especialmente do Cretáceo, com achados importantes de dinossauros terópodes não-avianos. Do Grupo Santana

(Cretáceo Inferior), da Chapada do Araripe, é possível citar terópodes que se alimentavam de peixes (como Angaturama), um espinossaurídeo, e o carnívoro Santanaraptor - forma mais relacionada à linhagem dos Tyrannosauroidea. De idade próxima, existe o Berthasaura, um noassaurídeo do estado do Paraná (Grupo Caiuá, Formação Goiô-Ere). O *Pycnonemosaurus* é um abelissaurídeo presente nas camadas do Cretáceo Superior, do Grupo Bauru, de onde foram encontrados, ainda, vários exemplares do clado Sauropoda, como Gondwanatitan, Maxakalisaurus e Austroposeidon – os gigantes herbívoros. Como pode ser visto, a diversidade dos dinossauros que é expressa nesses grupos (ou clados) é muito grande.

Os mamíferos propriamente ditos são aninhados no clado Mammalia, o grupo monofilético que reúne o último ancestral-comum de monotremos, marsupiais e placentários, incluindo todos os seus descendentes extintos e viventes. O clado Mammalia tem seu registro fóssil mais antigo no período Jurássico, datando de cerca de 160 Ma. Trata-se de *Juramaia sinensis*, da China, que seria um representante basal do grupo dos Eutheria (placentários). Sua idade indicaria um tempo mais antigo ainda para a divergência entre os monotremos e os térios (marsupiais e placentários).

Uma característica comum dos mamíferos mesozoicos é o tamanho pequeno, com por-

Figura 5. Dinossauros do Cretáceo brasileiro. A - Esqueleto do dinossauro saurópode Maxakalisaurus topai, de Minas Gerais, que, com 13,5 m, foi o primeiro dinossauro de grande porte a ser montado no Brasil (Fonte: réplica exposta originalmente no Museu Nacional/UFRJ); B - Reconstituição em vida do dinossauro terópode Santanaraptor placidus se alimentando de ovos do réptil alado (pterossauro) Tapejara wellnhoferi. Ambos viveram há 110 milhões de anos no nordeste do Brasil (Arte: Maurilio Oliveira); C - Reconstituição em vida do dinossauro Berthasaura leopoldinae, que viveu no período Cretáceo em um oásis de um deserto que existia no sul do Brasil. Ao longe, o pterossauro Caiuajara dobruskii e, abaixo do tronco, o lagarto Gueragama sulamericana. (Arte: Maurilio Oliveira)



te semelhante a camundongos e gambás. Isso contrasta – e muito! - com o que se vê no registro fóssil dos dinossauros, com espécies atingindo tamanhos descomunais. Essa "miniaturização" dos mamíferos levou à ideia de que eles passaram toda a Era Mesozoica à sombra dos dinossauros, diversificando-se, de fato, apenas depois da extinção destes. Em termos de tamanho, uma exceção é o mamífero cretáceo Repenomamus robustus, encontrado na China, com cerca de 12 kg de massa. O mais interessante sobre o Repenomamus é o fato de terem sido encontrados, no local correspondente à sua cavidade abdominal, ossos de indivíduos juvenis do dinossauro Psittacosaurus. Esse registro se soma a vários outros que mostram que, apesar de pequenos, os mamíferos já eram bastante diversificados, especialmente no Cretáceo, com adaptações para diferentes modos de vida (como escavador, planador, semiaquático e arborícola) e ocorrendo em todos os continentes, exceto, até o momento, na Antártica. Isso demonstra o sucesso evolutivo dos mamíferos na Era Mesozoica.

Apesar da Argentina, nosso país vizinho, ter um registro expressivo de mamíferos cretáceos, apenas um dente molar foi reconhecido por aqui. Com base nele, foi descrita a espécie Brasilestes stardusti, o primeiro mamífero mesozoico brasileiro. Além desse dente, trilhas de pegadas (Brasilichnium) atribuídas a mamíferos foram identificadas em rochas da Formação Botucatu (Jurássico Superior - Cretáceo Inferior), em São Paulo.

Figura 6. Reconstituição de cenário do Credo dinossauro Psittacosaurus mongoliensis. (Arte: Maurílio Oliveira)



Com o conhecimento atual sobre a diversidade taxonômica e ecológica dos mamíferos mesozoicos, fica claro que os mamíferos já ocupavam diversas regiões do planeta bem antes da extinção em massa do final do Cretáceo, que vitimou os dinossauros não-avianos.

Não há, no entanto, como negar que a extinção do limite Cretáceo-Paleógeno (K-Pg), ocorrida há 66 Ma, foi um evento decisivo que moldou os ecossistemas terrestres modernos e beneficiou os mamíferos, que, após a extinção de diversas espécies, conseguiram se recuperar, aumentando a sua diversidade, inclusive com o surgimento de espécies de maior tamanho.

No evento de extinção, alguns grupos de vertebrados foram 100% dizimados, como os plesiossauros e os mosassauros, em ambiente marinho, e os pterossauros e todos os dinossauros não-avianos, em ambiente terrestre. Crocodilomorfos, tartarugas e escamados foram menos atingidos, com taxas de extinção de cerca de 36%, 27% e 6%, respectivamente. Mamíferos e aves foram bastante afetados, com perdas de cerca de 75% das famílias.

Segundo os cientistas, a causa direta da extinção teria sido o impacto de um meteorito cuja cratera (hoje cerca de 1.000 m abaixo da superfície) está situada em Chicxulub, na Península de Yucatán, no Golfo do México. O diâmetro calculado da cratera é de cerca de 200 km, e o corpo celeste que a gerou teria um diâmetro aproximado de 10 a 15 km. Estima-se que o impacto liberou uma energia de 10 bilhões de bombas atômicas! Como consequência, uma cadeia de acontecimentos teria se estabelecido, incluindo, inicialmente, perturbações sísmicas e formação de mega-tsunamis, seguidos por alterações climáticas de mais longo prazo, como chuvas ácidas, bloqueio da luz solar pela nuvem de poeira durante anos e resfriamento global seguido por aquecimento global. Muitos animais e plantas, especialmente aqueles que viviam geograficamente mais próximos ao local do impacto, devem ter morrido instantaneamente. Outros foram vitimados em consequência da interrupção do processo de fotossíntese pelos produtores aquáticos e terrestres, o que gerou uma crise alimentar sem precedentes. Como resultado, um colapso global se estabeleceu com consequente extinção em massa de inúmeras espécies.

Além da evidência direta do impacto, que é o reconhecimento da cratera de Chicxulub datada de 66 Ma, outros sinais geológicos reforçam a proposta da extinção ocorrida no final do período Cretáceo. Ao longo do planeta, onde rochas marcando o limite K-Pg encontram-se expostas, é observada uma camada centimétrica de irídio, elemento raríssimo na Terra, mas abundante em corpos celestes. A deposição do irídio teria ocorrido depois do choque do meteorito com a superfície terrestre e sua posterior fragmentação, colocando o elemento em suspensão na nuvem de poeira que pairou sobre toda a Terra e, posteriormente, decantou. Além do irídio, estruturas como esférulas de basalto e grãos alterados de quartzo, que são diagnósticas de impactos, reforçam o cenário. Alguns autores defendem que

Figura 7. Cratera de Chickxulub, no Golfo do México, local do impacto do corpo celeste há 66 milhões de anos. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)



o final do Cretáceo vinha passando por uma crise climática global, envolvendo chuvas ácidas, privação de oxigênio e alterações climáticas, desencadeada por um grande evento de vulcanismo na Índia, denominado Deccan Traps, relacionado à fragmentação da Pangeia. Entretanto, o meteorito de Chicxulub segue como a causa principal dessa grande extinção.

Assim como em todo evento de extinção em massa, não se sabe bem o porquê de todos os dinossauros não-avianos terem sido extintos e tampouco o porquê de mamíferos e aves (dinossauros avianos) estarem até hoje no planeta, junto com escamados, tartarugas e crocodilomorfos, entre outros. Algumas possibilidades são aventadas, mas não explicam totalmente o enigma. Em geral, a maioria das espécies sobreviventes era de animais pequenos, com exceção de alguns crocodilos aquáticos. Também se observou que espécies mais generalistas em termos de dieta parecem ter sido beneficiadas.

Sem dúvida, a partir do Paleoceno, primeiro período da Era Cenozoica, mamíferos e aves começaram a se recuperar, experimentando intensa radiação adaptativa com ocupação de praticamente todos os nichos ecológicos possíveis, e dando origem aos grupos viventes. Hoje, existem cerca de 10 mil espécies de aves e 5 mil espécies de mamíferos. Considerando que aves são dinossauros, podemos dizer que dinossauros e mamíferos compartilham uma história de muitos milhões de anos na Terra, sobrevivendo à extinção em massa do final do período Cretáceo – a última das cinco grandes extinções

dos últimos 500 milhões de anos (as outras ocorreram no Ordoviciano, Devoniano, Permiano e Triássico). Hoje, sabemos que a sexta extinção em massa está em curso. Ela é decorrente do desequilíbrio ambiental global causado por ação antrópica (humana). Assim, está nas nossas mãos, mamíferos da espécie *Homo sapiens*, revertê-la antes que seja tarde demais.

#### Referências

AMABIS, J.M., MARTHO, G.R. **Biologia das Células**, Volume 1: Origem da Vida, Citologia e Histologia, Reprodução e Desenvolvimento. São Paulo: Moderna, 2010.

AMARAL, K., PAES NETO, V.D., MELO, T.P., PEREIRA, M.J. Deuterostomia: Evolução, Diversidade e Ensino. In: ARAÚJO, L.A.L., VIEIRA, G.C. (Orgs.), Ensino de Biologia: uma perspectiva evolutiva, Volume II: Biodiversidade & Evolução. Porto Alegre: Instituto de Biociências da UFRGS, 2021. p. 139-198.

BENTON, M.J. **Paleontologia de Vertebrados**. São Paulo: Atheneu Editora, 446 p., 2008.

BENTON, M.J. The Triassic. **Current Biology**, 26(23):R1214-R1218, 2016.

BRUSATTE, S., LUO, Z.X. Ascent of Mammals. **Scientific American**, 314(6):28-35, 2016.

CHIARENZA, A.A., FARNSWORTH, A., MANNION, P.D., LUNT, D.J., VALDES, P.J., MORGAN, J.V., ALLISON, P.A. Asteroid impact, not volcanism, caused the end-Cretaceous dinosaur extinction. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 117(29):17084-17093, 2020.

GROSSNICKLE, D.M., SMITH, S.M., WILSON, G.P. Untangling the Multiple Ecological Radiations of Early Mammals. **Trends in Ecology & Evolution**, 34(10):936-949, 2019.

KELLNER, A.K. Sim, nós temos dinossauros... e muitos! In: SOARES, M.B. (Org.), **Paleontologia na Sala de Aula**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2015. p. 230-261.

MARTINELLI, A.G., FORASIEPI, A.L., ROU-GIER, G.W. Mamíferos en tiempos de dinosaurios. **Desde la Patagonia, Difundiendo Saberes**, 18(31):10-22, 2021.

MÜLLER, R.T., GARCIA, M.S., DIAS-DA-SILVA, S. Evidências da origem e ascensão dos dinossauros sauropodomorfos preservadas em leitos fossilíferos do Triássico do Sul do Brasil. **Terræ Didatica**, 16:e020013, 2020.

NOVAS, F.E., AGNOLIN, F.L., EZCURRA, M.D., MÜLLER, R.T., MARTINELLI, A.G., LANGER, M.C. Review of the fossil record of early dinosaurs from South America, and its phylogenetic implications. **Journal of South American Earth Sciences**, 110:103341, 2021.

RAUGUST, T. Evolução sob a perspectiva do registro fóssil. In: SOARES, M.B. (Org.), **Pale-ontologia na Sala de Aula**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2015. p. 129-164.

SCHULTZ, C.L. Extinção: a outra face da Evolução. In: SOARES, M.B. (Org.), **Paleontologia na Sala de Aula**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2015. p. 165-191.

SOARES, M.B. Cinodontes fósseis brasileiros revelam os primeiros passos da evolução dos mamíferos. **Ciência e Cultura**, 67(4):39-44. 2015.

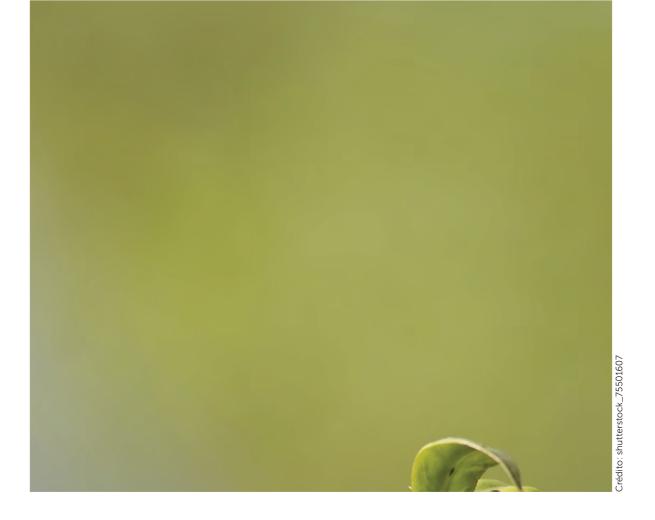
## Sugestões de leitura

**Ascensão e queda dos dinossauros**, de S. Brusatte - 2019, Record

**Caçadores de Fósseis**, de A.W.A. Kellner - 2015, Ciência Hoje

A Paleontologia na Sala de Aula, de M.B. Soares (Org.) - 2015, Sociedade Brasileira de Paleontologia - www.paleontologianasaladeaula.com





# Microevolução:

forças evolutivas, isolamento reprodutivo e especiação



Marcelo Vallinoto

Instituto de Estudos Costeiros, Universidade Federal do Pará (UFPA)

## Maria Paula Cruz Schneider

Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará (UFPA)

## Vera Lúcia da Silva Valente-Gaiesky

Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS)

harles Darwin e Alfred Wallace tiveram artigo apresentado na *Linnean Society* de Londres, em 1858, onde foi descrita a seleção natural como uma força responsável pela evolução. Essa ideia foi amplamente discutida em 1859, com a publicação de "A Origem das Espécies", de Darwin. Nessa época, as leis definidas pelo monge Gregor Mendel eram desconhecidas — e o ponto fraco da teoria de Darwin e Wallace era, justamente, a origem da variação. Tendo em vista o desconhecimento sobre as leis mendelianas, o debate continuou até o início do século XX com a descoberta dos trabalhos de Mendel por Hugo de Vries, Carl Correns e Erich von Tschermak.

Um momento clássico na história da teoria evolutiva envolve o geneticista britânico Reginald Punnett, um dos principais defensores das ideias de Mendel. Em um trabalho de 1908, Punnet apontava que a braquidactilia (encurtamento dos dedos) humana era uma característica mendeliana dominante. No entanto, o estatístico e também britânico Udny Yule argumentava que, se de fato a braquidactilia fosse uma herança dominante, seria de esperar que a população humana fosse composta por 75% de indivíduos braquidáctilos (ou seja, a proporção esperada de 3:1 para características dominantes). Em vez disso, a doença era — e é — rara.

Punnett não tinha a resposta para o impasse, mas procurou o matemático Godfrey H. Hardy, que resolveu a questão e destrinchou o equívoco de Yule. Hardy demonstrou que as frequências dos alelos encontradas nas populações não se explicam apenas de acordo com as regras da segregação mendeliana para alelos dominantes ou recessivos. Ele usou a matemática para explicar que um alelo (raro ou não) poderia ser mantido numa população em uma mesma frequência por gerações, desde que algumas premissas fossem estabelecidas. Em outras palavras, se um alelo na geração atual possui uma frequência qualquer  $(p_1)$ , ele possuirá frequência igual à da geração anterior  $(p_0 = p_1)$ . Ou seja, esses alelos estarão em equilíbrio — caso contrário, a população evoluirá.

Esse é o princípio básico da evolução das populações, chamado de equilíbrio de Hardy-Weinberg, após o médico alemão Wilhelm Weinberg ter chegado a conclusões similares naquele ano (na realidade, há, ainda, as descobertas do geneticista americano William Castle — para ser justo, o equilíbrio deveria ser chamado de Hardy-Weinberg-Castle). Esse equilíbrio demonstra dois pontos importantes: as frequências dos alelos não mudarão de geração para geração, e, se as frequências alélicas forem p e q (p + q =1), então as frequências genotípicas serão  $p^2$  + 2pq +  $q^2$  = 1.

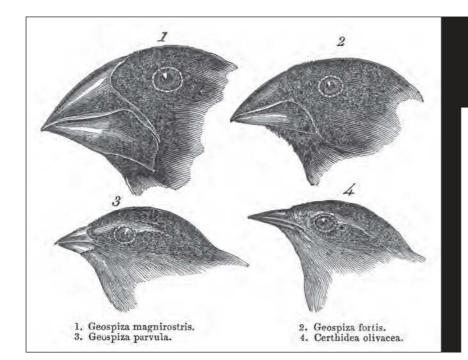


Figura 1. Desenho original de Darwin mostrando tentilhões do gênero *Geospiza*: uma descoberta que mudaria a ciência. (Fonte: Charles Darwin em "Voyage of the Beagle: Journal of Researches", 1845 - sob domínio público)

O conhecimento atual sobre como as populações evoluem se deve, principalmente, ao avanço que ocorreu no século XX decorrente de trabalhos de grandes cientistas — os neodarwinistas. Entre eles, destacam-se Theodosius Dobzhansky, J.B.S. Haldane, Sewall Wright e Ronald Fisher, entre outros que demonstraram os papéis das forças evolutivas na dinâmica populacional, dando origem ao que chamamos de genética de populações — ou, mais simplesmente, microevolução.

Após a formulação do equilíbrio de Hardy-Weinberg, os modelos matemáticos, enfim, foram adotados para entender como a seleção natural pode moldar as frequências alélicas. O fato é que a seleção natural pode atuar de diversas formas, dependendo do tipo de marcador e do tipo de herança. Assim, genes (e seus alelos) localizados em cromossomos sexuais serão selecionados (positiva ou negativamente) de forma diferente daqueles localizados em cromossomos autossômicos. Haverá distinções, ainda, se o alelo que está sendo selecionado é recessivo ou dominante, ou se existe vantagem do heterozigoto, por exemplo. Para simplificar, tomemos como exemplo uma situação de seleção de um marcador dominante. Nesse cenário, deve-se observar que os homozigotos dominantes e os heterozigotos terão a mesma chance de passar seus alelos adiante — a essa chance, dá-se o nome de viabilidade seletiva.

A viabilidade seletiva é responsável por moldar as frequências alélicas em situações em que a seleção natural atua. Dependendo da mag-

nitude da seleção atuando sobre os indivíduos, ocorrerão mudanças nas frequências alélicas. Assim, as frequências genotípicas selecionadas serão ajustadas pelo coeficiente de seleção, representado pela letra s. Esse coeficiente corresponde à medida das diferenças de aptidão relativa dos genótipos (taxa de crescimento de um genótipo em relação a outro, dentro de uma mesma população). Assim, as três classes genotípicas (homozigotos dominantes, homozigotos recessivos e heterozigotos) serão ajustadas pela pressão seletiva sobre os indivíduos homozigotos recessivos. Em linguagem matemática:  $sq^2$ . Logo, em vez de  $p^2 + 2pq + q^2 = 1$ , como ocorre no equilíbrio de Hardy-Weinberg, as frequências ajustadas serão  $p^2 / 1 - sq^2$ (para homozigoto dominante), 2pq / 1 - sq² (para heterozigoto) e  $g^2$  -  $sq^2$  / 1 -  $sq^2$  (para homozigoto recessivo), que será igual a 1.

Um dos exemplos clássicos do modelo de seleção a favor do dominante é o da mariposa Biston betularia, do Reino Unido, em virtude das mudanças que ocorreram no ambiente durante a Revolução Industrial. Essas mudanças favoreceram (selecionaram) a forma escura da mariposa, portadora do alelo dominante, em substituição à forma clara (homozigoto recessivo). Para se ter uma ideia, a forma escura aumentou de frequência de cerca de 0,5%, em 1848, para 90% em apenas 52 gerações. Sabe-se agora que a forma escura surgiu pela inserção de um elemento transponível na região regulatória do gene cortex, o que conferiu o aumento de coloração nas asas das borboletas.

Figura 2. Variação de cores em mariposas. Biston betularia (Lodz, Polônia). Em A, a forma escura ou melânica e, em B, a forma clara. (Foto: Jerzy Strzelecki/sob CC BY-SA-3.0)



As demais forças evolutivas também modificam as frequências genotípicas e, consequentemente, as frequências alélicas, mas de maneiras diferentes. Isso resulta em fórmulas diferentes da apresentada anteriormente — na prática, são ajustes às fórmulas de Hardy-Weinberg. Mas como essas forças evolutivas atuam sobre as populações? Por exemplo, uma das questões pontuadas no artigo de Hardy, em 1908, é que o acasalamento não aleatório implica em resultados diferentes, ou seja, em desvios do equilíbrio de Hardy-Weinberg. No entanto,

outros fatores além da ausência da seleção natural devem ser atendidos, como o tamanho da população. O tamanho populacional (N) ou o tamanho efetivo da população (Ne) estão, invariavelmente, em diversas fórmulas matemáticas da genética de populações. Dessa forma, para que a população esteja em equilíbrio de Hardy-Weinberg, é preciso que essa população seja grande — teoricamente, uma população infinita. É claro que a população não é infinita, mas os alelos devem comportar-se da mesma maneira que o esperado em uma população relativamente grande. Caso essa premissa seja afetada, a população estará à mercê da ação do acaso, da deriva genética. Quanto menor o tamanho da população, maiores os efeitos estocásticos da deriva.

Essa força evolutiva é comumente observada em populações insulares, que, normalmente, são compostas por poucos indivíduos e apresentam maiores níveis de endocruzamento (F = 1/2Ne). Um clássico exemplo no Brasil é a alta frequência de albinos na Ilha do Parque Nacional, nos Lençóis Maranhenses. No entanto, deve-se salientar que o endocruzamento pode resultar no aumento da frequência (ou mesmo na fixação) de um ou mais alelos de *loci* diferentes, e que esse processo se dá totalmente ao acaso. Ou seja, podem ser fixados alelos que resultem tanto em uma vantagem como em uma doença complexa aos seus portadores. O processo é aleatório.

De qualquer forma, a deriva e o endocruzamento levam à perda de variabilidade genética e ao consequente prejuízo das populações frente às mudanças do ambiente. O resultado é que isso levará a problemas na adaptação das populações. Para que seja recuperada, a variabilidade genética exige outros processos evolutivos.

O primeiro processo é a origem da diversidade: a mutação. Mutações ocorrem por todo o genoma (ou genomas, como o nuclear e os de organelas, por exemplo). No entanto, algumas regiões ou mesmo genomas diferentes possuem distintas taxas mutacionais, que podem ser maiores ou menores. Seja como for, a origem da variabilidade, como uma mutação nova que um indivíduo carrega, poderá ou não ser perdida em apenas uma geração. Na prática, um novo alelo pode ou não ser transmitido aos descendentes dependendo do fato do indivíduo acasalar ou não, ou mesmo das leis mendelianas de segregação dos caracteres independentes. Além disso, a mutação será afetada pelo tamanho efetivo da população: quanto maior ela for, maior a chance de perda da nova variante em algumas gerações. No fim das contas, espera-se que muitas mutações sejam perdidas. No entanto, deve-se considerar que, em uma população grande, muitas mutações surgem a cada geração, e, devido ao acaso, algumas podem atingir altas frequências — chegando ao ponto de serem fixadas (mesmo que não sejam selecionadas). Apesar de ser um processo de baixa probabilidade, a muta-



ção é essencial para a evolução das populações, e pode levá-las ao desvio do equilíbrio de Hardy-Weinberg.

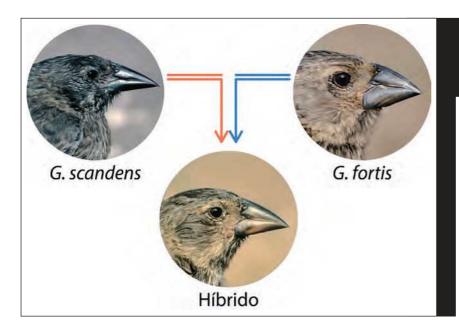
O segundo processo é a migração de alelos (não confundir com a migração física de indivíduos), comumente chamada de fluxo gênico. Essa é uma força evolutiva bastante efetiva, e, dependendo de sua magnitude, pode levar à recuperação da diversidade genética de populações, ou mesmo fazer com que populações, outrora em equilíbrio de Hardy-Weinberg, evoluam. Assim, considerando apenas um *locus* (para fins de explicação), os migrantes de uma determinada população podem trazer novas variantes (novos alelos), além dos que já se encontram na população receptora. E isso pode levar a mudanças nas frequências alélicas desta última, dependendo da magnitude do fluxo gênico e do tamanho da população receptora. Por exemplo, populações com tamanhos efetivos pequenos sofrerão mudanças maiores do que aquelas que se comportam como as de tamanhos infinitos.

Diferentes populações de uma determinada espécie podem estar em constante mudança. Isto é, as forças evolutivas podem atuar com maior ou menor magnitude. No entanto, dependendo do tempo de isolamento das populações, mudanças significativas podem ocorrer. Em outras palavras, diferentes alelos podem ser fixados (ou mesmo ocorrer rearranjos cromossômicos e posterior fixação desse novo arranjo em uma população), levando populações ao isolamento reprodutivo. Esses mecanismos são chamados de isolamentos pré e pós-zigóticos. O primeiro inclui desde isolamento de habitats, isolamento mecânico ou gamético, enquanto o segundo tem relação com a inviabilidade (ou baixa viabilidade) do híbrido resultante de duas populações ou espécies distintas.

Todos esses mecanismos podem surgir no decorrer da evolução de populações distintas, e são pontos-chaves para a compreensão de um dos problemas biológicos mais antigos: a origem das espécies, ou simplesmente, a especiação. Definir o conceito de espécie é uma outra discussão, mas vale ressaltar a visão de que as espécies, uma vez formadas, constituem-se em unidades independentes. Por isso, muitas continuam a hibridizar, e esse processo nos fornece ideias fundamentais sobre a maneira pela qual diferentes espécies podem ser mantidas.

No livro clássico de Darwin, o principal exemplo da ação da seleção natural é, sem sombra de dúvidas, o dos tentilhões das Ilhas Galápagos. Dados atuais demonstram que a hibridização entre espécies de tentilhões do gênero *Geospiza* aumenta a variabilidade populacional e promove a especiação (no caso, a especiação híbrida). É claro, essa "nova" variabilidade genética vinda de outra espécie é um grande laboratório para a seleção natural atuar — ou para a deriva genética

manter, retirar ou fixar esses alelos. Vários outros exemplos têm sido documentados na literatura, demonstrando que a hibridização entre espécies é, na verdade, uma força evolutiva criativa na dinâmica das populações.



**Figura 3.** Figura esquemática que ilustra o resultado da hibridização entre diferentes espécies do gênero *Geospiza* (*G. scandens* e *G. fortis*). (Fonte: adaptado de Lamichhaney, 2020. Fotos: Rosemary e Peter Grant)

A especiação não é o capítulo final da evolução. É apenas mais uma parte desta história intitulada microevolução.

#### Referências

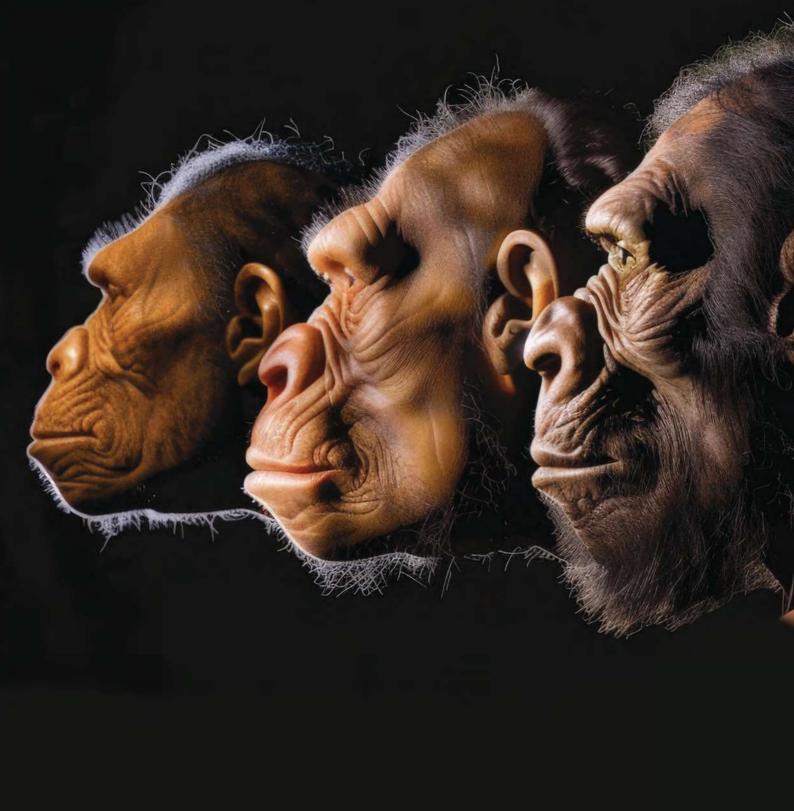
EDWARDS, A.W.F. G. H. Hardy (1908) and Hardy—Weinberg Equilibrium. **Genetics**, 179(3):1143-1150, 2008.

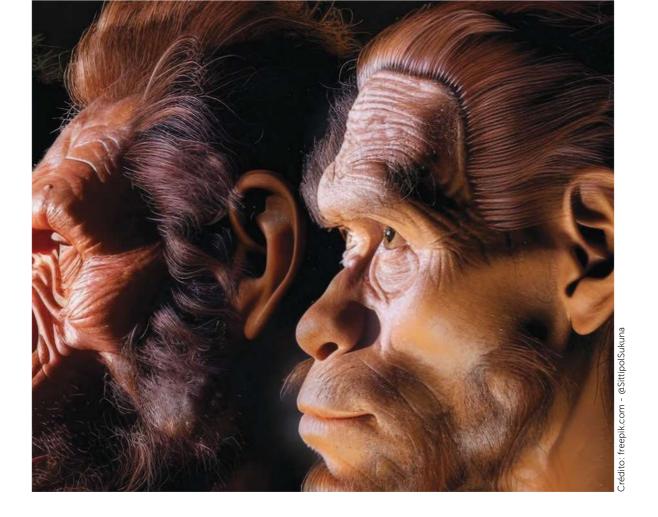
SENE, F.M. Cada Caso, Um Caso... Puro Acaso: Os processos de evolução biológica dos seres vivos. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 2009.

SMITH, M.U., BALDWIN, J.T. Making Sense of Hardy-Weinberg Equilibrium. **The American Biology Teacher**, 77(8):577-582, 2015.

TAYLOR, S.A., LARSON, E.L. Insights from genomes into the evolutionary importance and prevalence of hybridization in nature. **Nature Ecology & Evolution**, 3(2):170-177, 2019.

VAN'T HOF, A.E., CAMPAGNE, P., RIGDEN, D.J., YUNG, C.J., LINGLEY, J., QUAIL, M.A., HALL, N., DARBY, A.C., SACCHERI, I.J. The industrial melanism mutation in British peppered moths is a transposable element. **Nature**, 534(7605):102-105, 2016.





# A evolução humana entre os primatas



Fabrício R. Santos

Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG)

teoria da evolução biológica envolve duas teses principais: a descendência com modificação (ou ancestralidade comum) e a seleção natural (mecanismo populacional determinístico que opera junto à mutação e à deriva). A descendência com modificação é o processo histórico de diversificação de toda a biodiversidade a partir de uma sucessão temporal de espécies ancestrais e descendentes. Ela pode ser representada por uma árvore filogenética/genealógica ramificada — a árvore da vida. Embora as relações biológicas entre a espécie humana e as demais espécies de primatas sejam reconhecidas desde o século XVIII, foi apenas a partir de 1859, com a publicação dos princípios da teoria da evolução biológica por seleção natural, que esse relacionamento passou a ter um sentido histórico/evolutivo. Ou seja, a ciência revelou que as espécies são relacionadas porque descendem de um ancestral comum, tendo sofrido modificações posteriormente.

O padrão de ancestralidade comum permite o agrupamento taxonômico, isto é, a nomeação do grupo de espécies que inclui a ancestral e todas as suas descendentes. Trata-se de uma nomenclatura que segue uma hierarquia inclusiva em diferentes níveis, começando pelo domínio (Archaea, Bacteria ou Eukarya), passando por reino, filo, classe, ordem, família, gênero e, finalmente, espécie – além de muitos outros níveis hierárquicos intermediários.

O ser humano é uma das inúmeras espécies da biodiversidade terrestre que está estimada em 9 milhões de espécies, considerando apenas os eucariotos que se dividem entre os reinos dos protistas, fungos, plantas e animais. A espécie *Homo sapiens* é parte da ordem Primates (primatas), que está dentro da classe Mammalia (mamíferos), parte do subfilo Vertebrata. Este subfilo é uma divisão do filo Chordata, pertencente ao reino Metazoa (animais). Os primatas são mamíferos placentários (subclasse Eutheria) cujas espécies atuais descendem de diferentes linhagens que se diversificaram no final do Cretáceo, a partir de 90 milhões de anos atrás (MAA). As espécies de primatas são divididas entre as subordens Strepsirhini (lêmures, gálagos e lóris) e Haplorrhini (tarsos e símios ou antropoides). A espécie humana se agrupa com chimpanzés, gorilas e orangotangos na família Hominidae, dentro da infraordem Simiiformes (macacos antropoides), que é uma subdivisão da subordem Haplorrhini.

Nossa espécie e demais antropoides da família Hominidae são chamados coletivamente de grandes símios ou hominídeos. Além do grande tamanho corporal, eles possuem um cóccix (cauda vestigial) e inúmeras características genotípicas e fenotípicas compartilhadas exclusivamente entre si. Por exemplo, o ordenamento dos genes nos cromossomos e os genomas completos com seus aproximadamente 24 mil genes são extremamente conservados (mais de 97% da parte codificadora de proteínas) entre todas as espécies de hominídeos

sobreviventes. Isso também vale para alguns hominídeos extintos, como os Neandertais e Denisovanos, que tiveram seus genomas sequenciados. As duas espécies de chimpanzé, o comum (*Pan troglodytes*) e o bonobo (*Pan paniscus*), compartilham o ancestral comum mais recente com o *Homo sapiens*, entre 6 e 7 MAA. Desde esse ancestral comum – *Homo-Pan* –, diferenças adaptativas se acumularam independentemente em cada linhagem. Dentro da linhagem humana, destacam-se algumas adaptações relacionadas ao bipedismo. Essas características, que possibilitam o andar típico do *Homo sapiens*, são as principais diferenças anatômicas que permitem identificar fósseis de espécies de hominídeos mais relacionados aos humanos do que aos chimpanzés. Os chimpanzés são quadrúpedes – tal como era, provavelmente, o ancestral comum *Homo-Pan*. Assim, mais de 30 espécies extintas de hominídeos foram descritas na linhagem humana.

Embora quase todas as espécies extintas dessa linhagem tenham fósseis descritos, desde esqueletos completos a pequenos fragmentos ósseos, algumas foram inferidas a partir de evidências genéticas. Da mesma maneira, os ancestrais das espécies sobreviventes de chimpanzés e de gorilas também são inferidos geneticamente, mesmo porque até hoje não foram encontrados fósseis dos ancestrais imediatos de gorilas ou de chimpanzés. Isso é esperado para espécies ancestrais que ocupavam ambientes como a floresta equatorial africana, que, assim como a floresta amazônica, tem alta taxa de decomposição pela grande umidade e alta temperatura. Essas características dificultam a fossilização (que já é um processo raro na natureza). Para que um fóssil se forme, é preciso que haja uma mineralização "rápida" dos restos orgânicos, com reações químicas mais prováveis em ambientes secos e frios ou na ausência de oxigênio. Portanto, com exceção da linhagem humana (últimos 6 milhões de anos), a maioria dos primatas não possui um registro fóssil informativo. Não é possível, por exemplo, contar uma história detalhada de diversificação com espécies fósseis para chimpanzés, gorilas e micos-leões – assim como eles, seus ancestrais viviam em ambientes de florestas úmidas com baixíssimas chances de fossilização. No entanto, além da evidência fóssil, evidências fenotípicas (morfologia, bioquímica, biofísica, citologia, fisiologia, imunologia etc.) e genotípicas (dados genéticos) permitem reconstruir o padrão de ancestralidade comum dos primatas, revelando a diversificação das linhagens que deram origem a todas as espécies de grandes símios. Esses dados corroboram a relação filogenética mais próxima entre humanos e chimpanzés, além dos demais agrupamentos de espécies dentro da família Hominidae (figura 1).

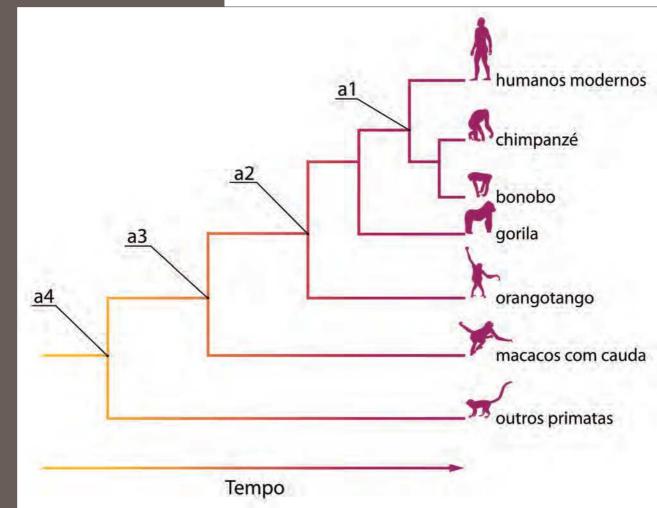
Estima-se que o ancestral comum mais recente dos hominídeos (humanos, chimpanzés, gorilas e orangotangos) tenha vivido ao redor de 15 MAA, enquanto, no caso dos Simiiformes (antropoides, incluin-



Figura 1. Árvore genealógica de algumas espécies de primatas obtida com dados genômicos. O padrão de ramificação representa agrupamentos taxonômicos das espécies de primatas. O ancestral a1 é compartilhado entre chimpanzés e humanos ao redor de 6 milhões de anos atrás (MAA). O ancestral a2 dos hominídeos teria existido ao redor de 15 MAA e suas espécies descendentes incluem também gorilas e orangotangos. O ancestral a3, de mais de 50 MAA, deu origem a todos deos. O ancestral de todos os primatas (a4) é estimado ter existido mais de 80 MAA por dados genômicos e deu origem a todos os lêmures. Apenas as espécies de hominídeos estão representadas de forma individualizada. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)

do hominídeos), o ancestral comum mais recente existiu aproximadamente 50 MAA. Portanto, nesse período de dezenas de milhões de anos, ocorreu a diversificação de espécies tão diferentes quanto o mico-leão-dourado, o babuíno e o ser humano, além de mais de 300 espécies existentes (e outras inúmeras fósseis) incluídas nessa infraordem.

Mas, se o homem veio do macaco, por que ainda existem macacos? Apesar de comum, essa pergunta não faz sentido. A ideia ignora o fato científico de que espécies atuais descendem de ancestrais (geralmente extintas) que são diferentes e viveram em tempos remotos. É o equivalente a perguntar "se o chimpanzé (ou babuíno ou micoleão) veio do macaco, por que ainda existem outros macacos?" ou "se o SARS-CoV-2 (da covid-19) veio de um coronavírus, por que ainda existem outros coronavírus?". O ser humano é um primata assim como as demais espécies dessa ordem, incluindo muitas espécies do passado que são ancestrais dos primatas atuais. Essa história de diversificação pode ser retratada em uma grande árvore genealógica obtida com evidências científicas independentes (figura 1).



As relações de parentesco entre os hominídeos foram inicialmente bem estabelecidas por análises de uma dezena de genes e comparações anatômicas de esqueletos no final da década de 1980. Depois, os dados genômicos obtidos nos últimos 20 anos permitiram corroborar esse mesmo padrão de ancestralidade comum dos hominídeos, atualmente reconhecido como um fato científico ou uma conclusão inescapável das evidências científicas.

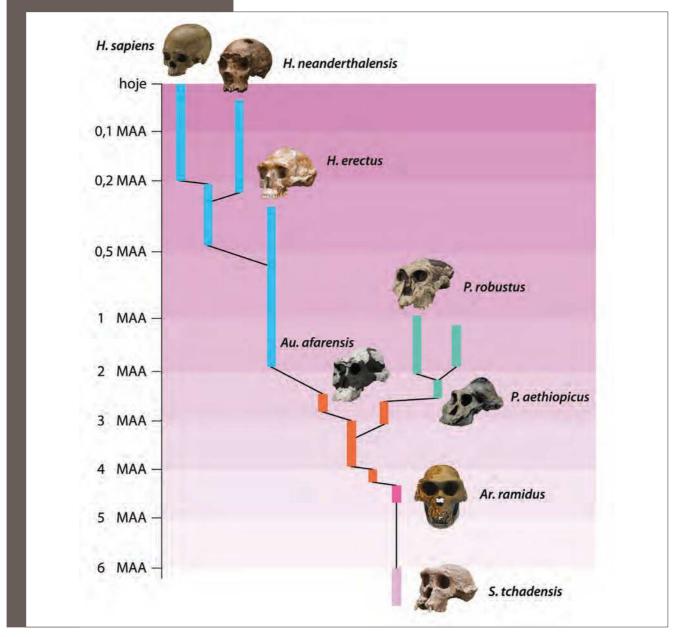
# As espécies de hominídeos da linhagem humana

A linhagem humana inclui o agrupamento de espécies que evoluíram separadamente da outra linhagem mais próxima – a que deu origem aos chimpanzés. Portanto, nossa linhagem abrange um ancestral primata de aproximadamente 6 MAA e todas as suas espécies descendentes, entre elas o Homo sapiens, a única espécie sobrevivente desse grupo. Dentro dessa linhagem, todas as espécies extintas representadas por fósseis compartilham um ancestral comum com os humanos (que, neste capítulo, serão chamados de "humanoides"). Embora sejamos a única espécie atual da linhagem humana, há mais de 30 espécies humanoides conhecidas cientificamente e que se extinguiram. Poucas delas são nossas ancestrais diretas. Essas espécies extintas são representadas por restos ósseos de milhares de indivíduos fossilizados de diferentes períodos. São seres que habitavam principalmente áreas abertas como savanas, montanhas e desertos no leste do continente africano até 2 MAA. A partir de 1,8 MAA, diferentes espécies extintas do gênero Homo também passaram a ser encontradas na Ásia e na Europa, além da África.

As mais de 30 espécies da linhagem humana são caracterizadas por uma postura ereta e uma sucessão de adaptações ao bipedismo, talvez a característica mais marcante dessa linhagem em relação aos demais grupos de primatas. O bipedismo é, provavelmente, a inovação-chave da linhagem humana, que se diversificou em dezenas de espécies. As 30 espécies humanoides são majoritariamente classificadas dentro dos gêneros Sahelanthropus, Orrorin, Ardipithecus, Australopithecus, Paranthropus e Homo (figura 2). A espécie Sahelanthropus tchadensis é a mais antiga (de 6 a 7 MAA) e considerada como a provável ancestral mais antiga da linhagem humana. No entanto, seu registro fóssil conta apenas com um crânio deformado e fragmentos ósseos da perna. Assim, novas evidências são necessárias para confirmar essa relação de ancestralidade direta com o Homo sapiens. Espécies dos gêneros Ardipithecus, Australopithecus e Paranthropus são representadas por mais indivíduos e restos ósseos que permitem estabelecer a relação destas com nossa espécie mais claramente. As evidências anatômicas, por exemplo, indicam que to-

Figura 2. Árvore genealógica da Linhagem Humana para algumas espécies dos gêneros Homo (azul), Australopithecus (laranja), Paranthropus (verde), Ardipithecus (rosa) e Sahelanthropus (lilás). Durante os últimos 6 milhões de anos, inúmeras espécies humanoides bípedes se diversificaram inicialmente na África e, após 1,8 MAA, também na Ásia e Europa. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo. Fotos: Homo sapiens - James Di Loreto, Donald H. Hurlbert, Jennifer Hill/Smithsonian Institution; Paranthropus aethiopicus - Chip Clark/Smithsonian Institution; Ardipithecus ramidus, Sahelanthropus tchadensis, Homo erectus, Homo neanderthalensis, e Paranthropus robustus - Human Origins Program/Smithsonian Institution)

das as espécies de *Paranthropus* têm adaptações únicas à herbivoria e que se extinguiram sem deixar descendentes – portanto, não são nossas ancestrais. Tanto as espécies de *Paranthropus* quanto o *Homo sapiens* são prováveis descendentes de uma espécie ancestral de *Australopithecus* (potencialmente *Au. afarensis*), e esta é descendente de uma espécie mais antiga de *Ardipithecus* (potencialmente *Ar. ramidus*). Algumas espécies humanoides são reconhecidas anatomicamente como parte do gênero *Homo* a partir de 2 MAA por apresentarem um tamanho cerebral relativamente aumentado, visto que espécies dos demais gêneros tinham cérebros com tamanhos similares aos de chimpanzés. Portanto, o aumento do tamanho cerebral se deu mais recentemente (2 MAA) durante os 6 milhões de anos da linhagem humana, enquanto o bipedismo parece ser a característica diferencial principal da linhagem desde seus primórdios.



Várias espécies do gênero *Homo* viveram em diferentes épocas e localidades da Europa, África e Ásia nos últimos 2 milhões de anos. Há algumas décadas, muitos fósseis eram reconhecidos como variedades geográficas do *Homo erectus*, mas, hoje, são classificados como sendo de espécies diferentes com seus próprios nomes latinos: *Homo ergaster*, *Homo rudolfensis*, *Homo antecessor*, *Homo rhodesiensis*, *Homo heidelbergensis*, *Homo pekinensis*, *Homo javanensis* etc. Outras formas mais recentes de humanoides com cérebros maiores são, por vezes, chamadas de "humanos arcaicos", caso do *Homo neanderthalensis*.

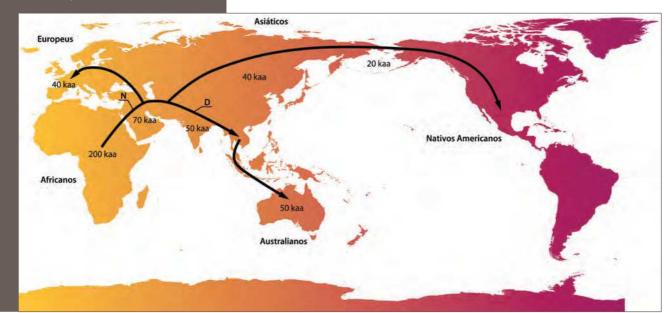
Muitas espécies humanoides bípedes conviveram em diferentes momentos, provavelmente competindo entre si por recursos e território em regiões da África. Estima-se, por exemplo, que ao redor de 2 MAA até oito espécies diferentes da linhagem humana viviam, sendo apenas uma delas ancestral do *Homo sapiens* – as demais não deixaram descendentes diretos atuais, entre elas o recém-descoberto Homo naledi. Em um período mais recente, ao redor de 40 mil anos atrás, o Homo sapiens convivia com o Homo neanderthalensis (Neandertal) e, provavelmente, também com o Homo floresiensis (da Ilha de Flores, no sudeste asiático). A sobrevivência atualmente exclusiva do Homo sapiens tem sido explicada por um passado de competição, querras, doenças e disputas territoriais, mas todas as hipóteses parecem ter alguma relação com o intelecto humano e o agrupamento em sociedades cada vez mais complexas. Aliado a isso, havia, ainda, um comportamento de modificação dos habitats (antropização): os humanos modernos são construtores de nichos, modificando e tomando para si ambientes antes ocupados por outras espécies.

A história evolutiva que explica a origem e a dispersão dos humanos anatomicamente modernos, o *Homo sapiens*, é certamente marcada por uma intensa relação com as mudanças climáticas durante o Pleistoceno (período geológico com muita instabilidade climática) e pela competição com outras espécies humanoides.

Inúmeros dados genéticos, fósseis e fenotípicos sustentam a origem do *Homo sapiens* na parte leste da África durante o Pleistoceno, ao redor de 200 mil anos atrás. A história evolutiva de formação dos povos continentais ou indígenas (aqueles que ocuparam os continentes antes das grandes navegações do século XV) também inclui eventuais encontros e intercruzamentos com outras espécies de humanoides, como os Neandertais e Denisovanos (figura 3). Estes últimos são conhecidos por meio de poucos ossos fragmentários encontrados, mas com um genoma quase completo recuperado desses restos encontrados nas montanhas geladas da região da Sibéria, na Rússia. Alguns genes desses humanoides foram aparentemente mantidos no *Homo sapiens* pela seleção natural, tais como alguns relacionados a adaptações ao clima frio e à resistência a infecções virais. No entan-

Figura 3. Origem e dispersão continental dos humanos modernos. Evolução dos humanos anatomicamente modernos (Homo sapiens) que deu origem aos povos indígenas nos diferentes continentes (desconsiderando aqui a miscigenação intercontinental promovida a partir do século XV). Nestes duzentos milênios, as primeiras populações humanas modernas de origem africana se diversificaram e se adaptaram a diferentes ambientes. Nos últimos 70 mil anos, também se dispersaram para a Ásia, Europa e Oceania, e finalmente chegaram na América ao redor de 20 mil anos atrás (kaa). Neste percurso, os humanos modernos também receberam alguns genes (1-5%) por intercruzamento com indivíduos de outras espécies de hominídeos, como os neandertais (N) e os denisovanos (D), na Ásia ao redor de 70-50 kaa. (Fonte: illustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)

to, a maior parte dos processos adaptativos nas diversas populações indígenas se deve a respostas aos vários climas, relevos e dietas locais, como as mudanças extremas de regime seletivo com o início da agricultura e da domesticação animal. Um dos exemplos mais marcantes do processo adaptativo diferencial entre humanos é a tolerância à lactose na fase adulta, característica que é mais comum entre indivíduos de populações cujos ancestrais consumiam leite e derivados por milênios, caso da maior parte das populações da Ásia Central, Oriente Médio, Europa e nordeste da África. Além disso, a história humana, desde sua origem na África, tem sido grandemente influenciada por nossa evolução cultural, um processo muito mais rápido e paralelo à evolução biológica do *Homo sapiens*.



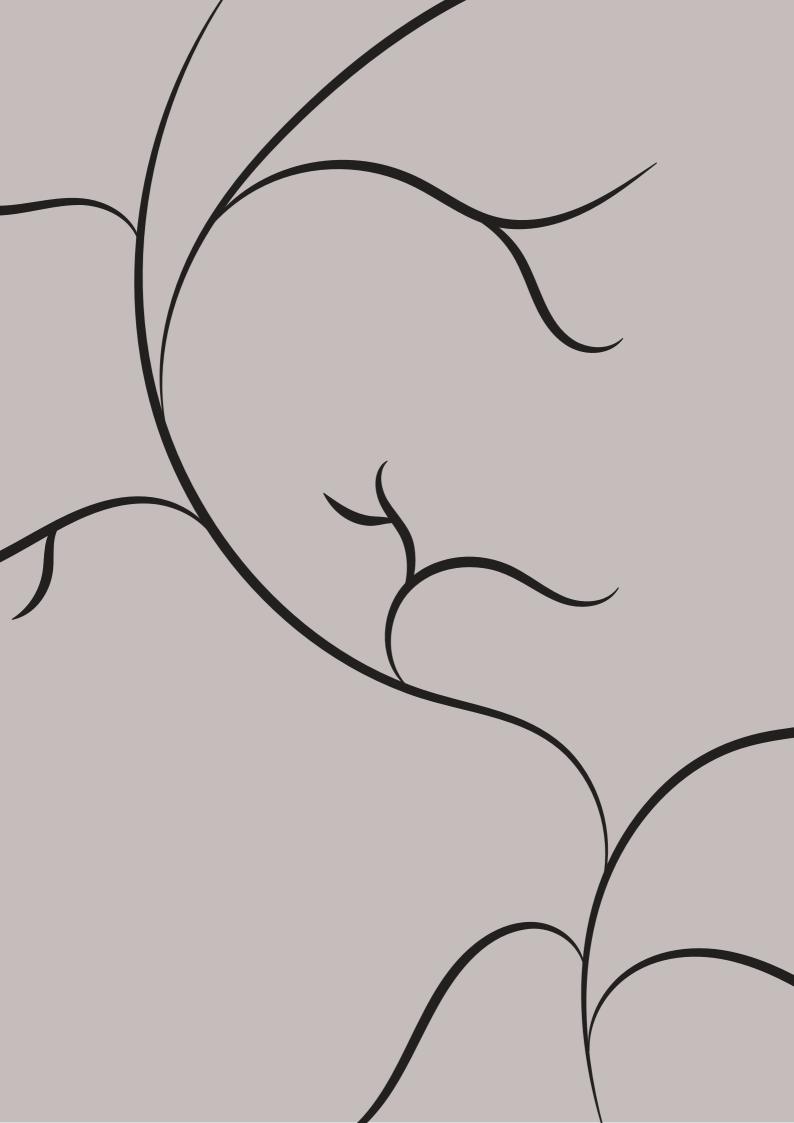
#### Referências

JOBLING, M.A., HURLES, M.E., KIVISILD, T., TYLER-SMITH, C. **Human Evolutionary Genetics** (2nd ed.). New York: Garland Science, 2013.

MORA, C., TITTENSOR, D.P., ADL, S., SIMP-SON, A.G.B., WORM, B. How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? **PLoS Biology**, 9(8):e1001127, 2011.

NATIONAL GEOGRAPHIC. **Qual é a origem** da humanidade segundo a ciência. Disponível em: https://www.nationalgeographicbrasil.com/historia/2022/12/qual-e-a-origem-da-humanidade-segundo-a-ciencia. Acesso em: 20/05/2023

SANTOS, F.R. A grande árvore genealógica humana. **Revista da Universidade Federal de Minas Gerais**. 21(1-2):88-113. 2014







# Não existem raças humanas

(e isso é uma afirmação!)



Sérgio D. J. Pena

Departamento de Bioquímica e Imunologia, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG)

Núcleo de Genética Médica de Minas Gerais



á quem acredite na existência de "raças humanas" — uma ideia que chega sempre acompanhada de seu principal comparsa, o racismo. Na realidade, as raças humanas são apenas um produto da nossa imaginação e cultura. Como disse o epidemiologista americano Jay S. Kaufman, as raças não existem em nossas mentes porque são reais, mas parecem reais porque existem em nossas mentes.

No passado, a crença de que as raças humanas possuíam diferenças biológicas substanciais e bem demarcadas foi usada e disseminada para justificar discriminação, exploração e atrocidades. Ao longo dos tempos, esse infeliz conceito integrou-se à trama folclórica da nossa sociedade sem que a sua adequação ou veracidade científica tivesse sido questionada.

Perversamente, esse conceito tem sido usado não apenas para sistematizar e estudar as populações humanas, mas para criar um esquema classificatório que tenta justificar o status quo e a dominação de alguns grupos por outros. Assim, a ideia de raça é deletéria por estar ligada à crença continuada de que os grupos humanos existem em uma escala de valor. Essa persistência é tóxica: contamina e enfraquece a sociedade como um todo.

Parece existir uma noção generalizada de que o conceito de raças humanas e sua indesejável consequência — o racismo — são tão velhos quanto a humanidade. Há até mesmo quem pense neles como parte essencial do que seria a "natureza humana". Isso não é verdade. Pelo contrário, as raças e o racismo são uma invenção recente na história da humanidade, e coincidiu temporalmente com um importante fenômeno econômico da era moderna: o início do tráfico de escravos da África para as Américas.

Para tentar justificar a escravidão, os africanos passaram a ser considerados inferiores de maneira irreversível. A partir daí, a transmissibilidade genética da inferioridade biológica tornou-se parte das doutrinas racistas.

Pense bem: como é possível que o fato de possuir ancestrais na África faça com que uma pessoa seja diferente de quem tem ancestrais na Ásia ou na Europa? O que têm a pigmentação da pele, o formato e a cor dos olhos ou a textura do cabelo a ver com as qualidades humanas singulares que determinam uma individualidade existencial? Tratar um indivíduo com base na cor da sua pele ou na sua aparência física é claramente errado. É alicerçar em algo moralmente irrelevante o respeito ao caráter ou às ações daquela pessoa.

Os avanços da genética molecular e o sequenciamento do genoma humano permitiram um exame detalhado da correlação entre a va-

riação genômica, a ancestralidade biogeográfica e a aparência física das pessoas, mostrando como os rótulos antes usados para distinguir "raças" não têm significado biológico. Os traços físicos contrastantes das populações continentais humanas, responsáveis pelas características icônicas das "raças" (pigmentação da pele, cor e textura dos cabelos, formato dos olhos, nariz, boca e estrutura facial), na realidade dependem de um número muito restrito de genes e representam adaptações morfológicas superficiais ao meio ambiente, sendo assim produtos da seleção natural. É fácil distinguir pela aparência um europeu de um africano ou de um asiático, mas tal facilidade desaparece completamente quando procuramos evidências destas diferenças "raciais" nos respectivos genomas.

Duas simples constatações fornecem suporte científico à inexistência biológica de raças humanas: (1) a espécie humana é muito jovem (menos de 300 mil anos) e (2) a espécie humana é móvel demais, ou seja, seus padrões migratórios são amplos demais para permitir uma diferenciação e, consequentemente, uma separação em diferentes grupos biológicos que pudessem ser chamados de raças. Isso explica por que no DNA humano a vasta maioria da variabilidade genômica é compartilhada por todas as populações e por todos os continentes (isto é, entre todas as chamadas raças). Na prática, apenas uma proporção muito pequena de todas as variantes genéticas pode ser vista em um único continente. Uma demonstração disso é a demonstração experimental de que existe um baixo nível de diferenciação genética entre as chamadas raças humanas. Como foi feita essa demonstração?

A variação genética total das populações humanas pode ser descrita em dois níveis: um componente interpessoal (dentro das populações), referente à diversidade que distingue uma pessoa da outra na mesma população, e um segundo componente interpopulacional, relativo à diversidade que caracteriza populações, seja dentro do mesmo continente ou em continentes diferentes (leia-se "raças", com ênfase nas aspas). Podemos, então, tentar contrastar essas variabilidades, examinando qual delas é quantitativamente mais importante.

Essa comparação foi feita pela primeira vez em 1972 pelo geneticista americano Richard Lewontin. A partir de dados de polimorfismos de proteínas humanas e grupos sanguíneos, ele agrupou as diferentes populações em sete grupos continentais que correspondiam aproximadamente aos grupos populacionais/raciais humanos: africanos, ameríndios, aborígines australianos, asiáticos do leste, asiáticos do sul, indianos e europeus. O estudo mostrou que 93,7% da diversidade observada nos genes estudados ocorria dentro das próprias populações ou entre as diferentes populações de um mesmo grupo continental. Apenas 6,3% da diversidade ocorreu entre os chamados

grupos continentais (as "raças"). Esses resultados espetaculares foram comprovados em inúmeros estudos posteriores, inclusive com análises de polimorfismo do DNA feitas por cientistas brasileiros. As evidências deixam absolutamente claro que os grupos continentais humanos apresentam níveis muito baixos de diferenciação genética entre eles. Em outras palavras, do ponto de vista biológico, não faz sentido querer distingui-los. Isso não está relacionado à ideia de que somos todos iguais, mas ao fato de que somos todos igualmente diferentes!

O geneticista Guido Barbujani usa o exemplo de que entre os primeiros genomas humanos completamente sequenciados estavam os de James Watson e Craig Venter, dois importantes geneticistas americanos de origem europeia. Quando os genomas dos dois foram comparados ao genoma de Seong-Jin Kim, um cientista coreano, eles mostraram ser mais semelhantes a ele do que entre si. Isso não significa que se espera que dois europeus aleatórios sejam geneticamente mais próximos dos coreanos do que um do outro, mas certamente destaca quão grotescas são as categorizações raciais.

Como alternativa ao uso de "raças" para caracterizar a diversidade humana, três desenvolvimentos científicos recentes nos permitem propor um novo modelo de divisão da humanidade. Trata-se de um modelo genômico-individual que coloca sua ênfase nas pessoas, e não em populações: (1) a demonstração genética e molecular da individualidade genômica humana, (2) a demonstração genética e paleontológica da origem única e recente da humanidade moderna na África e (3) o desenvolvimento da genética estatística que permite demonstrar que a humanidade não passa de uma grande família, visto que todos temos ancestrais comuns muito recentes.



Nesse novo modelo, a humanidade é vista como sendo composta não de raças ou populações, mas de oito bilhões de indivíduos. Ele enfatiza a individualidade e a singularidade genética das pessoas. É uma ideia fundamentalmente genealógica, e conecta diretamente a diversidade genética humana à história evolucionária do *Homo sapiens*. Ao valorizar cada pessoa individualmente, o novo modelo mostra que conceitos como raça simplesmente não fazem sentido.

Alguns argumentam que raças ainda podem existir como construções sociais. Alguns chegam mesmo a apresentar essa constatação com tom de inevitabilidade absoluta, como se o conceito de raça fosse um dos pilares da nossa sociedade. Entretanto, não se pode permitir que tal construção social se torne determinante de toda a nossa visão de mundo — nem de nosso projeto de país.

Em tempos de conflitos de civilizações e recrudescimento do ódio étnico e do racismo, é preciso esquecer as diferenças superficiais de cor entre os grupos continentais e enxergar, na enorme diversidade humana, uma espécie única, presente na Terra há poucos momentos da escala evolucionária. Uma única família, composta de indivíduos igualmente diferentes. Essa união será indispensável para alavancar um esforço solidário para combater a degradação ambiental do planeta ou os eventos que ameaçam a sobrevivência da nossa jovem espécie.

#### Referências

BARBUJANI, G., PIGLIUCCI, M. Human races. **Current Biology**, 23(5):185-187, 2013.

BASTOS-RODRIGUES, L., PIMENTA, J.R., PENA, S.D.J. The genetic structure of human populations studied through short insertion-deletion polymorphisms. **Annals of Human Genetics**, 70 (Pt 5): 658-665, 2006.

HUNLEY, K.L., CABANA, G.S., LONG, J.C. The apportionment of human diversity revisited. **American Journal of Physical Anthropology**, 160(4):561-569, 2016.

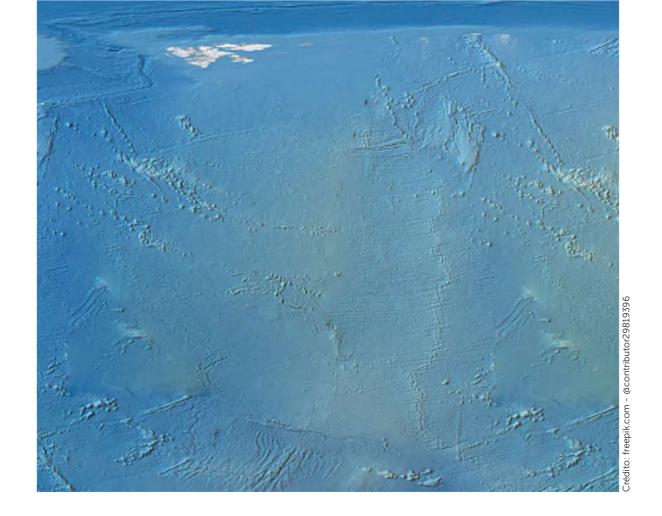
LEWONTIN, R.C. The Apportionment of Human Diversity. In: DOBZHANSKY, T., HECHT, M.K., STEERE, W.C. (Eds.), **Evolutionary Biology**. Nova York: Springer, 1972. p. 381-398.

# Sugestões de leitura

**Humanidade Sem Raças?**, de S.D.J. Pena - 2008, Publifolha

**Taking race out of human genetics**, de M. Yudell, D. Roberts, R. DeSalle e S. Tishkoff - 2016, Science, 351:564-565





# Os humanos na América



Mara H. Hutz Departamento de Genética, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS)

## Fabrício R. Santos

Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG)

esde sua origem na África há cerca de 200 mil anos, os humanos anatomicamente modernos (*Homo sapiens*) se distribuíram por todos os continentes da Terra. Essa trajetória, é claro, envolveu a diferenciação e a adaptação de diversas populações a vários ambientes, além de intercruzamentos raros com outras espécies de hominídeos, como os neandertais e denisovanos. Enquanto os primeiros dois terços da história dos humanos modernos ocorreram na África, desde 60 mil anos atrás, diferentes populações passaram a ocupar também toda a Ásia, a Europa e a Oceania. A América se destaca como o último grande continente alcançado pela espécie humana, o que se deu no final do Pleistoceno (período geológico que termina 11,7 mil anos atrás, com o final da última glaciação), completando sua expansão global pelas massas continentais.

Atualmente, é consenso que o povoamento inicial das Américas se deu a partir da Sibéria (Ásia) para o Alasca (América do Norte) através da Beríngia, uma vasta região plana e sem gelo — onde se situa atualmente o estreito de Bering (entre Ásia e América) — formada no Pleistoceno entre 27 e 12 mil anos atrás, quando o nível do mar estava até 120 metros mais baixo que na atualidade. Uma das guestões mais debatidas com relação ao povoamento da América refere-se às migrações que deram origem aos primeiros nativos americanos. Por exemplo, com base em dados fenotípicos (craniometria, morfologia dentaria, grupos sanguíneos, alotipos GM, antígenos HLA), foram sugeridas entre uma e oito diferentes ondas migratórias que originaram os nativos americanos. Alguns estudos genéticos sugerem modelos mais complexos envolvendo pelo menos uma etapa de povoamento inicial, seguida de uma rápida expansão e somada de ondas migratórias mais recentes — ou um constante fluxo gênico com a Sibéria que teria perdurado até o Holoceno (atual período geológico que começou 11,7 mil anos atrás). Entretanto, há um consenso de que os atuais indígenas esquimó-aleutas representam a descendência atual de uma dispersão populacional mais recente para a América, pelo menos culturalmente, não mais antiga do que 5 mil anos.

O cenário do povoamento antigo que originou os indígenas americanos tem se mostrado cada vez mais complexo com as análises genômicas modernas, que, desde 2014, passaram a incluir DNA antigo (aDNA) recuperado de restos arqueológicos humanos, principalmente ossos. Ainda existe um grande debate sobre a dinâmica inicial de dispersão e fluxo gênico que permita explicar a diversidade genética atual dos indígenas americanos. Nesse contexto, fortalece-se a ideia da existência de uma rápida expansão populacional na América ao redor de 14 mil anos que levou ao povoamento do continente de norte a sul.

De modo geral, a cronologia da ocupação inicial da América está dividida em duas hipóteses temporais. A primeira, baseada em diferentes evidências genéticas, indica um povoamento anterior a 14 mil

anos atrás, mas não muito além de 20 mil anos atrás, acompanhado de sucessivos fluxos migratórios. A segunda hipótese, levantada por algumas evidências arqueológicas, propõe a chegada dos primeiros imigrantes na América em um período anterior a 20 mil anos atrás, considerando artefatos arqueológicos que sugerem a existência de humanos no sul do Piauí (Serra da Capivara, restos antigos de possíveis fogueiras), no norte do Mato Grosso (sítio Santa Elina, adornos feitos de ossos de preguiça-gigante de 25 mil anos atrás) e na Califórnia (EUA, ossos de mastodontes supostamente "arranhados" por caçadores hominídeos) ao redor de 130 mil anos atrás. Apesar de serem anacrônicas, essas duas ideias não são mutuamente exclusivas: existe a possibilidade de os povoadores mais antigos (reconhecidos por dados arqueológicos) terem se extinguido sem deixar descendentes atuais (reconhecidos por dados genéticos).

As evidências genéticas de hoje sugerem que todos os indígenas americanos compartilham ao menos uma população ancestral asiática, que posteriormente se diversificou na Beríngia por poucos milênios em um período anterior a 14 mil anos atrás. À época, as geleiras bloqueavam a dispersão das populações beringianas para o sul e leste do continente americano (figura 1). Essas barreiras de gelo começaram a descongelar a partir de 16 mil anos atrás na faixa costeira do Pacífico, e a partir de 13 mil anos atrás no interior do Alasca e Canadá, com a formação do Corredor de Alberta que, livre de gelo, permitia a passagem de humanos e outros animais. Essas duas rotas alternativas e anacrônicas, costeira e interior, sugerem que povos com diferentes culturas podem ter se dispersado para as regiões americanas de clima mais ameno e tropical em momentos diferentes. Os primeiros povos que migraram pela rota da costa noroeste do Pacífico deveriam utilizar recursos marinhos (peixes, mariscos, algas e mamíferos marinhos) e pequenos botes. Aqueles que migraram posteriormente pelo corredor livre de gelo do interior eram provavelmente caçadores da megafauna que, hoje, está extinta em sua maioria. O uso da rota costeira, que é mais antiga, explica mais facilmente a presença do sítio arqueológico de Monte Verde, na costa do Chile, que é datado em 14 mil anos atrás e possui vários restos humanos demonstrando o uso de recursos marinhos. Além disso, vários modelos ecológicos sustentam que a migração costeira com auxílio de pequenos barcos explica a rápida chegada dos primeiros humanos ao extremo sul da América do Sul, estimada ao redor de 12 mil anos atrás. No entanto, inúmeras ferramentas de pedra, principalmente pontas de projéteis e raspadores, fornecem evidências incontestáveis das primeiras atividades de caça da megafauna (mamutes, mastodontes, bisões etc.) na América do Norte ao redor de 13 mil anos atrás. São os restos de uma civilização que os arqueólogos chamam de cultura Clóvis. Esses caçadores de megafauna das pradarias norte-americanas sustentam a hipótese de passagem de povos ancestrais pelo Corredor de Alberta (Alasca e Canadá) ao redor de 13 mil anos atrás.



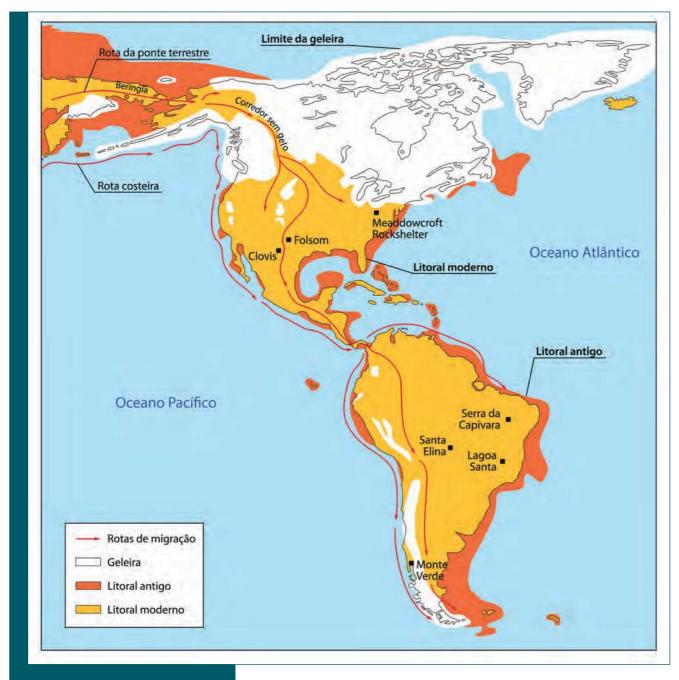


Figura 1. Mapa esquemático mostrando a distribuição das geleiras durante as glaciações do Pleistoceno, as prováveis rotas de migração dos povos ancestrais dos nativos americanos e alguns importantes sítios arqueológicos. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)

Estudos de variação craniométrica de indígenas americanos também lançaram luz sobre a história do povoamento inicial do continente. Os crânios antigos revelaram diferenças biológicas entre os primeiros habitantes das Américas, chamados de paleoíndios ou paleoamericanos, e muitos indígenas modernos e antigos a partir de 7 mil anos atrás. Os paleoíndios apresentam pouca sobreposição de características cranianas com os indígenas mais recentes, o que levou à hipótese de duas migrações temporalmente distintas que teriam se originado em diferentes partes da Ásia. Os paleoíndios são representados pelos crânios de mais de 10 mil anos encontrados por Peter Lund em meados do século XIX na região de Lagoa Santa (MG) e também por uma mulher denominada Luzia, desenterrada na Lapa

Vermelha, em Pedro Leopoldo (MG), no ano de 1975. Além da Luzia, vários outros fósseis do período anterior a 7 mil anos atrás foram encontrados em diferentes partes do continente. Estudos com aDNA de diferentes restos ósseos do Brasil, EUA, Canadá, Argentina, Colômbia e México revelaram que existe uma relação ancestral-descendente entre paleoíndios e indígenas modernos. Portanto, as diferenças morfológicas entre crânios de indígenas americanos ao longo do tempo podem ser mais facilmente explicadas por deriva, fluxo gênico e seleção natural.

Os estudos genéticos sobre a história evolutiva do povoamento indígena da América iniciaram no século XX com grupos sanguíneos e outros fenótipos. Depois, foram acrescentados dados genotípicos diversos, incluindo sequências de DNA de várias regiões e que hoje estão expandidos a todo o genoma, incluindo DNA moderno e antigo. Nos anos 1990, os sistemas genéticos herdados uniparentalmente, como o DNA mitocondrial (mtDNA) e a porção não recombinante do cromossomo Y (NRY), começaram a gerar inúmeras evidências sobre o passado das populações humanas. A análise da variação nesses sistemas permitiu identificar linhagens (ou haplogrupos) maternas (mtDNA) e paternas (NRY) que são utilizadas para reconstruir o padrão de ancestralidade compartilhada entre as populações — e isso possibilita que se façam inferências históricas. Por exemplo, os primeiros povoadores da América trouxeram com eles os haplogrupos A, B, C, D e X do mtDNA e haplogrupos Q e C do NRY, que se dispersaram por todas as regiões do Novo Mundo. No entanto, há evidências de que os haplogrupos X do mtDNA e C do NRY sejam produtos de eventos de dispersão mais recentes que deixaram esses sinais particularmente nas populações americanas nativas do hemisfério norte.

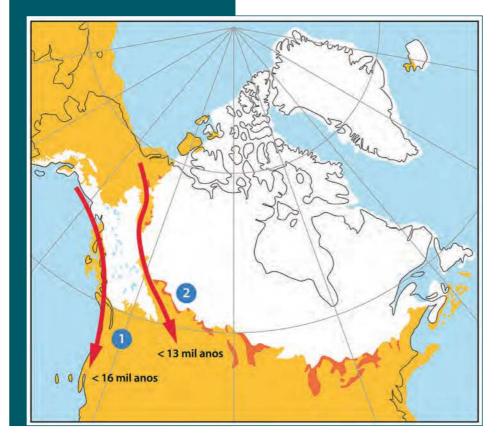
Os avanços recentes da genômica permitiram a obtenção de muito mais dados (de todos os cromossomos) dos nativos americanos atuais do que estava disponível anteriormente, e ainda possibilitaram, pela primeira vez, o acesso a genomas de antigos vestígios arqueológicos. No entanto, os debates sobre hipóteses alternativas do povoamento inicial continuam intensos. Enquanto alguns estudos recentes indicam, por exemplo, que pelo menos três populações ancestrais asiáticas são necessárias para explicar a diversidade genética atual dos nativos americanos, outros indicam que há apenas uma população inicial fundadora que se diversificou na América e recebeu, posteriormente, um fluxo de migrantes que originou os atuais esquimó-aleutas.

Outras análises genômicas sugerem que alguns nativos americanos possuem segmentos de DNA compartilhados com indígenas da Austrália e da Papua-Nova Guiné, mas que não aparecem na América do Norte. Esse sinal de ancestralidade comum é chamado de População Y em homenagem a Ypykuéra, que significa "ancestral" na família

linguística Tupi. O sinal Y indica uma ancestralidade comum na Ásia, de onde esses ancestrais asiáticos originaram tanto os indígenas da Oceania quanto alguns sul-americanos. Recentemente, o sinal Y também foi demonstrado em esqueletos antigos (de cerca de 11 mil anos atrás) da região de Lagoa Santa, em Minas Gerais, além de povos modernos da Amazônia e da costa do Pacífico da América do Sul, reforçando a hipótese de migração mais antiga usando a rota costeira no final do Pleistoceno (figura 2).

Figura 2. O povoamento inicial da América se deu na parte beringiana do Alasca (EUA) em um período ao redor de 20 mil anos atrás, quando essas populações se diversificaram antes de atravessar as geleiras que começaram a descongelar pela parte costeira - 16 mil anos atrás (1) e pelo corredor do interior - 13 mil anos atrás (2). Os povos que usaram essas rotas deveriam ter adaptacões culturais/comportamentais diferentes, sendo que pela costa deveriam usar também pequenos barcos e recursos marinhos para subsistência, enquanto no interior deveriam ser exímios caçadores de megafauna, que também circulavam por esse corredor livre de gelo. (Fonte: ilustração autoral elaborada para a ABC/Fábio Andriolo)

Considerando os cenários de povoamento mencionados, os ancestrais dos nativos americanos chegaram através da Beríngia em um período anterior a 14 mil anos atrás. Eles, então, dispersaram ao sul e ao leste das barreiras de geleiras quando estas começaram a descongelar entre 16 e 13 mil anos atrás, pela rota costeira do Pacífico e/ou pelo corredor livre de gelo do interior do Alasca e do Canadá. Uma possibilidade é que a população original tenha se diversificado inicialmente na Beríngia, entre 22 e 16 mil anos atrás, com alguns grupos adaptados aos recursos marinhos e outros à caça de megafauna. Eles teriam utilizado, respectivamente, as rotas costeira e do interior em momentos diferentes (figura 2). As populações pioneiras que chegaram às regiões livres de gelo encontraram locais desabitados com vastas fontes de alimento, incluindo animais que eram facilmente pescados ou caçados, o que garantiu rápida expansão.



Para realmente compreender a história evolutiva de qualquer população humana ou região, é preciso integrar evidências de várias disciplinas científicas como genética, antropologia física (morfologia), antropologia social (cultura), arqueologia (restos antigos), linguística, ecologia humana e paleoclimatologia, entre outras. Nossa história compartilhada é patrimônio cultural da humanidade, essencial para compreender nosso presente e planejar nosso futuro. Por exemplo, essas evidências históricas tanto recentes (da colonização europeia a partir de 1492) quanto antigas (tema

deste capítulo) demonstram a antiguidade dos indígenas da América, cujas populações ancestrais ocuparam e se adaptaram a todos os diferentes ambientes do continente por mais de 14 milênios, gerando uma diversidade de povos que, infelizmente, se reduziram drasticamente com a chegada de outros povos continentais a partir do final do século XV. Isso mostra que o conhecimento histórico científico é importante não apenas para a sociedade urbana e cosmopolita, mas também para os povos indígenas americanos, que devem participar da geração e da divulgação desse conhecimento. Na história, esses povos obtêm informações para reforçar a defesa de seus direitos relativos à demarcação de suas terras e à manutenção de suas culturas moldadas ao longo desses milênios e que continuam mudando, assim como ocorre com os povos cosmopolitas de múltiplas origens e culturas ancestrais.

#### Referências

CASTRO E SILVA, M.A., FERRAZ, T., BORTO-LINI, M.C., COMAS, D., HÜNEMEIER, T. Deep genetic affinity between coastal Pacific and Amazonian natives evidenced by Australasian ancestry. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 118(14):e2025739118, 2021.

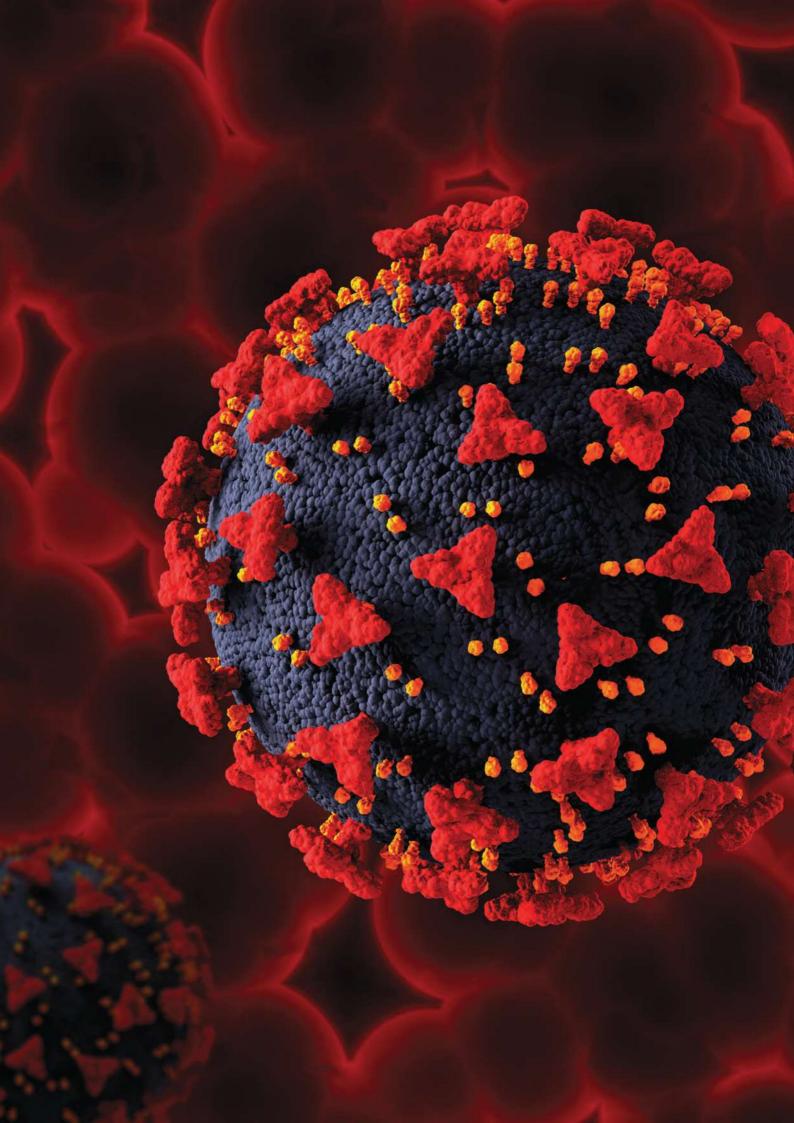
JOTA, M.S.A., SANTOS, F.R. A contribuição dos estudos da genética de populações na história pré-colombiana da América. Arquivos do Museu de História Natural e Jardim Botânico, 23:56-88, 2014.

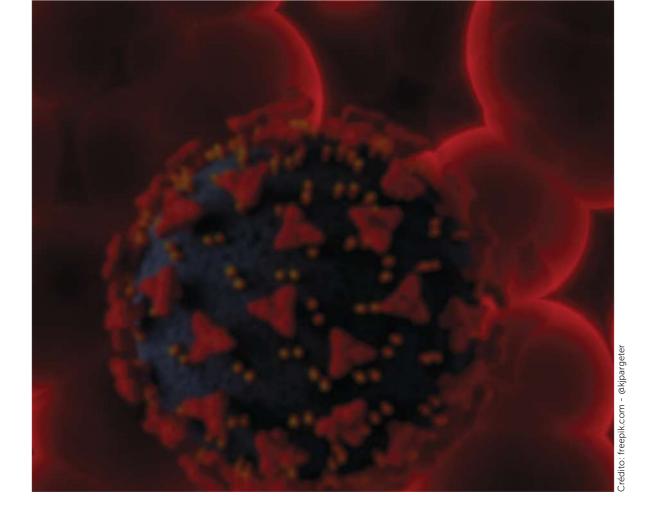
PINOTTI, T., BERGSTRÖM, A., GEPPERT, M., BAWN, M., OHASI, D., SHI, W., LACER-DA, D.R., SOLLI, A., NORSTEDT, J., REED, K., DAWTRY, K., GONZÁLEZ-ANDRADE, F., PAZ-Y-MIÑO, C., REVOLLO, S., CUELLAR, C., JOTA, M.S., SANTOS, J.E. JR., AYUB, Q., KI-VISILD, T., SANDOVAL, J.R., FUJITA, R., XUE, Y., ROEWER, L., SANTOS, F.R., TYLER-SMITH, C. Y Chromosome Sequences Reveal a Short Beringian Standstill, Rapid Expansion, and early Population structure of Native American Founders. **Current Biology**, 29(1):149-157, 2019.

SALZANO, F.M. The Amerindian Microcosm: Anthropology, Comparative History, Ecology, Genetics and Evolution. Newcastle upon Tyne: Cambridge Scholars Publishing, 2019.

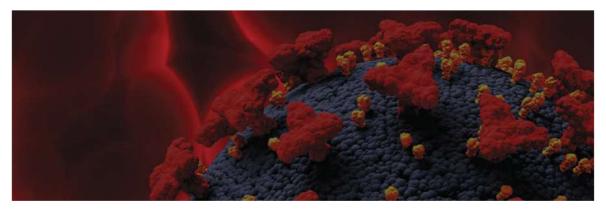
SKOGLUND, P., REICH, D. A genomic view of the peopling of the Americas. **Current Opinion in Genetics & Development**, 41:27-35, 2016.

WILLERSLEV, E., MELTZER, D.J. Peopling of the Americas as inferred from ancient genomics. **Nature**, 594(7863):356-364, 2021.





Evolução em tempo real



Sérgio D. J. Pena
Departamento de Bioquímica e Imunologia, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG)
Núcleo de Genética Médica de Minas Gerais

comunidade científica aceita a evolução por seleção natural como uma verdade biológica. No entanto, na população em geral, nem todos a compreendem e, portanto, podem não admitir sua ocorrência. No Brasil, uma pesquisa de 2010 revelou que 59% dos entrevistados disseram acreditar na evolução, mas guiada por Deus. Apenas 8% acreditavam na evolução sem intervenção divina, enquanto 25% eram criacionistas — e a negavam. O apoio ao criacionismo foi mais forte entre aqueles com menos anos de escolaridade. Isso não é surpreendente porque essa pesquisa abordou, principalmente, a evolução humana, que ocorreu muito lentamente, no passado e sem testemunhas oculares.

No entanto, a realidade do processo evolutivo torna-se muito mais convincente e fácil de entender quando pode ser observada acontecendo literalmente diante de nossos olhos. Um exemplo dessa "evolução em tempo real" tem relação com o coronavírus SARS-CoV-2, responsável pela pandemia de covid-19.

O recente surgimento do novo patógeno humano SARS-CoV-2 (*Severe Acute Respiratory Syndrome Coronavirus 2*) na China e sua rápida disseminação nacional e internacional causaram uma crise global na saúde e em outras áreas. Como disse Carl Zimmer, uma bolha genética oleosa de 100 nanômetros levou à morte milhões de pessoas e remodelou o mundo.

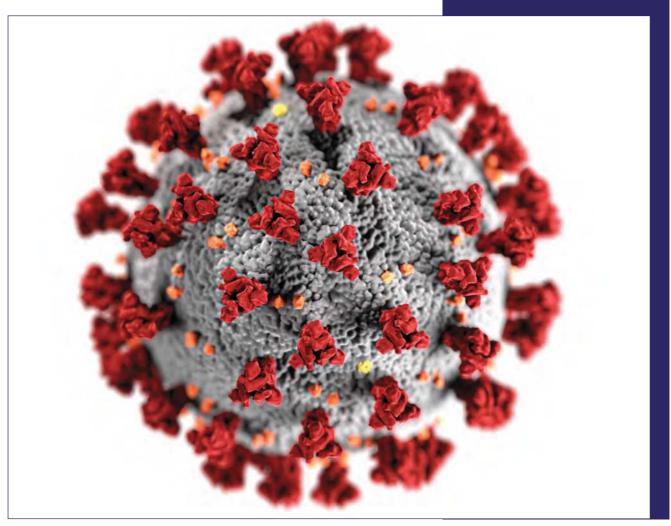
Desde a descoberta do SARS-CoV-2 no início de 2020, o mundo científico o examina de perto para descobrir como algo tão pequeno pode causar tanto estrago. O vírus nada mais é do que um simples produto (por mais terrível que seja) das forças cegas da evolução por seleção natural. Nesse caso, há uma peculiaridade evolutiva: o processo está acontecendo tão rapidamente que podemos acompanhar de perto as transformações do vírus ao longo dos meses. Até recentemente, era um vírus inócuo de morcego. Em pouco tempo, evoluiu para um vírus capaz de infectar humanos e criar uma pandemia.

O SARS-CoV-2 é apenas um dos muitos coronavírus. Todos compartilham a característica de ter o maior genoma de RNA de fita simples da natureza. Esse genoma contém todo o código genético que o vírus precisa para produzir proteínas e se replicar no corpo humano. A taxa de mutação viral impulsiona a variabilidade do genoma e sua evolução. A maioria das mutações tem um impacto negativo ou insignificante nas propriedades do vírus. No entanto, dependendo de sua localização no material genético vital, as mutações podem render propriedades, como maior transmissibilidade (poder se espalhar mais facilmente) ou maior gravidade (poder causar doenças mais severas). Por seleção natural, vírus com essas mutações vantajosas proliferarão nas populações humanas mais rapidamente do que outros.

Basicamente, mutações nos genomas são as vias de evolução dos vírus. No caso do SARS-CoV-2, foi possível realizar seu sequenciamento genético em vários países, inclusive no Brasil, e identificar alguns dos eventos evolutivos mais relevantes. O portal da Fundação Oswaldo Cruz explica que o novo vírus se originou do fenômeno de transbordamento zoonótico: foi o que fez com que um coronavírus que afetava apenas morcegos sofresse uma mutação e, a partir dela, ganhasse a capacidade de infectar humanos. A literatura científica que temos sobre o caso permite concluir que essa evolução foi um processo natural e não induzido pela ação humana.

Outro conjunto de eventos evolutivos de interesse foi a evolução do SARS-CoV-2 para gerar variantes com alta transmissibilidade e maior infectividade. Entre elas, podemos citar a B.1.1.7 (alpha), identificada pela primeira vez na Grã-Bretanha e que tem demonstrado grande poder de disseminação rápida. Essa variante não é apenas mais transmissível do que outras variantes pré-existentes do SARS-CoV-2, mas pode causar doenças mais graves. Também altamente contagiosa, a variante P.1. (gama), que surgiu em Manaus, dominou a cidade e se espalhou pelo Brasil.

Figura 1. Graças à sua rápida replicação, o coronavírus SARS-CoV-2 (causador da covid-19) está produzindo grande número de variantes, com diferenças na capacidade de propagação na população humana.





Conhecida como ômicron, a variante B.1.1.529 foi detectada na África do Sul em 8 de novembro de 2021. Altamente infecciosa, ela se espalhou rapidamente (a partir de 7 de janeiro de 2022), tendo sido identificada em mais de 130 países. A ômicron foi designada como variante preocupante pela Organização Mundial de Saúde poucos dias após sua identificação por possuir numerosas mutações (35) na proteína Spike — parte do vírus que desempenha um papel importante no reconhecimento e penetração nas células humanas. Apesar dos pontos de atenção, algumas notícias positivas foram relacionadas à ômicron: a variante está associada a um quadro clínico menos grave (ou seja, embora pareça ser mais infecciosa, induz a sintomas menos severos), as vacinas existentes atenuam sua gravidade e os medicamentos desenvolvidos contra outras variantes parecem também ser eficazes contra ela. A revista Science escolheu como seu "desenvolvimento científico de 2021" o Paxlovid, um inibidor de protease viral que pode reduzir o risco de infecção por SARS-CoV-2 em mais de 90%. Uma vez que a ômicron não possui mutações nas proteínas que são alvo de Paxlovid, a droga é eficaz contra a variante.

Eventos evolutivos ocorrem em tempo real em várias outras circunstâncias. Um exemplo é o HIV, o vírus da Aids, contra o qual os médicos se valem do processo evolutivo para obter benefícios terapêuticos. Se um paciente já está infectado com uma cepa de HIV resistente a drogas, a teoria evolutiva básica pode ser usada para encontrar uma maneira de tornar a droga útil novamente. Considere um paciente que toma um medicamento específico para o HIV, o que torna o vírus em seu corpo resistente ao tratamento. Se o paciente parar de tomar o medicamento por um tempo, a teoria evolutiva prevê que sua população viral evoluirá de volta para uma cepa capaz de se reproduzir com mais eficiência, mas não resistente a fármacos. Se altas doses do medicamento voltarem a ser aplicadas, será possível interromper a replicação desses vírus e, com isso, reduzir a carga viral do paciente a níveis muito baixos. Essa terapia evolutiva tem sido usada com sucesso no manejo da doença.

Além dos vírus, as bactérias também têm tempos de geração curtos e tamanhos populacionais grandes, o que aumenta a velocidade com que podem evoluir. Um exemplo é a MRSA (*Staphylococcus aureus*, resistente à meticilina), que, atualmente, causa mais mortes nos EUA do que o HIV. Hoje, temos cepas de MRSA que, além da meticilina, resistem simultaneamente a inúmeros outros antibióticos, incluindo a vancomicina, que geralmente é considerada uma das últimas linhas de defesa antibacteriana. Como o *S. aureus* passou de um simples causador de uma infecção cutânea secundária a um terror? Na verdade, o que esse patógeno fez foi evoluir para desenvolver resistência a antibióticos.

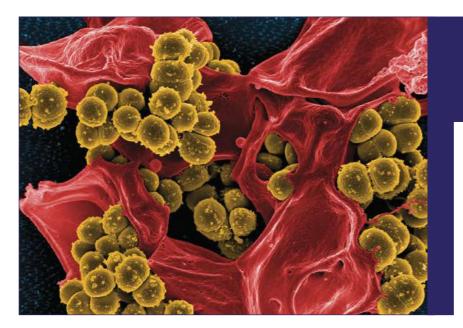


Figura 2. A bactéria Staphylococcus aureus evoluiu rapidamente, produzindo uma cepa (MRSA) perigosa para seres humanos e resistente a antibióticos, inclusive meticilina (antibiótico de nova geração). Na figura, vemos essas bactérias sendo combatidas por neutrófilos no corpo humano.

Observáveis em tempo real, esses eventos demonstram como mutações na sequência de um gene alteram o fenótipo e revelam as consequências ecológicas resultantes, capazes de provocar mudanças na frequência populacional dos alelos, iluminando, assim, de forma indiscutível, o processo de evolução por seleção natural. É mais uma evidência das ideias trazidas por Darwin e outros evolucionistas — sementes que nos ajudam a desvendar o passado, entender o presente e — por que não? — prever o futuro.

#### Referências

DAVIES, N.G., JARVIS, C.I., CMMID COVID-19 WORKING GROUP, EDMUNDS, W.J., JEWELL, N.P., DIAZ-ORDAZ, K., KEOGH, R.H. Increased mortality in community-tested cases of SARS-CoV-2 lineage B.1.1.7. **Nature**, 593:270-274, 2021.

FIOCRUZ. **Qual a origem do novo coronavírus?** Disponível em: https://portal.fiocruz.br/pergunta/qual-origem-desse-novo-coronavirus. Acesso em: 21/04/2021.

GRUBAUGH, N.D., HODCROFT, E.B., FAUVER, J.R., PHELAN, A.L., CEVIK, M. Public health actions to control new SARS-CoV-2 variants. **Cell**, 184(5):1127-1132, 2021.

LEVEL of support for evolution. In: WIKIPÉDIA: a enciclopédia livre. Disponível em: https://en.wikipedia.org/wiki/Level\_of\_support\_for\_evolution. Acesso em: 21/04/2021.

POWELL, A. Evolution in real time. **The Harvard Gazette**, 2014. Disponível em: https://news. harvard.edu/gazette/story/2014/02/evolution-in-real-time/. Acesso em: 21/04/2021.

SERRANO, F. O que é a variante brasileira P1 e por que ela é mais contagiosa. **Exame**, 2021. Disponível em: https://exame.com/ciencia/o-que-e-a-variante-brasileira-p1-e-por-que-ela-e-mais-contagiosa/. Acesso em: 21/04/2021.

UNIVERSITY OF CALIFORNIA, BERKELEY. HIV: the ultimate evolver. Disponível em: https://evolution.berkeley.edu/the-relevance-of-evolution/medicine/hiv-the-ultimate-evolver/. Acesso em: 21/04/2021.

UNIVERSITY OF CALIFORNIA, BERKELEY. Superbug, super-fast evolution. Disponível em: https://evolution.berkeley.edu/evo-news/superbug-super-fast-evolution/. Accesso em: 21/04/2021.

# Sugestão de leitura

**The Secret Life of a Coronavirus**, de C. Zimmer – 2021, https://www.nytimes.com/2021/02/26/opinion/sunday/coronavirus-alive-dead.html



# **MEMBROS INSTITUCIONAIS**

### **DIAMANTE**

















#### **PRATA**







# **APOIOS INSTITUCIONAIS**





