

Ciências

Biológicas

Cadernos CB Virtual 6

❖ Rafael Angel Torquemada Guerra (Org.)

❖ Antônio José Creão Duarte ❖ Fabiana Sena da Silva

❖ Francisco José Pegado Abílio ❖ Luiz de Sousa Junior

❖ Maria Lúcia da Silva Nunes ❖ Paulo César Geglio



**Universidade Federal da Paraíba
Universidade Aberta do Brasil
UFPB VIRTUAL
COORDENAÇÃO DO CURSO DE LICENCIATURA EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS À DISTÂNCIA**

Caixa Postal 5046– Campus Universitário - 58.051-900 – João Pessoa
Fone: 3216-7781 e 8832-6059
Home-page: portal.virtual.ufpb.br/biologia

UFPB

Reitor

Rômulo Soares Polari

Pró-Reitor de Graduação

Valdir Barbosa Bezerra

UFPB Virtual

Coordenador

Lucídio dos Anjos Formiga Cabral

Centro de Ciências Exatas e da Natureza

Diretor

Antônio José Creão Duarte

Departamento de Sistemática e Ecologia

Chefe

Juraci Alves de Melo

**Curso de Licenciatura em Ciências
Biológicas à Distância**

Coordenador

Rafael Angel Torquemada Guerra

Coordenação de Tutoria

Márcio Bernardino da Silva

Coordenação Pedagógica

Isolda Ayres Viana Ramos

Coordenação de Estágio

Paulo César Geglio

Apoio de Designer Instrucional

Luizângela da Fonseca Silva

Artes, Design e Diagramação

Romulo Jorge Barbosa da Silva

Apoio Áudio Visual

Edgard Adelino Ruiz Sibrão

Ilustrações

Christiane Rose de Castro Gusmão

Fotos da contracapa: Rafael Angel Torquemada Guerra

Arte e Montagem da Contracapa: Romulo Jorge Barbosa da Silva

C 569 Cadernos Cb Virtual 6 / Rafael Angel
Torquemada Guerra ... [Org.]-
João Pessoa: Ed. Universitária, 2010.
358 p. : Il.
ISBN: 978-85-7745-633-8
Educação a Distância. 2. Biologia
I. Guerra, Rafael Angel
Torquemada Guerra.
UFPB/BC CDU: 37.018.43

Este material foi produzido pelo curso de Licenciatura em Ciências Biológicas à Distância da Universidade Federal da Paraíba. A reprodução do seu conteúdo está condicionada a autorização expressa da UFPB.



Evolução Biológica

Antônio José Creão Duarte

EVOLUÇÃO BIOLÓGICA

O Estudo da Teoria da Evolução e os processos que ela envolve são importantes na formação do Licenciado em Ciências Biológicas, não apenas porque a Teoria da Evolução dá sentido e unifica a Ciência Biológica, mas porque é um conteúdo destacado nos Parâmetros Curriculares Nacionais (PCN), tanto no Ensino Fundamental, quanto no Ensino Médio, que com alguma habilidade docente, pode ser utilizada como ferramenta importante na construção da cidadania, eixo central dos PCN.

Todos os seres vivos estão sujeitos à evolução, inclusive o homem, sendo que a força da teoria está presente no nosso dia-a-dia e, como exemplo de sua manifestação permanente, temos a resistência desenvolvida por bactérias aos antibióticos e de insetos aos inseticidas. É um conteúdo capaz de construir um argumento único para disseminar a irrelevância da segregação racial ou de etnia, visão indispensável a ser desenvolvida junto aos estudantes no mundo contemporâneo.

Nossa disciplina está estruturada em seis unidades. Na primeira, apresentamos algumas ideias que, se antecipando ao advento da Teoria da Evolução, abordaram aspectos evolutivos ou criaram um ambiente favorável à teoria elaborada por Darwin em 1858. Na segunda unidade, apresentamos alguns acontecimentos da biografia de Darwin, com destaque à viagem que empreendeu pelo mundo a bordo do HMS Beagle, sob as ordens do comandante Robert Fitz Roy; a elaboração de sua teoria; seus adeptos e opositores e a aceitação de suas ideias. A unidade é concluída com um resumo das principais observações e conclusões que podem ser extraídas a partir da leitura do *A Origem das Espécies*. Evidências fósseis, anatômicas e moleculares compõem o corpo da terceira unidade, onde reunimos algumas informações que corroboram a Teoria da Evolução, uma vez que apontam para evidências de ancestralidade comum. Na quarta, uma dicotomização da evolução é apresentada através de assuntos que compõem temas da macro e da microevolução. Na quinta unidade, apresentamos o método filogenético de Willi Hennig, o qual propõe, através de sua aplicação, recuperar no tempo a história evolutiva dos organismos. Conceitos e métodos de construção de cladogramas são apresentados, inclusive aqueles mediante programas computacionais.

EVOLUÇÃO BIOLÓGICA

Antônio José Creão Duarte

UNIDADE 1**EVOLUÇÃO: IDEIAS PRÉ-DARWINIANAS****1. INTRODUÇÃO**

O estudo da Evolução tem suscitado debates apaixonados entre evolucionistas e criacionistas. Há uma bibliografia mais ou menos extensa onde seus defensores têm procurado angariar adeptos junto ao público. Não temos nenhuma intenção de promover debates envolvendo essas duas vertentes, mas apresentar as ideias correntes da comunidade científica a favor da Teoria da Evolução. No ocidente, o conhecimento durante a Idade Média foi dominado pela obediência e crédito aos ensinamentos bíblicos. A Ciência encarava os dogmas com desconfiança e dúvida e tentava explicá-los de modo isento, configurando, assim, uma atitude oposta a da religião, que considerava os dogmas revelações divinas, portanto, inflexíveis e sem necessidade de explicação.

Os gregos, nos séculos VII, VI e V a.C., ao estabelecerem comércio com os egípcios e povos da Mesopotâmia assimilaram conhecimentos da Geometria e Astronomia e, assim, verificaram que muitos fenômenos antes atribuídos aos deuses tinham explicações lógicas, o que os levou a especulação sobre muitas coisas, inclusive sobre o surgimento da vida (Anaximandro 610-546 a.C.; Empédocles 492-432 a.C.). O início da Ciência foi marcado pelas tentativas de entender os fenômenos naturais, sem atribuir a eles qualquer causa divina e, assim, a Ciência ganhou força à medida que mais e mais fenômenos eram explicados.

2. O HOMEM É UM ANIMAL (BUFFON)

Alguns historiadores do pensamento evolutivo creditam ao naturalista francês **Georges-Louis Leclerc** (1707-1788), o conde de Buffon (Figura 1), o papel de precursor das ideias evolucionistas. Buffon foi contemporâneo de **Carl Linnaeus** (Lineu), mas teve uma vida muito diferente deste, pois vinha de uma família aristocrática e pôde assumir a ciência como um empreendimento de lazer. As ideias que os dois naturalistas cultivavam eram também na maioria das vezes opostas. Enquanto Lineu dividia os animais segundo suas essências, Buffon buscava um modo mais prático (domésticos e selvagens). Os seguidores de Lineu defendiam a descontinuidade das espécies enquanto que os de Buffon a continuidade, de acordo com a lei de mesmo nome elaborada por Gottfried Leibniz (1646-1716), que dizia que a natureza não dá saltos (*natura non facit saltus*), assim, se não há saltos, os organismos não poderiam ser classificados em categorias. Buffon havia percebido que em muitos grupos animais a variação que diferenciava as espécies podia ser mais bem entendida como algo contínuo do que descontínuo, como pensava Lineu. A descontinuidade podia ser bem aplicada nas poucas espécies de mamíferos conhecidas na época, mas encontrava dificuldades de aplicação em outros grupos de maior diversidade.

O pensamento de Buffon só começou a mudar quando o número de organismos descobertos começou a se tornar muito grande. Embora fosse cético quanto à possibilidade de se

classificar organismos, devido à lei de continuidade, a partir de 1755 começou a admitir a existências de espécies correlatas, mas a reunião de espécies em gêneros só foi aceita por ele em 1761, apenas por ser um facilitador na determinação dos organismos menores da natureza. Mesmo usando gêneros para estabelecer a sua classificação de pássaros, Buffon tinha consciência da natureza arbitrária da mesma, ou seja, o oposto de Lineu que acreditava que gênero era a categoria mais objetiva na classificação. Lamarck, que foi discípulo de Buffon, embora tivesse declarado inicialmente que as categorias não existiam usou, também, dessa estratégia em seus trabalhos taxonômicos. Posteriormente, à época de Cuvier, o nominalismo defendido por Buffon seria superado.

A formação básica de Buffon foi primordialmente voltada à Matemática e à Física, embora também tivesse estudado Fisiologia Vegetal, mas ele só se dedicou à História Natural a partir de 1739, quando foi nomeado diretor do *Jardim du Roi*, aos 32 anos de idade. Nesta ocasião, desenvolveu uma proposta de escrever uma obra sobre História Natural que tratasse dos minerais até o homem e assim o fez em 36 volumes, na obra *Histoire naturelle, générale et particulière*. Após sua morte, foram acrescentados oito volumes, tornando-a provavelmente a maior obra de História Natural já escrita.

Os historiadores do pensamento evolutivo identificam na vasta obra de Buffon, fragmentos de seu pensamento que, de alguma forma, estavam à frente de seu tempo e que podem ser entendidos como precursoras de ideias evolucionistas. Buffon afirmava que as espécies, ao se afastarem de seu centro de origem, se degeneravam (evolução degenerativa), ou seja, se modificavam, inclusive o homem, como no texto a seguir: *Onde quer que o homem comece a alterar seu clima e a migrar de um país a outro, sua natureza está sujeita a várias alterações. Em países temperados, que supomos adjacentes ao local onde ele foi originado, essas alterações têm sido bem ligeiras; mas elas aumentam em proporções quando ele se afasta desta localização*”.

Em 1658, **James Ussher**, arcebispo de Armagh, usou registros bíblicos para determinar a idade do planeta e concluiu que a Terra fora criada em 22 de outubro de 4.004 a.C., ou seja, teria cerca de 6.000 anos. Buffon foi talvez o primeiro naturalista a contestar essa ideia, ao afirmar que nosso planeta era bem mais velho, 70.000 anos, uma vez que o tempo era fator importante nas alterações geológicas e biológicas. Teve, também, a coragem de afirmar que o homem fazia parte da classe dos animais. Por suas ideias, inclusive acerca da criação do mundo, Buffon foi pressionado pela igreja, através da Faculdade de Teologia de Sorbone, e retratou-se em carta publicada em 18 de maio de 1780, onde afirmou: *declaro de livre vontade que estava enganado no meu julgamento (...) abandono tudo o que na minha obra pareça ser contrário ao texto sagrado*.



Figura 1 - Georges-Louis Leclerc (1707-1788), o conde de Buffon.

http://www.invata-mate.info/history/photos/Buffon_5.jpeg

3. A EXTINÇÃO É UM FATO (CUVIER)

Como veremos adiante, a idade da terra foi um dos maiores problemas que Darwin enfrentou após estabelecer a Teoria da Evolução. No final do século XVIII, os geólogos já haviam desistido de encaixar a história da terra na escala de tempo de Ussher e dividiam-se entre duas ideias sobre as transformações que moldavam o planeta: a) grandes ciclos de criação e destruição; b) mudanças geológicas lentas e imperceptíveis, mas de maneira ininterrupta, sem direção durante um tempo muito grande.

A mais concreta evidência de que o mundo e a natureza se modificavam estava descrita nos fósseis incrustados nas rochas. Durante muito tempo, acreditou-se que os fósseis “nasciam das rochas” ou eram simplesmente um capricho da natureza ou, ainda, que eram restos de animais existentes, mas que ainda estavam esperando que os homens os descobrissem, pois sendo Deus todo benevolência não se podia conceber que Ele destruísse a própria obra. Essa “verdade” não abria espaço para a ideia de extinção das espécies. O primeiro homem a contribuir para o esclarecimento desse pensamento chamava-se **Georges Cuvier** (Figura 2) ou Jean Leopold Nicolas Frédéric Cuvier (1769-1832), naturalista francês e considerado, hoje, pai da Paleontologia. Cuvier provou que os elefantes fósseis (mamutes) eram completamente diferentes dos elefantes existentes e, sendo o mamute um animal gigantesco, era impossível manter o argumento de que esses animais estivessem vivos, mas tivessem passado despercebidos aos olhos dos naturalistas. O estudo comparado dos fósseis de mamutes com os elefantes provou que as espécies se extinguem. Como Cuvier provou também a extinção de muitos outros mamíferos, chegou à conclusão de que aqueles animais povoaram um mundo diferente do atual.



Figura 2 - Jean Leopold Nicolas Frédéric Cuvier (1769-1832) ou Georges Cuvier

http://pt.wikipedia.org/wiki/Georges_Cuvier

Outra observação valiosa de Cuvier, foi constatar que determinados grupos de fósseis podiam ser associados a determinadas camadas geológicas, ou seja, os fósseis eram importantes ou indispensáveis no reconhecimento de tais camadas. Essa conclusão levou Cuvier à outra ideia, a de que havia uma sucessão de faunas e que a substituição dessas estava associada a grandes catástrofes. Então, o dilúvio bíblico teria sido a última? Entretanto, todas essas evidências de evolução não levaram Georges Cuvier a pensar em uma teoria de evolução, pois ele acreditava que as espécies eram fixas, ou seja, não se alteravam, apenas eram substituídas após cada catástrofe. Como isso acontecia, Cuvier não se aventurou em explicar, mas, obviamente, seus trabalhos deram suporte à Teoria da Evolução.

A associação de determinados fósseis à estratificação geológica, possibilitou mapear o registro geológico, camada por camada, mas os geólogos, tal como os naturalistas, também acreditavam que a ciência era uma forma de revelar a obra divina. Era inquestionável que as espécies haviam sido criadas uma a uma, sem conexão de parentesco, ao mesmo tempo e permaneciam, assim, imutáveis. Porém, algo que intrigava os mais observadores era a possibilidade de associar espécies em grandes grupos, segundo os atributos que lhes eram comuns, tais como animais, plantas, peixes, aves, répteis e mamíferos, como se isso revelasse uma provável relação de parentesco entre as espécies de cada um desses grupos, mas como o objetivo da ciência era revelar a obra de Deus, essas evidências de organização sistemática que os organismos exibiam eram vistas como um plano divino.

Na época de Darwin, questionar a fixidez das espécies era uma heresia. Aqueles que ousaram desafiar essa ortodoxia foram, de certa forma, execrados e **Erasmus Darwin** (avô de Darwin) foi um deles. Em *Zoonomia*, expôs suas ideias de transmutação, onde explicava a transformação de uma espécie em outra. Em 1844, foi publicado o livro *Vestígios da História Natural da Criação* e seu autor, **Robert Chambers**, o fez anonimamente, temeroso da reação que provocaria no clero e na sociedade em geral. A obra *Vestígios* afirmava que uma falha no desenvolvimento dos fetos poderia resultar uma nova espécie. O ornitorrinco era um exemplo da falha de desenvolvimento de um pato e que os homens descendiam de peixes. Este livro foi um sucesso de venda entre leitores britânicos da classe média, mas chocou o meio acadêmico.

4. UMA IDEIA DE EVOLUÇÃO (LAMARCK)

Jean Baptiste Pierre Antoine de Monet (1744-1829), cavaleiro de **Lamarck**, era um nobre de família pobre do Norte da França. Após servir o exército em sua juventude e aceitar todo tipo de trabalho que lhe permitisse viver dignamente em Paris, passou a se interessar por botânica e escreveu *Uma flora da França*, que lhe deu alguma notoriedade.

Foi tutor do filho de Buffon e, sob influência deste, ingressou em 1788 no Departamento de Botânica do Museu de História Natural. Nesta época, Lamarck acreditava na fixidez das espécies, criadas no princípio de tudo. Todavia, em 1793, o Museu de História Natural foi reestruturado e Lamarck foi indicado professor de *Animais Inferiores*, que depois seriam designados por ele de invertebrados.



Figura 3 - Jean Baptiste Pierre Antoine de Monet (1744-1829), cavaleiro de Lamarck.

http://en.wikipedia.org/wiki/Jean-Baptiste_Lamarck

As ideias de Lamarck sobre evolucionismo surgiram em 1800, na preleção (*Discours*) de um curso sobre invertebrados que ele oferecia anualmente. Em 1809, Lamarck surpreendeu a Europa com a publicação de *Philosophie Zoologique*, no qual apresentou sua ideia de

transmutação das espécies. Afirmava que as espécies não foram criadas tal como as observamos hoje, defendendo que a fixidez das espécies não era uma verdade. Para Lamarck, os animais revelavam uma série graduada de perfeição, dos mais simples para os mais complexos; a diversidade era explicada pelo **Princípio da Plenitude**, onde tudo o que era possível acontecer, aconteceu; e que mudanças imperceptíveis, mas gradativas, de gerações sucessivas, transformavam uma espécie em outra. Lamarck foi um dos primeiros naturalistas a associar a evolução das espécies ocorrendo em um tempo excessivamente longo, provavelmente muito acima do que se podia pensar naquela época.

Lamarck concluiu que havia evolução estudando a coleção de moluscos do Museu. O vasto acervo ali depositado, permitiu que ele montasse linhagens filéticas perfeitas, do terciário até o tempo recente, sendo que, essa nova forma de apresentar os fatos, excluía a extinção, uma vez que, o que acontecia, era a transmutação das espécies. Duas grandes linhagens foram reconhecidas por ele para os animais: uma, indo dos infusórios aos pólipos e radiados e a outra, incluindo o restante dos animais, a partir dos vermes que surgiam por geração espontânea. As espécies vinham equipadas com uma *força interna* (ou fluído nervoso) que as transformavam, levando-as a alcançar níveis cada vez mais complexos. O surgimento de novas espécies e sua constante transformação, havia criado a *Grande Corrente do Ser*. Os membros menos complexos da corrente eram assim, porque tinham começado a corrida para alcançar os níveis de maior complexidade, mais recentemente, enquanto os mais complexos haviam iniciado muito tempo antes. Lamarck também não acreditava na extinção das espécies, mas na sua transformação.

Mas Cuvier, contemporâneo de Lamarck no Museu Nacional de Paris, contestou suas ideias e para provar que a transmutação que Lamarck defendia não procedia, comparou as múmias de animais trazidas por Napoleão durante a campanha do Egito, com os animais da fauna atual daquele país, constatando que não havia diferença entre eles. Embora o hiato de tempo entre os objetos de comparação feita por Cuvier fosse absurdamente pequeno em termos de evolução, isso serviu para que a teoria de Lamarck fosse desacreditada no meio acadêmico.

Em praticamente todos os livros que abordam a Teoria de Evolução, Lamarck é comparado a Darwin e, via de regra, ridicularizado, mas é preciso fazer um julgamento mais justo e menos passional. A Teoria de Darwin aborda a origem das espécies, Lamarck não propõe uma teoria a este respeito. Para Lamarck, os animais mostram uma série gradual de perfeição, dos mais simples aos mais complexos, até chegar ao homem. A perfeição de Lamarck não está associada à adaptação ao meio, objeto da seleção natural de Darwin, mas à complexidade dos sistemas que os organismos exibem. Portanto, quanto mais complexo os sistemas, mais altos os animais se encontram na escala natural e é por isso que os mamíferos ocupam o lugar mais elevado, ou seja, eram mais perfeitos na concepção de Lamarck.

Para Lamarck, a suposta adaptação exibida pelos animais, era resultado de processos fisiológicos resultantes da *força interna* (fluído nervoso) que fazia com que os animais se tornassem aptos a viverem em um determinado ambiente. As informações sobre as quais se apoiava, eram as linhagens perfeitas de molusco e o que denominava de força interna, obviamente, não era algo possível de ser constatado por ele, mas uma suposição para tentar explicar como se dava a transmutação que permitia às espécies atender às requisições do meio. Podemos deduzir da proposta de Lamarck, que a transmutação não leva à ramificação das espécies, mas à especiação filética.

No famoso exemplo da girafa, onde Lamarck tenta explicar o porquê de seu pescoço ser tão grande, somos quase que levados a concluir que a transformação da girafa parece depender

de sua vontade. Todavia, a intenção de Lamarck era informar que o esforço acumulado por uma geração na direção de uma mudança, que melhor a adaptaria ao meio, de alguma maneira era transferida à geração seguinte. Assim, o acúmulo sucessivo de diminutas transformações levaria a grandes mudanças. De uma maneira geral, sua contribuição à Zoologia e à Biologia é muito grande. Não podemos ignorar que ele foi um brilhante zoólogo de invertebrados. A própria palavra “biologia” foi empregada, pela primeira vez, por ele, primeiro zoólogo a reconhecer estruturas adaptativas como diagnósticas para definir famílias e até classes de animais. Ele foi pioneiro em perceber que o fator tempo era crucial a uma teoria de evolução e o primeiro a incluir o homem como uma espécie também sujeita à evolução.

5. UMA IDEIA DE EVOLUÇÃO (GEOFFROY)

Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844), também zoólogo do Museu Nacional de Paris, foi um dos maiores especialistas em anatomia comparada e em 1833 apresentou suas ideias a respeito de evolução. Embora contemporâneo de Lamarck no Museu, chegou à conclusão que a evolução existia através de outros processos, contrários àqueles que Lamarck defendera anos antes, não aceitando a *Herança dos Caracteres Adquiridos*. Para ele, influências do meio poderiam perturbar o desenvolvimento do embrião gerando, assim, novas espécies.



Figura 4 - Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844)

<http://tragodefilosofia.blogspot.com/2009/11/uma-breve-historia-do-pensamento.html>

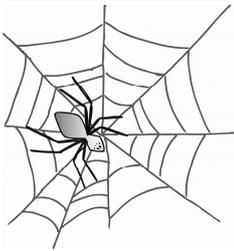
Para defender suas ideias, Geoffroy não viu qualquer obstáculo em apresentar evidências de semelhanças mesmo entre animais completamente diferentes, como um artrópode e um vertebrado. Para Geoffroy, ambos possuíam cabeça, onde estão presentes olhos e boca; o corpo de ambos apresentava simetria bilateral; o sistema nervoso e o digestivo eram semelhantes nas funções, mas diferentes no seu posicionamento; o sistema nervoso nos artrópode era ventral e o digestivo dorsal, enquanto nos vertebrados o sistema nervoso era dorsal e o digestivo ventral. Assim, o meio, em determinadas circunstâncias, poderia promover essa inversão, levando um artrópode no seu desenvolvimento a dar origem a um vertebrado. Essa ideia de evolução provocaria transformações súbitas, por salto, como de vertebrados ovíparos inferiores em pássaros. A descoberta do ornitorrinco e de peixes pulmonados levou Geoffroy a posicioná-los, de

imediate, como formas de transição entre répteis e mamíferos, e vertebrados de vida aquática e terrestre, respectivamente.

Richard Owen, anatomista inglês, afirmou incontestavelmente que o ornitorrinco era um mamífero, mas houve um caloroso debate entre Geoffroy e Cuvier. Para Cuvier, as fisiologias de um vertebrado e um invertebrado eram inteiramente diferentes, porque eram dois grupos distintos de animais. Para Geoffroy, se fosse invertido o plano corporal de um invertebrado se obteria o de um vertebrado. Hoje sabemos que embora diferentes, os sistemas nervosos têm seu desenvolvimento controlado pelo mesmo grupo de genes, algo que Geoffroy e Cuvier jamais poderiam imaginar.

Como podemos constatar, a ideia de evolução era objeto de especulação e investigação dos naturalistas no início do século XIX e isso era fomentado, de certa forma, porque havia evidências de que o fixismo das espécies não tinha amparo nem na morfologia comparada nem no registro fóssil.

:: TA NA WEB!!! ::



Para conhecer um pouco mais sobre a vida dos personagens acima consulte:

http://www.girafamania.com.br/artistas/personalidade_lamarck.htm

http://www.flch.usp.br/df/site/posgraduacao/2007_doc/2007_doc_marcelo_alves_ferreira152pg.pdf

<http://tragodefilosofia.blogspot.com/2009/11/uma-breve-historia-do-pensamento.html>

:: ARREGAÇANDO AS MANGAS!! ::



Construa uma linha de tempo com os dados de Buffon, Lamarck, Cuvier e Geoffroy, representando-a por uma reta. Em seguida, distribua sobre a reta os anos referentes a acontecimentos como: nascimento, morte, publicação de obras e embates acadêmicos (a distância entre anos deve ser proporcional).

UNIDADE 2

CHARLES DARWIN: RESUMO BIOGRÁFICO

1. NASCIMENTO E FORMAÇÃO ACADÊMICA

Charles Robert Darwin (Figura 5) nasceu na cidade de Shrewsbury, em 12 de fevereiro de 1809. Filho de Robert Waring Darwin (médico) e Susannah Wedgwood, cuja família negociava porcelana no mundo inteiro, com muito sucesso. Aos oito anos ficou órfão de mãe e, na primavera daquele mesmo ano, foi matriculado em uma escola onde ficou pouco tempo, ingressando no verão de 1818 na escola do Doutor Butler, em Shrewsbury, que funcionava como semi-internato e centrava seu ensino em Latim, Grego, Geografia e História. Darwin não conseguiu se adaptar à escola e fez pouco progresso. Em outubro de 1825, devido ao seu fraco desempenho, seu pai resolveu tirá-lo da escola e o enviou para a Universidade de Edimburgo, onde seu irmão já se encontrava estudando Medicina. As aulas, ministradas na forma de conferência, pareciam pouco atrativas para Darwin, mas sua participação em duas cirurgias, sendo uma delas em uma criança, antes do advento da anestesia, o deixaram chocado e o fizeram questionar sua vocação. Depois de dois anos em Edimburgo, seu pai compreendeu que Darwin não tinha tendência alguma para a medicina e lhe sugeriu que se tornasse clérigo. Para isso, foi matriculado na Universidade de Cambridge no início de 1828.

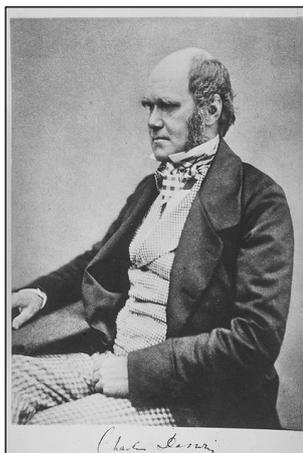


Figura 5 – Charles Robert Darwin (1809-1882)

http://en.wikipedia.org/wiki/File:Charles_Darwin_seated.jpg

Em Cambridge, Darwin se deparou, mais uma vez, com as conferências que pouco lhes atraía, mesmo quando o conferencista era uma referência acadêmica como **Adam Sedgwick**. Entretanto, Darwin sentia motivação pelas aulas de ciências naturais como as de Botânica, ministradas por **John Stevens Henslow** que associava a Botânica a outros conhecimentos, como Entomologia, Química, Geologia e Mineralogia. Henslow foi o professor que teve maior influência na vida de Darwin, ou seja, um bom professor sempre faz a diferença. Em Cambridge, Darwin elaborou uma grande coleção de besouros e alguns dos exemplares que coletou foram representados em *Ilustrações dos Insetos Britânicos*, de Stephens, com menção ao seu coletor, Darwin. No seu último ano em Cambridge, Darwin leu entre outros livros a *Narrativa Pessoal*, de Humboldt, que despertou nele o desejo de viajar.

Em 1831, após concluir seus estudos em Cambridge, a pedido de Henslow, Darwin acompanhou Adam Sedgwick ao País de Gales, para participar de trabalhos em uma expedição geológica, mas quando a temporada de caça às perdizes foi aberta, Darwin despediu-se de Sedgwick. Ao regressar para sua casa, encontrou uma carta de Henslow, que o informava que o capitão Robert Fitz-Roy, comandante do *H.M.S. Beagle*, estava disposto a dividir sua cabine com um jovem naturalista que estivesse disposto a empreender longa viagem ao redor do mundo, sem remuneração. Após algumas objeções, o pai de Darwin foi convencido a autorizar a viagem do filho, que se dirigiu para Plymouth, onde o *Beagle* estava ancorado.

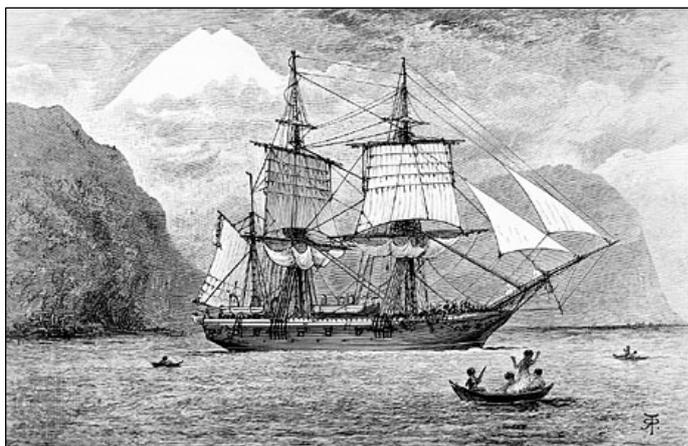


Figura 6 – HMS Beagle, um brigue da classe Cherokee.

<http://www.britannica.com/blogs/2009/11/unlocking-the-oceans-secrets-part-1-ocean-exploration/>

2. A VIAGEM NO HMS BEAGLE

Em 27 de dezembro de 1831, depois de duas tentativas mal sucedidas, o *Beagle* (Figura 6) zarpu. Embora programado para ancorar na Ilha da Madeira e nas ilhas Canárias, o *Beagle* foi aportar nas ilhas do Cabo Verde, onde Darwin pode constatar os métodos de **Charles Lyell**, expostos em *Princípios de Geologia*, o principal livro de leitura de Darwin durante os cinco anos da viagem que empreendeu ao redor do mundo (Figura 7). Em 20 de fevereiro de 1832, o *Beagle* chegou a Fernando de Noronha e no dia 28 do mesmo mês em Salvador, onde permaneceu até 18 de março. No dia 29 do mesmo mês, chegou a Abrolhos e, em 4 de abril, aportou no Rio de Janeiro onde permaneceu até 5 de julho, quando partiu em direção a Montevideú. Em sua estada no Brasil, Darwin relatou com admiração e entusiasmo a floresta tropical brasileira e fez comentários a respeito da cultura e da sociedade escravocrata que ele condenou.

Na Argentina, ao inspecionar penhascos, Darwin coletou dentes gigantes e ossos da coxa de grandes mamíferos misturados com fósseis de conchas, que eram quase idênticas às que ainda viviam na costa argentina, o que sugeria que os fósseis não deveriam ser tão antigos. Em dezembro, o *Beagle* contornou a Terra do Fogo e subiu pela costa oeste da América do Sul. No Chile, Darwin presenciou um terremoto e viu cidades serem devastadas por ondas gigantes, fenômenos que provocaram a elevação de parte da costa daquele país. Ao visitar o cume de montanhas nos Andes, Darwin viu as mesmas rochas sedimentares que havia observado nas terras planas do lado leste da América do Sul, tendo essas rochas não apenas os mesmos fósseis, mas uma floresta petrificada. Isso lhe permitiu concluir que o cume da montanha em que

que ele despachara durante os cinco anos de excursão mas, sobretudo, em função das cartas que havia enviado a Henslow, que as transformara em comunicações científicas.

3. ELABORAÇÃO DA TEORIA

Enquanto Darwin esteve fora, muitas coisas estavam acontecendo na Europa. As ideias de Geoffroy Saint-Hilaire tinham sido discutidas com paixão e, neste cenário, o trabalho de Lamarck voltou à tona. O ornitorrinco e os peixes pulmonados tinham provocado muitos debates, alguns deles envolvendo evolução, pois o ornitorrinco fora interpretado por alguns naturalistas como um elo entre os répteis e os mamíferos, enquanto os peixes pulmonados ligavam os peixes aos tetrápodes. Naquela ocasião, avanços na tecnologia do microscópio estavam possibilitando a descrição de inúmeras espécies e estudos de embriologia. Neste ambiente, Darwin voltou-se para o material que havia coletado, mais especificamente para os pássaros que enviara para **James Gold**, o mais requisitado ornitólogo inglês. Como seus pássaros estavam com problemas de procedência, ele recorreu ao comandante Robert Fitz-Roy, que fora mais cuidadoso, anotando a ilha de que cada pássaro procedia. Gold lhe afirmou que, apesar dos bicos serem muito parecidos com os bicos dos melros e dos carriças, todos os pássaros eram tentilhões e, o mais intrigante, cada espécie em particular era de uma ilha diferente (Figura 9).

Por que isso acontecia? Será que todas elas eram descendentes de uma única espécie continental que se diferenciara, posteriormente, em cada ilha? Darwin começou a pensar seriamente que as espécies se modificavam no tempo e começou a acumular dados. Conversou com criadores de cães e pombos, e viu como eles orientavam cruzamentos segundo as variações desejáveis presentes nessas espécies. Era dessa forma que os criadores conseguiam obter raças tão diferentes do tipo original que nenhum zoólogo hesitaria em descrevê-las como espécies diferentes se as encontrassem na natureza. Mas como uma espécie podia tomar outra forma?

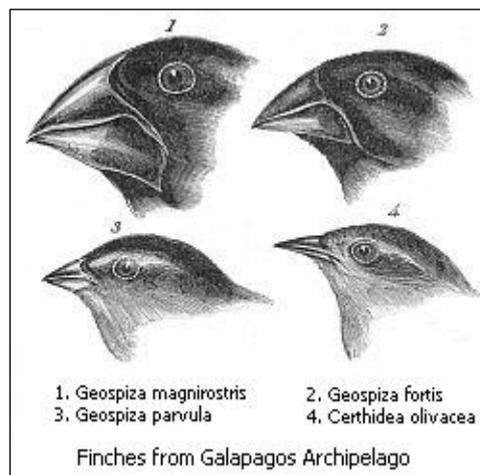


Figura 9 – Tentilhões de Darwin.

http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/97/Darwin%27s_finches.jpeg

A pergunta começou a ser respondida depois que Darwin leu *Ensaio sobre o princípio da população*, de Thomas Robert Malthus (Figura 10). Neste livro, o autor afirmava que a população de um país, se não fosse contida pela guerra, fome ou doença, poderia crescer vertiginosamente e dobraria de tamanho em 25 anos e daí seu crescimento poderia ocorrer em progressão

geométrica (como em 2, 4, 8, 16...), ou seja, não haveria meios de alimentá-la, mesmo porque os alimentos no máximo cresceriam em uma progressão aritmética (como em 2, 4, 6...).

Para Malthus, as taxas de fertilidade e mortandade (desnutrição) que mantinham a população humana sob controle, também agiam nos animais e plantas. Darwin, com essas informações, voltou-se para os tentilhões das Galápagos. Se uma população de pássaros chegasse a uma ilha, apenas os indivíduos mais adequados à vida naquele lugar produziram a geração seguinte e daí, sucessivamente, até que uma espécie inteiramente diferente da original se estabelecesse. Agora Darwin tinha uma teoria.



Figura 10 – Thomas Robert Malthus (1766-1834).

http://probaway.files.wordpress.com/2009/02/malthus_thomas.jpg

Em 1844, Darwin traçou um esboço de sua teoria e submeteu-o à análise de um jovem botânico que havia examinado as plantas que coletara em sua viagem, **Joseph Hooker**, mas pediu-lhe segredo a respeito de suas ideias. Uma cópia desse esboço foi entregue também a Emma Wedgwood, sua esposa. Porém, naquele mesmo ano, a Inglaterra foi sacudida pela publicação de um livro, *Vestígios da história natural da criação*, de autor anônimo (que posteriormente descobriu-se tratar-se de **Robert Chambers**). O livro misturava conhecimentos de Física e Química, com registros fósseis, a ideia de geração espontânea (surgimento de micróbios simples a partir de uma centelha elétrica sobre a matéria inanimada) e velhas concepções sobre evolução.

Apesar do sucesso que o livro alcançou, a comunidade acadêmica britânica ficou chocada e Darwin retraiu-se. Naquela ocasião, embora fosse uma autoridade em Geologia, a Biologia, de alguma forma, era um campo novo para ele. Talvez tenha sido na tentativa de corrigir o rumo que seus estudos tomaram, que se voltou para o estudo de cracas e durante oito anos foi um sistemata aplicado. Durante este tempo, Darwin observou que esses animais eram perfeitos para a aplicação de sua teoria. A impressionante variabilidade que exibiam era a matéria sobre a qual a seleção natural podia trabalhar.

O trabalho das cracas foi publicado em um livro de mil páginas e abriu definitivamente as portas da Biologia para Darwin que, assim, podia voltar a pensar na Teoria da Evolução e responder às dúvidas que Hooker plantara quando leu seu esboço que incluíam, entre outras, mecanismos de dispersão de animais e plantas para ilhas.

Em 1856, após acumular mais evidências da evolução, Darwin entregou seu novo esboço para um jovem zoólogo britânico, **Thomas Henry Huxley** (Figura 11), que, como ele, também empreendera uma viagem, a bordo do HMS *Rattlesnake*, como assistente de cirurgião, para Nova Guiné. Thomas Huxley convenceu-se das ideias de Darwin e tornou-se seu maior defensor.

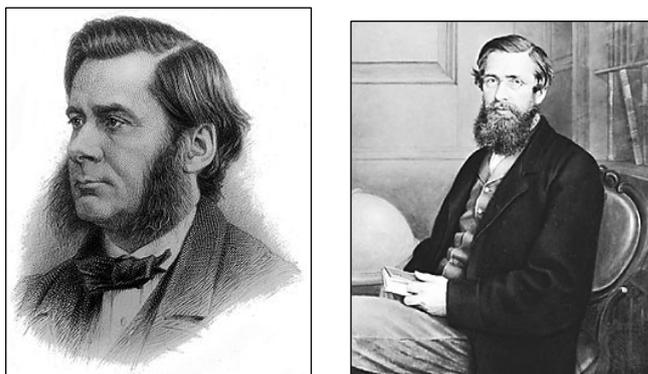


Figura 11 – À esquerda, Thomas Henry Huxley (1825-1895), o buldogue de Darwin (http://pt.wikipedia.org/wiki/Thomas_Henry_Huxley) e à direita, **Alfred Russel Wallace (1823-1913)** (<http://media-2.web.britannica.com/eb-media/49/22949-004-5EA1789B.jpg>)

Em junho de 1858, Darwin foi surpreendido por uma carta enviada por um naturalista que estava explorando o sudeste da Ásia, **Alfred Russel Wallace** (Figura 11), na qual fazia a exposição de suas ideias sobre evolução. Ele havia lido *Vestígios*, de Thomas Malthus e, coincidentemente, havia chegado às mesmas conclusões de Darwin. A diferença era que Wallace enfatizava o ambiente para eliminar os indivíduos menos competitivos, enquanto Darwin dava mais ênfase à competição interespecífica.

Darwin, a princípio, pensou em deixar todo o mérito para Wallace, mas foi convencido por Charles Lyell de que ambos o mereciam. Assim, Lyell, em comum acordo com Darwin, providenciou para que os dois trabalhos fossem apresentados em 30 de junho de 1858 à Sociedade Lineana. Após a apresentação dos trabalhos, Darwin voltou-se para escrever um resumo, mas a necessidade de apresentar todas as evidências possíveis o levou a outro empreendimento: escrever o livro *Sobre a origem das espécies por meio da seleção natural*, publicado em novembro de 1859.

4. OS OPOSITORES E O TRIUNFO DE UMA IDEIA

O livro foi um grande sucesso e a primeira edição esgotou-se em um dia, mas opositores se manifestaram, entre eles **Richard Owen**, o maior anatomista inglês da época, que afirmou que o livro era um abuso da ciência, e **Lord Kelvin**, um dos maiores físicos da época. Contra as objeções de Owen, manifestou-se Thomas Huxley e de tal forma defendeu as ideias apresentadas, que ficou conhecido como o “buldogue de Darwin”. Suas intervenções em favor de Darwin e da Teoria da Evolução durante o encontro anual da Associação Britânica para o Progresso da Ciência, em 1860, em Oxford, dirigidas contra Richard Owen e o bispo Samuel Wilberforce (Figura 12), ficaram de tal forma famosas que alcançaram os dias atuais.

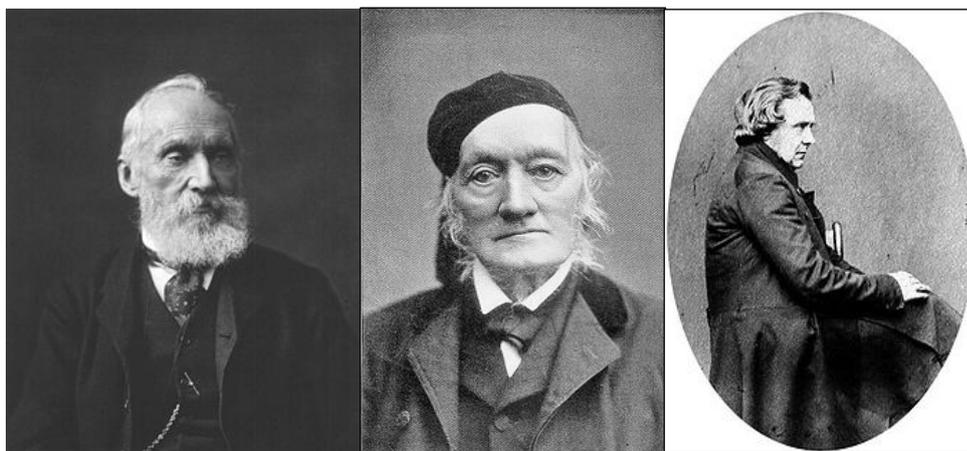


Figura 12 – William Thomson (1824-1907), Lord Kelvin (à esquerda); Sir Richard Owen (1804-1892) (no centro); Samul Wilberfoce (1805-1873) (à direita).

http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/a/a0/Lord_Kelvin_in_photograph.jpg/250px-Lord_Kelvin_photograph.jpg

http://pt.wikipedia.org/wiki/Richard_Owen
gl.wikipedia.org/wiki/Samuel_Wilberforce

Entretanto, todas as objeções levantadas àquela época mostraram-se inconsistentes, de tal forma que, a partir de 1870, os naturalistas, de um modo geral, aceitavam a Teoria da Evolução, mas às objeções de Lorde Kelvin foram mais difíceis de contrapor. Contra elas, nem mesmo Thomas Huxley podia se opor. Kelvin afirmava que a terra era muito quente para ser tão velha como a teoria de Darwin exigia. Ele estabeleceu limites superiores para a idade da Terra, baseados na decomposição do calor exibido pelas rochas e estimou, depois de apresentar vários resultados, que a Terra tinha em torno de 20 milhões de anos. Darwin sabia que este tempo era curto demais para explicar toda a diversidade existente, mas não tinha como contestar e morreu em 1882 com esta dúvida.

A idade da terra só começou a ser desvendada a partir de 1896, com a descoberta da radioatividade. Em 1904, já se sabia que a terra era muito velha, e em 1935, Claire Patterson, uma geóloga do Instituto de Tecnologia da Califórnia, determinou finalmente a sua idade, 4,55 bilhões de anos. Era a vitória de Darwin.

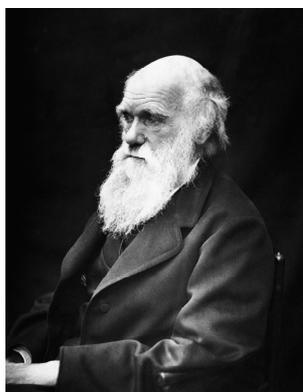


Figura 13 – Charles Robert Darwin (1809-1882)

http://maniadehistoria.files.wordpress.com/2009/03/charles_darwin_011.jpg

5. RESUMO DA TEORIA DA EVOLUÇÃO E DA SELEÇÃO NATURAL

A seleção natural é a peça central da teoria de Darwin (Figura 13). É ela que explica as adaptações presentes em todos os organismos, sejam estas de qualquer ordem: comportamental, anatômica, fisiológica e que permitem os indivíduos de uma população sobrepujarem outros que, assim, sobrevivem e deixam descendentes. A seleção natural pode ser desdobrada em três conclusões, ou inferências, e cinco observações.

Primeira observação: as populações naturais de qualquer espécie tendem a crescer exponencialmente, devido à capacidade de reprodução que têm;

Segunda observação: mesmo as espécies tendo elevada capacidade reprodutiva, as populações se mantêm mais ou menos constantes em seu tamanho;

Terceira observação: os recursos são limitados, considerando o número de indivíduos nascidos em uma população;

Primeira conclusão: a mortalidade de indivíduos dentro da população é elevada (luta pela existência) e, assim, a grande maioria não deixa descendente;

Quarta observação: os indivíduos de uma população apresentam grande variabilidade e, portanto, divergem quanto à capacidade de sobreviver e deixar descendentes;

Segunda conclusão: os indivíduos que sobrevivem e chegam a deixar descendentes, são aqueles, preferencialmente, mais adaptados às condições do meio. São os “selecionados” pela seleção natural, que corresponde a dizer “a sobrevivência do mais apto”;

Quinta observação: grande parte da variabilidade exibida por uma população foi herdada dos pais;

Terceira conclusão: uma vez que a cada geração a seleção natural age sobre os indivíduos de uma população e seleciona os mais aptos a sobreviver e deixar descendentes, e tendo em vista que esta aptidão corresponde a um conjunto de características que lhes confere maior adaptação ao meio, a espécie vai sendo lenta e ininterruptamente ajustada (modificada) às condições impostas pelo meio, o que implica em se tornar diferente do tipo original ao longo do tempo.

:: ARREGAÇANDO AS MANGAS!! ::



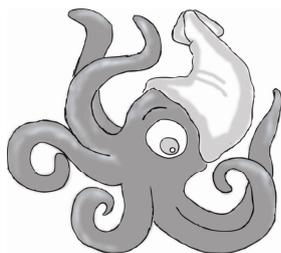
Construa uma linha de tempo com os dados biográficos de Darwin, representando-a por uma reta. Em seguida, distribua sobre a reta apenas os anos associados aos principais acontecimentos de sua vida (a distância entre anos deve ser proporcional). Complemente as informações consultando:

<http://www.4shared.com/get/Ybphvlo0/DOWNLOAD> da Reportagem de Capa.html

Assista o filme no endereço (cinco partes):

<http://www.youtube.com/watch?v=tkNSmlacqHc>

Em seguida faça um pequeno resumo de cada uma das partes.

:: FIQUE DE OLHO!! ::

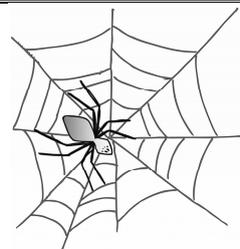
“Ainda estamos evoluindo? Biologicamente, provavelmente não muito”. Essa indagação foi feita em 1999, pelo psicólogo americano Steven Pinker, no livro *Como a mente funciona*: Dez anos depois, ele mudou de ideia. Por quê? “Novos estudos sugerem que milhares de genes, talvez 10% do genoma humano, estão sob forte pressão seletiva”, afirmou o psicólogo..

<http://revistaepoca.globo.com/Revista/Epoca/0,,EMI26021-15224,00-A+EVOLUCAO+HUMANA+ESTA+ACELERANDO.html>

:: SAIBA MAIS... ::

Você acredita que a evolução moderna está limitada à seleção contra doenças e à capacidade de digestão? Então vamos aos fatos: Há apenas 10 mil anos, ninguém no mundo tinha olhos azuis. Aparentemente, não há vantagem nenhuma em ter olhos azuis – quem tem olhos com essa cor não enxerga melhor nem lhe permite vantagens como a camuflagem, mas o que se sabe, diz Hawks, da Universidade de Wisconsin-Madison, é que as pessoas com olhos azuis têm 5% a mais de chance de se reproduzir que os indivíduos de olhos não-azuis. Portanto, se você tem olhos azuis suas chances são ligeiramente maiores.

<http://revistaepoca.globo.com/Revista/Epoca/0,,EMI26021-15224,00-A+EVOLUCAO+HUMANA+ESTA+ACELERANDO.html>

:: TA NA WEB!!! ::

O célebre debate no encontro anual da Associação Britânica para o Progresso da Ciência ocorrido em Oxford, em 1860, chegou até os nossos dias. No endereço abaixo, você poderá assistir uma encenação em que é apresentado o ponto alto da discussão entre Thomas Huxley e o bispo Samuel Wilberforce. Creio que foi o primeiro embate entre a fé e a razão.

http://www.youtube.com/watch?v=2d_Qqknr6SU

UNIDADE 3 EVIDÊNCIAS DA EVOLUÇÃO

1. REGISTRO FÓSSIL

Cerca de 300 mil espécies de fósseis já foram descritas, e isso representa, pelas estimativas atuais, menos de 2% do número total de espécies que já habitaram o nosso planeta. A terra passou a ser habitada há pelo menos 3,8 bilhões de anos e as espécies que hoje habitam a terra surgiram a menos de 10 milhões de anos atrás, ou seja, muitas outras espécies já viveram aqui e a teoria da evolução nos diz que as espécies do presente estão conectadas às espécies já extintas

O registro fóssil fornece evidências importantes da evolução porque mostra que os seres vivos não foram sempre como hoje se apresentam. Ele indica uma ordem no surgimento de grupos, tal como a evolução afirma haver como nos vertebrados, por exemplo, que surgem no registro fóssil na seguinte ordem: peixes, anfíbios, répteis e mamíferos. Os anfíbios têm brânquias e quatro patas, estruturas morfológicas que nos levam a colocá-los entre os peixes e os répteis + mamíferos. Se esses grupos tivessem sido criados separadamente e ao mesmo tempo, não existiria explicação para que eles surgissem nessa sequência no registro fóssil. Estando a Teoria da Evolução correta, o homem, por exemplo, não poderia estar presente no registro fóssil antes da irradiação dos mamíferos e primatas, que ocorreu após a extinção dos dinossauros e, realmente, nenhum fóssil de homínídeo que pudesse ser assinalado para esse período do tempo foi descoberto até o momento.

A alegação das pessoas refratárias à ideia de evolução de que o registro fóssil não tem exemplo de formas intermediárias, é falsa. O registro fóssil contém, sim, exemplos que mostram mudanças graduais em linhagens de alguns organismos. Fósseis intermediários entre as baleias atuais e seus ancestrais terrestres não deixam qualquer dúvida acerca das alterações pelas quais esses animais passaram até que se tornaram aquáticos. Outra prova, é que ainda nos dias de hoje, ocasionalmente, os cientistas encontram baleias com pequenas pernas posteriores, evidenciando um passado terrestre.

Outro registro bem documentado de mudanças graduais, é a história evolutiva dos cavalos. O registro em sítios localizados na América do Norte, mostra essas mudanças gradativas, ao contrário dos registros da Ásia, onde as mudanças aparecem abruptamente. Isso decorre do cavalo ter evoluído na América do Norte e ter migrado através do estreito de Bering para a Ásia inúmeras vezes, e daí para Europa e África e, inclusive, América do Sul (Figura 14).

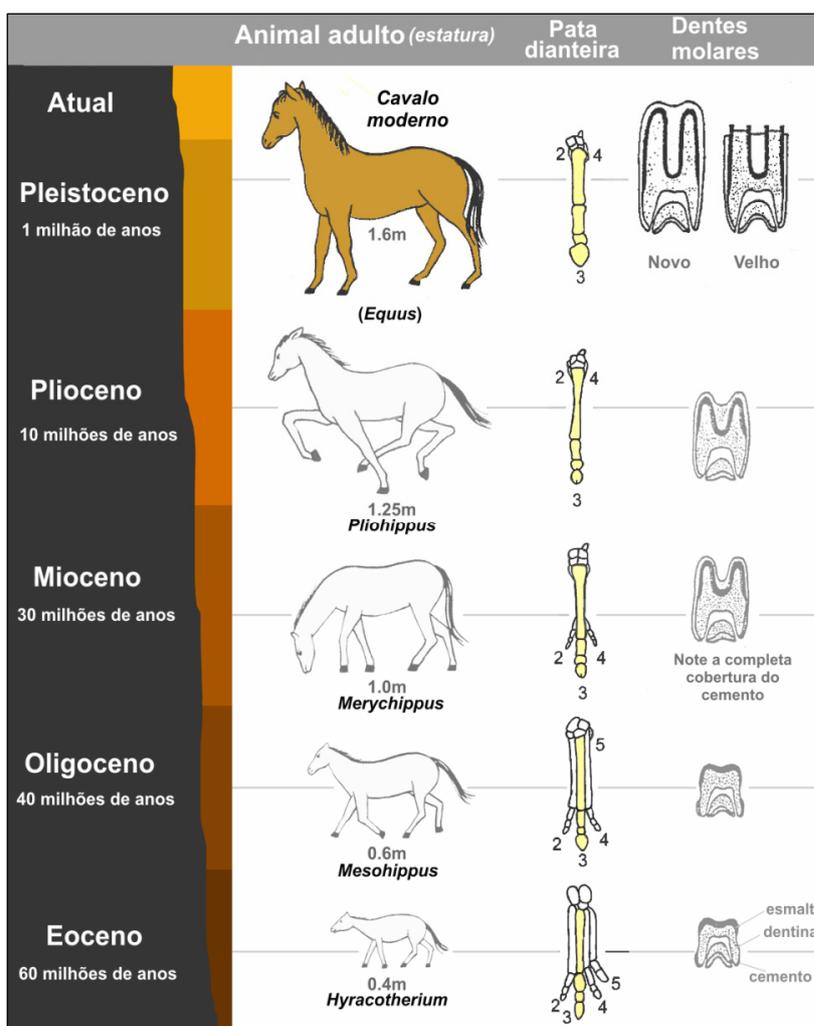


Figura 14 – A evolução do cavalo.

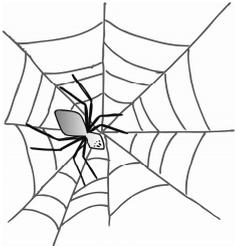
http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/f/ff/Horseevolution_Portugu%C3%AAs.png

O registro fóssil, embora incompleto, conta uma história que dificilmente pode ser contrariada devido à grande regularidade que apresenta. Os fósseis estão associados a rochas de idade específica e quanto mais recente é a rocha em que o fóssil se encontra, mais eles se assemelham às espécies atuais. O registro fóssil também prova as mudanças na posição dos continentes e, portanto, também explica parte da história de eventos físicos do planeta. Ao mesosaurus compreendem um grupo de quatro espécies de répteis que viveram entre o Carbonífero e o Triássico. Seus fósseis são encontrados apenas nas regiões meridionais costeiras da África e América do Sul provando que esses continentes estiveram unidos no passado.

O processo de fossilização é complexo e lento, sendo que os paleontólogos identificam vários tipos. Não é escopo deste capítulo falar sobre eles, mas sabe-se que, na fossilização, os compostos orgânicos que constituem o organismo morto são substituídos por outros mais estáveis nas novas condições, como: calcite, sílica, pirite, carbono, entre outros. Sabe-se, também, que se os restos orgânicos forem protegidos da atmosfera, da água e da ação de decompositores, as possibilidades de fossilização são consideráveis. Entretanto, reunir essas condições é um processo muito raro. Assim, estima-se que apenas uma ínfima parte dos organismos que já habitaram o planeta, menos de 1%, deixou registro fóssil.

Os fósseis são encontrados, principalmente, mas não exclusivamente, em rochas sedimentares que são formadas no mar mediante o sucessivo depósito de sedimentos que para ali são levados, por isso os fósseis se formam em mares rasos. A deposição sucessiva de sedimentos determina elevação da pressão, temperatura e circulação de fluidos através dos poros da rocha em formação. Esses fatores, determinantes na formação das rochas sedimentares, provocam alterações químicas e físicas nos organismos ali contidos, levando a formação dos fósseis.

:: TA NA WEB!!! ::



Acesse o endereço abaixo e veja a distribuição geográfica dos mesosauros e de outros animais e plantas extintas baseadas no registro fóssilífero e que provam que os continentes estiveram unidos no passado formando um super continente, a Pangea.

<http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/2/22/Snider-Pellegrini Wegener fossil map.gif>

Acesse o endereço abaixo e visualize um desenho que simula a formação de um fóssil. Outras informações referentes ao assunto estão também disponíveis no mesmo endereço.

<http://fossil.uc.pt/pags/formac.dwt>

2. EVIDÊNCIAS ANATÔMICAS

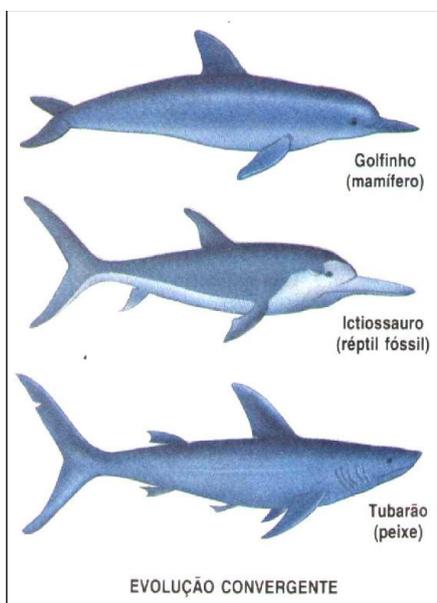


Figura 15 – Convergência evolutiva.

<http://www.iped.com.br/sie/uploads/18698.jpg>

Qualquer duas espécies tomadas ao acaso e comparadas vão apresentar algum grau de semelhança. Algumas semelhanças são **funcionais**, como a forma corporal observada entre golfinhos, tubarões e pinguins ou as asas de insetos e as de aves, que têm origem embrionária totalmente diferente. As semelhanças funcionais são ditas semelhanças análogas, não evolutivas, e são indicadoras de um modo de vida semelhante entre os organismos que as portam, nos casos exemplificados, modo de vida aquático e aéreo, respectivamente. As semelhanças funcionais são reconhecidas como **convergência evolutiva**, porque mostram como a seleção natural pode atuar sobre espécies pouco aparentadas, levando-as a desenvolverem semelhanças funcionais que melhor as adaptam ao meio (Figura 15).

Existem, porém, outros tipos de semelhança que não podem ser explicadas pela funcionalidade. Os membros anteriores dos tetrápodes é um exemplo clássico. Se tomarmos essa parte do corpo de uma rã, lagarto, ave, homem, gato, baleia e morcego (anfíbio, répteis + aves e mamíferos), chegaremos à conclusão de que todos eles têm o mesmo plano básico composto de úmero, rádio, ulna, carpo e, em geral, cinco dígitos na extremidade, estando todos esses ossos situados na mesma posição (Figura 16). Não há nenhuma razão de funcionalidade entre esses organismos capaz de explicar o porquê dessa constituição. Mesmo nos grupos que não possuem atualmente os cinco dígitos, como os cavalos e as aves, eles estão presentes nos estágios embrionários.

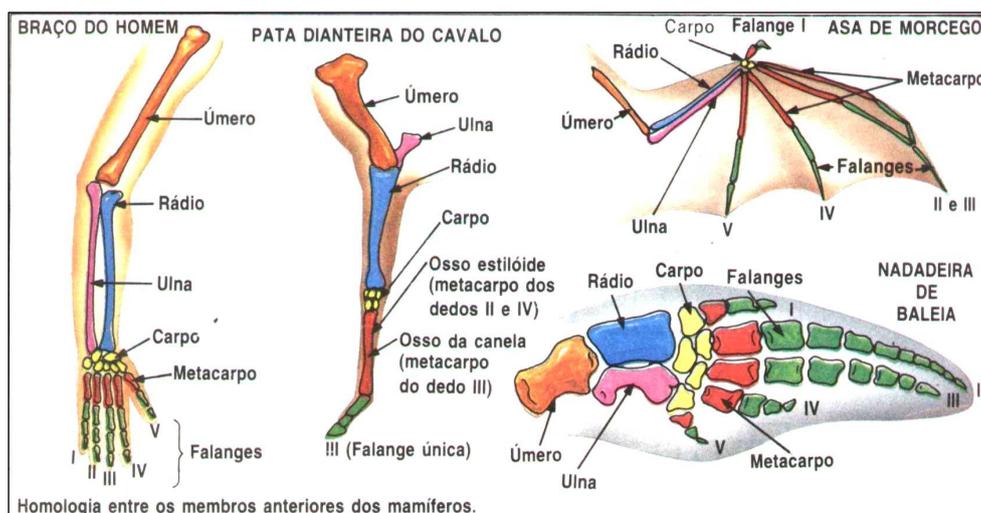


Figura 16 – Divergência evolutiva.

<http://www.iped.com.br/sie/uploads/18698.jpg>

Richard Owen, maior opositor de Darwin, afirmava que isso revelava um plano divino mas, para Darwin, era um indício de ancestralidade comum, ou seja, de que todos os tetrápodes descendem de um mesmo ancestral. Se as espécies tivessem sido criadas separadamente e ao mesmo tempo, não haveria razão para que elas guardassem as semelhanças que têm, mas se descendem de um mesmo ancestral, então isso faz todo sentido. As diferentes funções que órgãos homólogos podem desempenhar entre espécies diferentes, são reconhecidas como **divergência evolutiva** e refletem, também, a ação da seleção natural adaptando as espécies aos diferentes modos de vida.

3. EVIDÊNCIAS MOLECULARES

Outro tipo menos restrito de homologia e, portanto, muito mais amplo, é o código genético. A tradução da trinca de base em aminoácidos que irão compor as proteínas é universal, pois está presente nas bactérias aos mamíferos. A bioquímica há muito revelou que existem 20 tipos de aminoácidos que, associados, compõem todas as proteínas conhecidas. O sistema de codificação genética para produção de uma determinada proteína é o mesmo em todas as formas viventes em que esta proteína estiver presente e isso não é mera coincidência, mas um forte indício de ancestralidade comum.

As semelhanças homólogas são, ou deveriam ser, a base das classificações. Os grandes grupos são identificados a partir delas: tetrápodes, mamíferos, primatas. As semelhanças homólogas formam um padrão de hierarquia, definindo grupos e sub-grupos. Um estudo molecular feito a partir de 11 espécies de mamíferos utilizando cinco proteínas (α -hemoglobina, β -hemoglobina, fibrinopeptídeo A, fibrinopeptídeo B e Citocromo C), demonstrou que assim como as espécies podem ser mais ou menos aparentadas quando se compara as suas homologias morfológicas, o mesmo ocorre quando se compara suas sequências protéicas pois, quanto mais sequências são compartilhadas, maior relação de proximidade evolutiva as espécies guardam entre si.

Um programa computacional foi utilizado para construir as árvores de parentesco e dentre 35 milhões de possibilidades, o programa encontrou não mais do que oito árvores, igualmente parcimoniosas, para cada uma das proteínas analisadas, sendo que para fibrinopeptídeo A, apenas uma árvore. Se as espécies tivessem sido criadas separadamente e não apresentassem nenhum vínculo de parentesco entre si, por que as sequências protéicas mostrariam um padrão semelhante ao que é mostrado pelo padrão hierárquico de homologias?

Técnicas de análise bioquímica também têm mostrado que as semelhanças moleculares entre diversos organismos podem ser reveladoras de proximidade de parentesco. O citocromo C é uma proteína composta por 104 aminoácidos e está presente em todos os seres vivos que realizam respiração anaeróbica, mas o percentual de cada tipo de aminoácido presente na proteína varia entre as espécies e esta variação está vinculada à relação de parentesco evolutivo e, assim, comprova o que já foi feito através da anatomia e da embriologia. Acredita-se que o citocromo surgiu no início da vida no planeta, assim que os seres vivos adotaram a respiração como processo de obtenção de energia.

Atualmente, o citocromo C apresenta variações próprias para cada grupo em particular, mas sabe-se que quanto maior a relação de parentesco entre eles menor é a variação observada. Em contrapartida, as variações são maiores quanto mais distantes é a relação de parentesco que guardam entre si. Então, se tomarmos o homem como padrão, poderemos avaliar as diferenças mostradas entre o seu citocromo C e o das demais espécies (Figuras 17 e 18). Entre o homem e o chimpanzé não há diferença, mas entre o homem e o cavalo existem diferenças entre 12 posições de aminoácidos; 15 para as tartarugas; 31 para os insetos e mais de 48 para os fungos. De acordo com o evolucionismo, essas variações estão diretamente ligadas às relações de parentesco: quanto menor a proximidade, maiores são as diferenças encontradas.

Homem	0					
Macaco	1	0				
Cavalo	12	11	0			
Tartaruga	15	14	11	0		
Mariposa	31	30	29	28	0	
Fungo	48	47	46	49	47	0
	H	M	C	T	M	F
	o	a	a	a	a	u
	m	c	v	r	r	n
	e	a	a	t	i	g
	m	c	l	a	p	o
		o	o	r	o	
				u		
				g		
				a		

Figura 17 – Diferenças do citocromo C entre grupos de animais

A variação da estrutura primária de proteínas em diferentes espécies são, também, indicadores de suas diferenças genéticas, pois o código para a síntese da proteína está descrito nos genes.

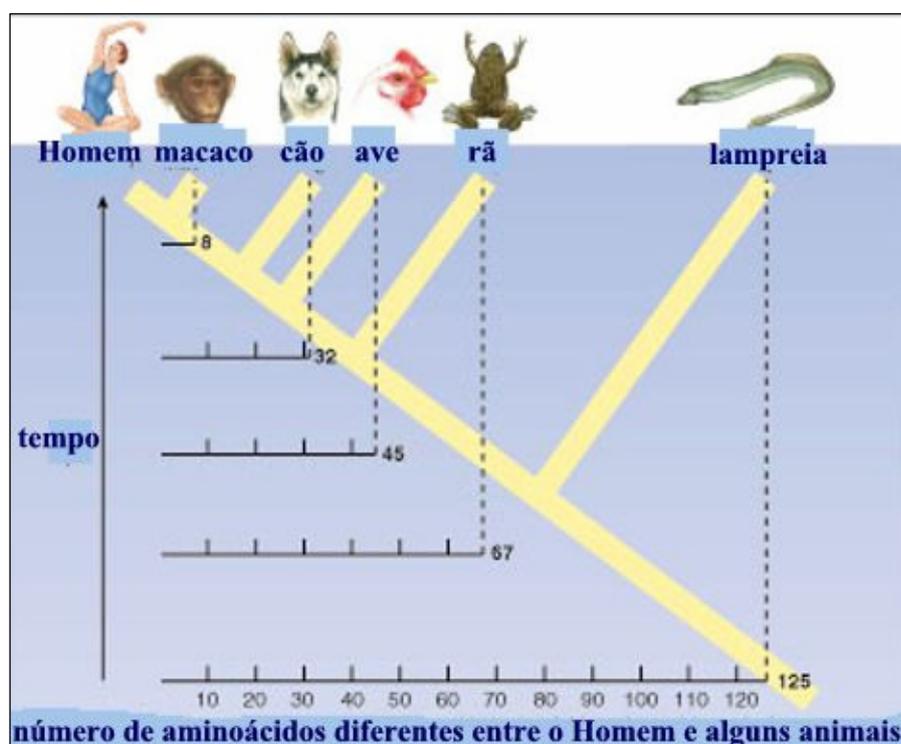
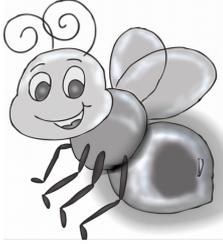


Figura 18 – Aminoácidos diferentes entre o homem e outros animais.

<http://curlygirl.no.sapo.pt/imagens/bioquimica.jpg>

:: FIQUE LIGADO!! ::

Nos Parametros Curriculares Nacionais (PCN) o tema fóssil deve ser apresentado aos estudantes do terceiro ciclo do ensino fundamental como evidências da evolução, ou seja, é um conteúdo importante porque prepara os estudantes para no quarto ciclo, receberem informações adicionais.

:: ARREGAÇANDO AS MANGAS!! ::

Pesquise em um livro de Ciências do terceiro ciclo se o tema fóssil atende as expectativas dos PCN respondendo as perguntas abaixo e, em seguida, dê sua opinião se o livro segue ou não os PCN nesse quesito.

- 1) O livro apresenta os fósseis como evidências de evolução?
- 2) O livro explica como se dá o processo de fossilização?
- 3) O livro associa a presença de fósseis à geologia?
- 4) O livro comenta de que maneira a idade dos fósseis pode ser estimada?
- 5) O livro apresenta exemplos de fósseis encontrados nas diversas regiões do Brasil?

:: ARREGAÇANDO AS MANGAS!! ::

Existem outros tipos de evidencias de evolução que são exploradas em favor da teoria da evolução, como: órgãos vestigiais e a embriologia comparada. Pesquise esses assuntos na Web e faça um resumo.

UNIDADE 4 EVOLUÇÃO BIOLÓGICA

O estudo da Evolução Biológica está dividido em dois campos distintos: a microevolução e a macroevolução. Darwin explicou a evolução como um processo que operava única e exclusivamente por meio da seleção natural. Após a descoberta da genética, outros fatores que alteravam a composição das populações foram descobertos, mudando a concepção original de Darwin. A microevolução, portanto, é investigada por geneticistas de populações (microevolucionistas), que estudam a evolução a partir das mudanças nas frequências alélicas dos genes de uma população natural, as quais podem modificar as espécies. A microevolução acontece devido à intervenção de múltiplos fatores, tais como: (a) seleção natural; (b) deriva genética; (c) cruzamentos não-ao-acaso; (d) migração e (e) mutação.

1. MICROEVOLUÇÃO

Para que ocorra modificação das espécies no tempo, é necessário que haja variação genética na população, onde os processos evolutivos possam atuar. Um indivíduo não possui toda a variabilidade genética presente em uma população, ou seja, um indivíduo não tem todos os alelos que governam a totalidade dos caracteres presentes na população. O **pool genético** ou **conjunto gênico** que uma população apresenta é o somatório de toda a variabilidade presente em todos os indivíduos que integram a população. As diferentes formas alélicas de um gene recebem o nome de **polimorfismo**. O polimorfismo é estudado através das diferentes formas alélicas de cada gene que compõem o conjunto gênico de cada população natural e de suas frequências relativas nessas populações. A frequência alélica de um determinado alelo de um gene em uma população é a frequência relativa deste alelo, frente aos seus alelos presentes na população. A frequência genotípica é a frequência relativa de um determinado genótipo frente aos demais genótipos compostos, em outras combinações, pelos mesmos alelos.

Em toda população existem características recessivas e elas não são eliminadas pelas características dominantes. Um alelo dominante não aumenta sua frequência na população devido a sua dominância genotípica, porque os diversos alelos em uma população estão em equilíbrio genético e o porquê deste equilíbrio é explicado por um princípio chamado **equilíbrio de Hardy-Weinberg**. O equilíbrio gênico, uma vez estabelecido, deve permanecer desde que não ocorram modificações no patrimônio genético, causadas por mutações (principal fonte de variabilidade genética das populações), deriva genética, acasalamento seletivo, migrações e seleção natural.

1.1 EQUILÍBRIO DE HARDY-WEINBERG

O equilíbrio de Hardy-Weinberg é uma consequência da Lei de Segregação dos Fatores Hereditários de Mendel (1ª Lei de Mendel), que você já estudou na disciplina *Princípios da Análise Genética*. Assim, se desejarmos avaliar as frequências de dois alelos (**A** e **a**) de um mesmo gene de uma população de determinada espécie de plantas, cujos alelos governem a expressão do aspecto das folhas, sendo (**A**) glabro e (**a**) piloso, então os indivíduos desta população portam três tipos de genótipos: **AA** (glabra), **Aa** (glabra) e **aa** (pilosa). Se tomarmos uma pequena amostra

desta população, composta de 14 indivíduos (Figura 19), como calcular a frequência genotípica e a frequência alélica?

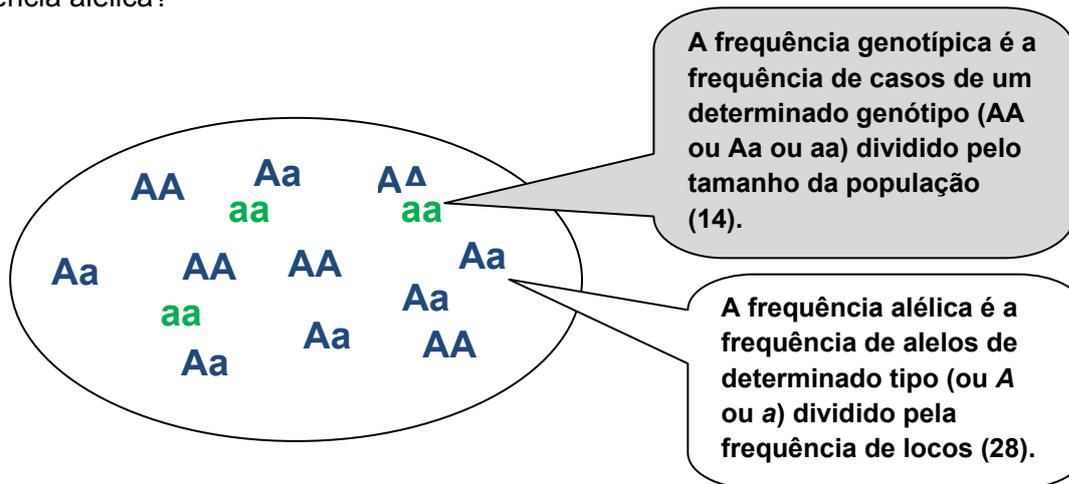


Figura 19- Distribuição de genótipos AA, Aa e aa em uma amostra de 14 de indivíduos de uma determinada espécie de planta (fictícia).

Quadro 1 – Distribuição das frequências alélicas encontradas na amostra de uma população representada na figura 17.

Genótipo	Número de indivíduos	Número de cópias do alelo A	Número de cópias do alelo a
A/A	5	10	0
A/a	6	6	6
a/a	3	0	6
Total	14	16	12

A frequência genotípica é obtida como segue:

$P(\mathbf{AA})$ = Frequência genotípica de **AA** = $5/14 = 0,357$ ou 35,7%

$Q(\mathbf{Aa})$ = Frequência genotípica de **Aa** = $6/14 = 0,429$ ou 42,9%

$R(\mathbf{aa})$ = Frequência genotípica de **aa** = $3/14 = 0,214$ ou 21,4%

$$P(\mathbf{AA}) + Q(\mathbf{Aa}) + R(\mathbf{aa}) = 1,0$$

A frequência alélica é obtida como segue:

$p(\mathbf{A})$ = Frequência alélica de **A** = $16/28 = 0,571$ ou 57,1%

$q(\mathbf{a})$ = Frequência alélica de **a** = $12/28 = 0,429$ ou 42,9%

$$p + q = 1,0$$

Se essas são as frequências alélicas obtidas, então, serão essas as proporções que iremos encontrar na formação dos gametas, daí o porquê da correlação do equilíbrio de Hardy-Weinberg com a lei de segregação dos fatores hereditários de Mendel. Todavia, quais seriam, agora, os valores de p (frequência alélica de **A**) e q (frequência alélica de **a**) na geração seguinte, supondo acasalamentos entre indivíduos de genótipo **Aa** x **Aa**? A frequência alélica de **A** é igual à soma da frequência dos genótipos **A/A**, que é igual a 0,326, mais a metade da frequência dos genótipos **A/a**, que corresponde a 0,245. Essa mesma conclusão pode ser obtida diretamente da Figura 20.

Então se: $A(p) = 0,326 + \frac{1}{2}(0,490)$

Logo: $A(p) = 0,571$

Frequência alélica de A

Similarmente, a frequência alélica de **a** é igual à soma dos genótipos **a/a**, que é igual a 0,184, mais a metade da frequência dos genótipos **A/a**, que corresponde a 0,245.

Então se $a(q) = 0,184 + \frac{1}{2}(0,490)$ Logo: $a(q) = 0,429$

Frequência alélica de a

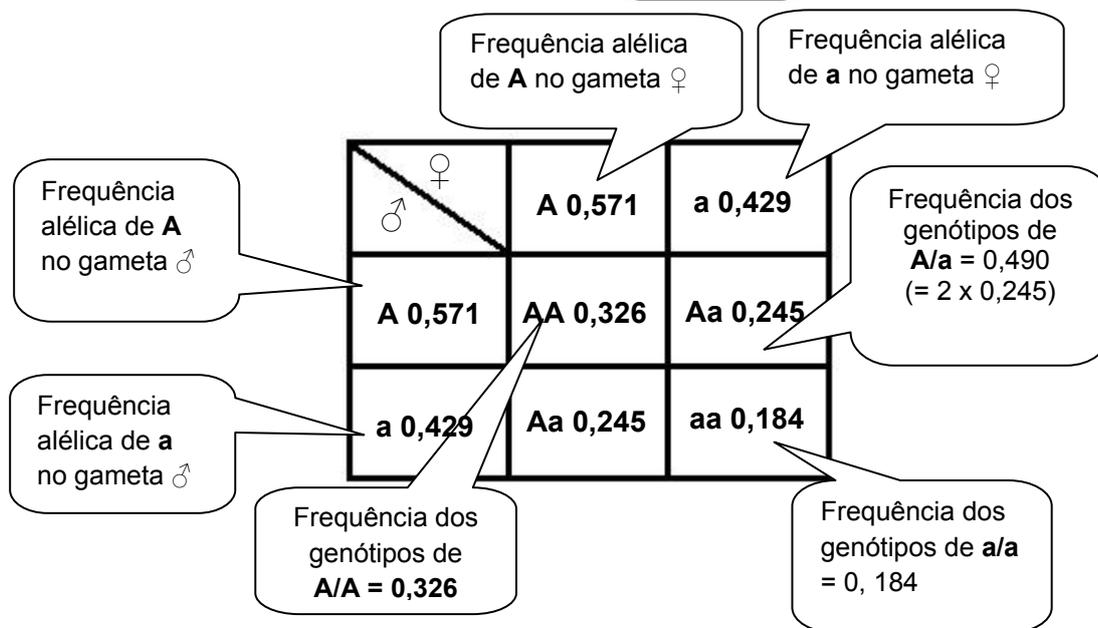


Figura 20 – Quadrado de Punnet

No quadrado de Punnet, temos a obtenção das frequências genotípicas **AA**, **Aa** e **aa** a partir das frequências alélicas de **A** e **a**. Note que a frequência genotípica de **AA** é produto das frequências alélicas de **A**, ou seja, $A \times A = 0,571 \times 0,571 = 0,326$. Se $AA = p$, então $p \times p = p^2 = 0,326$. A frequência genotípica de **Aa** é a soma dos produtos das frequências alélicas de **A** e **a**, ou seja, $2(A \times a) = 2(0,571 \times 0,429) = 2 \times 0,245 = 0,490$. Se $Aa = pq$, então $2Aa = 2pq = 2 \times 0,245 = 0,490$. A frequência genotípica de **aa** é produto das frequências alélicas de **a**, ou seja $a \times a = 0,429 \times 0,429 = 0,184$. Se $aa = q$, então $q \times q = q^2 = 0,184$. Note que as somas de $P^2 + 2pq + q^2$ ($0,326 + 0,490 + 0,184$) é igual a **1**, sendo esta fórmula uma expressão do Binômio de Newton $(p + q)^2 = 1$.

Vamos, agora, demonstrar outra maneira de chegar às mesmas conclusões: se os cruzamentos são aleatórios, então como poderíamos proceder para formar casais do tipo **AA** x **AA**, **Aa** x **Aa** e **aa** x **aa** a partir de indivíduos de uma população muito grande? A chance do primeiro indivíduo sorteado dentre os indivíduos da população ser **AA** é **P** e do segundo ser do sexo oposto, também **AA**, é **P**. Sendo $AA = P$, então: $P \times P = P^2$. Similarmente, a probabilidade de formar casais **Aa** x **Aa** e **aa** x **aa** é Q^2 e R^2 , sendo $Aa = Q$ e $aa = R$. Mas, quais seriam as possíveis combinações de cruzamento ao acaso para indivíduos de uma população portadora de alelos **A** e **a**? Qual a frequência dos cruzamentos? E qual a frequência genotípica dos descendentes? Na tabela abaixo as respostas são dadas.

Tabela 1 – cruzamentos possíveis, frequência dos cruzamentos e frequência genotípica para uma população portadora de alelos A e a.

Cruzamentos possíveis	Frequência dos Cruzamentos	Frequência genotípica
1) AA x AA	P^2	1 AA
2) AA x Aa	PQ	0,5 AA e 0,5 Aa
3) AA x aa	PR	1 Aa
4) Aa x Aa	Q^2	0,25 AA, 0,5 Aa e 0,25 aa
5) Aa x AA	QP	0,5 AA e 0,5 Aa
6) Aa x aa	QR	0,5 Aa e 0,5 aa
7) aa x aa	R^2	1 aa
8) aa x AA	RP	1 Aa
9) aa x Aa	RQ	0,5 Aa e 0,5 aa

Podemos, então, a partir das informações da Tabela 1, calcular a frequência de um dos genótipos (P') na geração seguinte, efetuando somatórios. Primeiro, devemos observar que cruzamentos geram os genótipos que procuramos e, em seguida, as frequências desses cruzamentos, que multiplicamos pelas frequências genotípicas correspondentes. Por último, efetuamos o somatório e o seu resultado é a frequência genotípica (P'). Por exemplo: qual a frequência genotípica de **AA** na geração seguinte?

Primeiro passo: quais cruzamentos geram genótipos **AA**? O primeiro cruzamento (**AA x AA**), o segundo (**AA x Aa**), o quarto (**Aa x Aa**) e o quinto (**Aa x AA**).

Segundo passo: quais as frequências desses cruzamentos e suas frequências genotípicas correspondentes? Do primeiro cruzamento 1 P^2 ; do segundo 0,5 PQ; do quarto 0,25 Q^2 e do quinto 0,5 PQ, pois $PQ = QP$.

Terceiro passo: efetuar o somatório. Logo: $P' = P^2 + 0,5 PQ + 0,25 Q^2 + 0,5 PQ$, que equivale a $P' = P^2 + 0,5 PQ + 0,5 PQ + 0,25 Q^2$, que pode ser representada por $P' = (P + 0,5 Q) (P + 0,5 PQ)$. Se P' é a frequência genotípica de **AA**, então ela equivale ao quadrado da frequência alélica de **A**, pois $(P + 0,5 Q)$ é a frequência alélica de **A**, de onde se deduz que $P' = P^2$.

E qual a frequência genotípica de **Aa** na geração seguinte? $Q' = 0,5 PQ + PR + 0,5 Q^2 + 0,5 QP + 0,5 QR + RP + 0,5 RQ$, que equivale a $Q' = 2 PR + PQ + RQ + 0,5 Q^2$, que equivale também a $Q'/2 = PR + PQ/2 + RQ/2 + Q^2/4$. Ela pode também ser representada por $Q'/2 = P (R + Q/2) + Q/2 (R + Q/2)$, que pode ser representada, ainda, por $Q'/2 = (R + Q/2) (P + Q/2)$, logo: $Q' = 2 ((P + Q/2) (R + Q/2))$. Se Q' é a frequência genotípica de **Aa**, então $A = (P + Q/2)$ e $a = (R + Q/2)$, ou seja a frequência genotípica de **Aa** e 2 vezes a frequência alélica de **A** e **a**, de onde se deduz $Q' = 2pq$.

E qual a frequência genotípica de **aa** na geração seguinte? $R' = R^2 + 0,25 Q^2 + 0,5 QR + 0,5 QR$, que equivale a $R' = R^2 + 0,5 QR + 0,5 QR + 0,25 Q^2$, que pode ser representada por $R' = (R + 0,5 Q) (R + 0,5 Q)$. Se R' é a frequência genotípica de **aa**, então ela equivale ao quadrado da frequência alélica de **a**, pois $(R + 0,5 Q)$ é a frequência alélica de **a**, de onde se deduz que $R' = R^2$.

Note que os somatórios também correspondem à equação $P^2 + 2pq + q^2 = 1$ que, como já sabemos, é uma expressão do Binômio de Newton. Na Figura 21, apresentamos uma maneira gráfica de demonstrar o equilíbrio de Hardy-Weinberg. Note que a frequência genotípica de **Aa** é maior quando as frequências alélicas de **A=p** e **a=q** são iguais a 0,5 (50%).

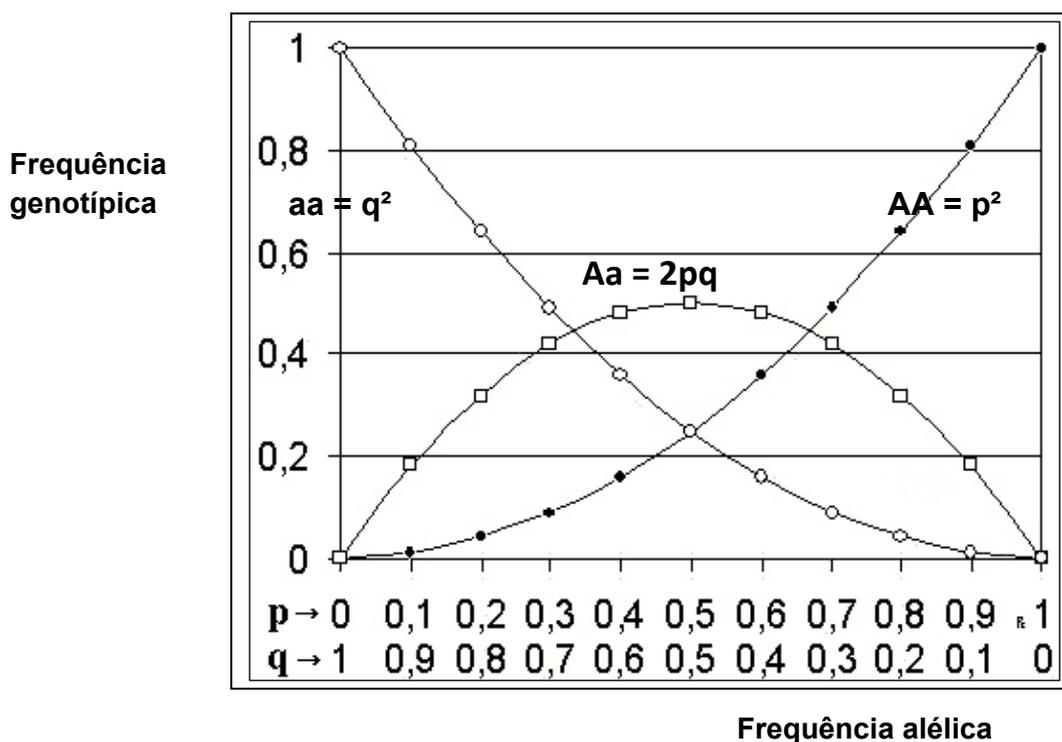


Figura 21 – Equilíbrio Hardy-Weinberg. Frequência genotípica AA, Aa e aa, com relação a frequência alélica. <http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Hardy-Weinberg.gif>.

A descoberta de que as populações em equilíbrio seguem a equação citada, é creditada ao matemático inglês Godfrey H. Hardy e ao físico alemão Wilhelm Weinberg, que chegaram à mesma conclusão independentemente. Curiosamente, Hardy chegou à sua conclusão porque foi instigado por Reginaldo Punnett (Quadrado de Punnett) a explicar porque os ingleses em sua maioria tinham dedos normais, uma vez que esta característica era recessiva. A explicação de Hardy foi que os alelos dominantes não excluem os recessivos da população, como demonstramos.

A equação Hardy-Weinberg demonstra que os alelos recessivos não são excluídos da população pelos alelos dominantes. Uma geração está em equilíbrio Hardy-Weinberg se ela apresenta as mesmas frequências genotípicas e alélicas da geração que lhe deu origem, a não ser que algum dos fatores evolutivos esteja atuando sobre ela. Na prática isso sempre acontece, pois as populações naturais estão sujeitas a mutações, seleção natural, deriva genética e migrações. Todavia, se é assim, qual seria a importância desse modelo? Primeiro, porque sem ele não teríamos como inferir se uma população está ou não em equilíbrio e, segundo, se estiver em desequilíbrio o modelo pode nos apontar os fatores determinantes para a mudança.

Na prática, podemos concluir através da observação, de uma maneira simples, se uma população está em equilíbrio para um loco. Primeiro, efetua-se a contagem das frequências genotípicas e, a partir dessas, as frequências alélicas. Se a frequência do homocigoto corresponder ao quadrado da frequência gênica para aquele alelo, então a população está em equilíbrio (para saber mais, consulte o seguinte endereço:

<http://www.geneticanaescola.com.br/ano3vol2/09.pdf>).

1.2 DERIVA GENÉTICA

As populações naturais estão sujeitas a eventos ao acaso, conhecidos como gargalos-de-garrafa, que podem alterar as frequências alélicas de seus membros. Se apenas um pequeno grupo de indivíduos de uma população sobrevive e consegue deixar descendentes, é improvável que estes expressem as mesmas frequências alélicas de toda a geração parental. Eventos ao acaso que alteram as frequências alélicas, são chamados deriva genética, deriva aleatória ou, simplesmente, deriva.

Populações naturais que na atualidade têm baixa variabilidade genética, provavelmente são oriundas de população que sofreram no passado drástica redução, como a dos guepardos africanos (por motivos desconhecidos) e a dos leões marinhos da costa nordeste do México. Esses últimos foram caçados de maneira indiscriminada durante alguns anos, de tal modo que, em 1890, apenas cerca de 20 indivíduos compunham a população. Com a suspensão da caça, a população se recuperou e hoje conta com cerca de 30.000 indivíduos, todos oriundos daqueles 20 indivíduos. A população atual, devido ao efeito gargalo-de-garrafa, difere geneticamente de outras populações de leões-marinhos da costa oeste americana.

Um indivíduo possui, no máximo, duas formas alélicas para um mesmo gene. Assim, um casal possui no máximo quatro, mas devido a casualidade, apenas um dos alelos de cada um dos pais estará presente no descendente, ou seja, um ou mais alelos podem ser perdidos. Se a população for suficientemente grande, essa perda não acontece, pois as outras formas alélicas estarão asseguradas pelos muitos descendentes oriundos de outros casais, uma vez que a aleatoriedade do processo reprodutivo tende a produzir uma média, mas se a população é pequena, devido também à casualidade, alguns alelos podem desaparecer da população, reduzindo a variabilidade genética.

A Figura 22 representa uma analogia do que pode acontecer em uma população natural de grande porte que, por algum motivo, sofre drástica redução. Na figura, a população parental tem frequências alélicas (representadas por esferas azuis e amarelas) equilibradas. Todavia, por um evento casuístico, a população foi reduzida drasticamente (efeito gargalo-de-garrafa) e as frequências alélicas agora presentes, não estão na proporção encontrada na população que lhe deu origem. Note que este desequilíbrio não foi gerado por seleção natural, mas por acaso, que determinou que a frequência alélica amarela ficasse muito reduzida em relação à frequência azul. Agora os sobreviventes vão transmitir para a próxima geração essa nova relação de frequências alélicas. Uma das consequências a que a nova população estará sujeita, em razão da deriva genética, será o redirecionamento da evolução que estava em curso. Por exemplo: alelos vantajosos que estavam representados em baixa frequência na população podem ser excluídos ou pode se tornar acentuada a presença de alelos deletérios. Os casos de deriva genética indicam que a seleção natural não é o único mecanismo que direciona a evolução pois, devido à deriva genética, alelos menos aptos podem ser fixados.

Vejam os exemplos: a frequência alélica de **B** e **b** em uma determinada população numerosa, é $p = 0,5$ e $q = 0,5$. Os cruzamentos entre indivíduos heterozigotos (**Bb** x **Bb**) produzirá as seguintes frequências genotípicas: 0,25 **BB**, 0,50 **Bb** e 0,25 **bb**. Supondo agora que esta população sofra uma drástica redução por fenômeno casuístico e apenas quatro indivíduos sobrevivam, sendo dois indivíduos **BB** e dois **Bb**. A frequência alélica de **B** será 0,75, pois $6/8 = 0,75$ e de **b** será 0,25, pois $2/8 = 0,25$, ou seja, as frequências alélicas estão agora bastante

alteradas em comparação com as frequências quando a população era numerosa. Supondo agora um cruzamento **Bb** x **Bb**, a frequência genotípica será 0,56 **BB**; 0,38 **Bb** e 0,06 **bb**.

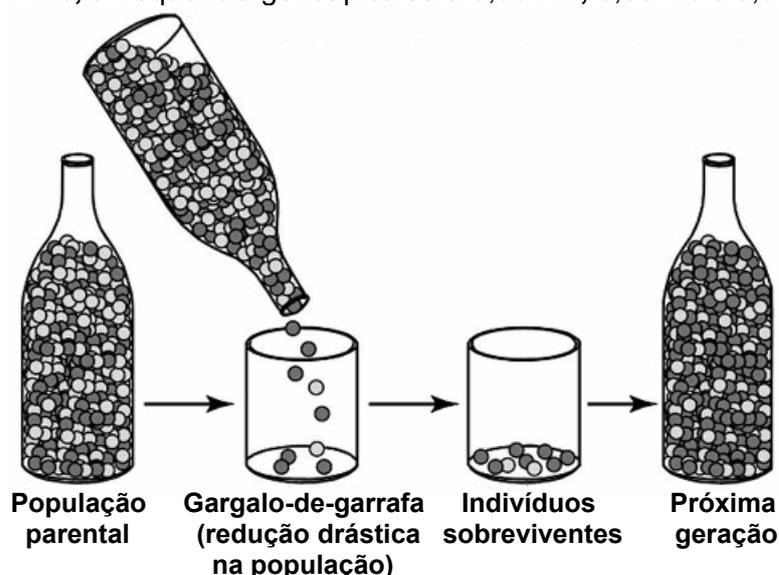


Figura 22 – Deriva genética. Efeito gargalo-de-garrafa.

Há outro tipo de deriva genética, à qual é dado o nome de **efeito do fundador**. Esse fenômeno acontece quando um pequeno grupo de indivíduos se isola ou é isolado da população maior e, com isso, a proporção das frequências alélicas diverge da população maior podendo levar à exclusão de alelos desejáveis e fixar alelos deletérios. Na própria população humana há vários exemplos de deriva genética do tipo efeito fundador: nos índios americanos, o grupo sanguíneo B é praticamente inexistente. A explicação pode estar no número reduzido de indivíduos que adentrou o continente americano pela primeira vez, através do estreito de Bering, durante um período de glaciação. A frequência deste grupo sanguíneo na população precursora deveria ser muito baixa e, assim, se manteve na população atual.

O mesmo fenômeno aconteceu entre grupos religiosos que migraram da Europa para os Estados Unidos e que, por motivos de costume e crença religiosa, se mantiveram isolados da população americana. Esses grupos atualmente têm frequências alélicas muito diferentes das populações de seus locais de origem. O efeito fundador é também a explicação mais plausível para a especiação envolvendo os tentilhões-de-Darwin das ilhas Galápagos, que têm como ancestral, provavelmente, o tentilhão granívero da América do Sul.

1.3 CRUZAMENTOS NÃO-ALEATÓRIOS OU ACASALAMENTO SELETIVO

O equilíbrio Hardy-Weinberg pressupõe que os acasalamentos ocorrem de maneira não-seletiva, ou seja, ao acaso. Por exemplo: sejam as frequências dos alelos **A** e **a** iguais a 0,5; se os acasalamentos estiverem ocorrendo ao acaso, as frequências genotípicas esperadas serão: $p^2 = 0,5 \times 0,5$ (**AA** 0,25), $2pq = 2 \times 0,5 \times 0,5$ (**Aa** 0,5) e $q^2 = 0,5 \times 0,5$ (**aa** 0,25). Todavia, se houver preferência de cruzamentos, o equilíbrio Hardy-Weinberg não acontecerá, pois a proporção entre homocigotos e heterocigotos estará alterada. Se em uma geração houver preferência de cruzamento entre homocigotos, então os homocigotos estarão presentes na próxima geração em proporção além do esperado, enquanto que a dos heterocigotos estará aquém.

Acasalamentos entre parentes muito próximos, chamado endocruzamento, também conduzem à homoziguidade, pois neles os alelos recessivos raros acabam por ser expressos. O endocruzamento, tal como a deriva genética, ocorre também em pequenas populações, mas seus desdobramentos não se sobrepõem: no endocruzamento as frequências alélicas permanecem constantes, enquanto as genotípicas são alteradas; na deriva genética, as frequências são alteradas e, com isso, também, as frequências genotípicas.

1.4 MIGRAÇÃO

Se uma população é separada em sub-populações pequenas, relativamente isoladas uma das outras, a atuação da deriva genética e da seleção natural em cada uma dessas sub-populações levará, inevitavelmente, à divergência dessas em relação à população de origem. Porém, se ocorrerem migrações de indivíduos entre as sub-populações, a cada geração, esse fenômeno impedirá que as populações, ao longo do tempo, adquiram *status* de espécie, uma vez que os migrantes promovem fluxo gênico entre as sub-populações impedindo a diferenciação entre elas.

1.5 MUTAÇÕES

Sabemos que, durante a divisão celular, as moléculas de DNA se separam em bandas que depois se autorreplicam. Neste fenômeno, atuam enzimas que revisam e reparam os ocasionais erros na replicação, mesmo assim, alguns permanecem. Esses erros são chamados de mutação. Há vários tipos de mutação, um deles é por substituição de uma base nitrogenada por outra, o que nem sempre altera a proteína. Por exemplo: a trinca CTC codifica o aminoácido Glutamina; se a terceira base for alterada para CTT o mesmo aminoácido continuará a ser produzido. A maioria das mutações que ocorrem na terceira posição de base do códon é dessa natureza, ou seja, levam à produção final do mesmo aminoácido. Entretanto, existem alterações que ocorrem na primeira ou na segunda posição de base no códon e que levam à produção de aminoácidos e proteínas diferentes. A mesma coisa ocorre com as mutações provocadas por perda ou adição de pares de bases nitrogenadas ao DNA.

Quando um alelo de um gene torna-se mutante, dá origem a outro alelo que, em geral, é recessivo, entretanto, este não se expressará se estiver associado ao alelo dominante. Se a população for numerosa, as chances dele ocorrer em homoziguidade serão pequenas e, quando isso acontecer, se sua ação for deletéria o portador é eliminado, na grande maioria das vezes, antes de deixar descendente. Mas note que os heterozigotos constituem um estoque de reserva daquele alelo na população.

Como vimos, as mutações têm por princípio alterações por substituição ou adição de bases nitrogenadas que codificam aminoácidos. Em tese, as mutações ocorrem ao acaso, mas os genes longos (com muitas bases) obviamente têm maior probabilidade de sofrer mutações do que genes curtos (com poucas bases). Então, em função do tamanho médio dos genes exibido para cada espécie, é possível fazer estimativas de taxas de mutação para ela. Em *Drosophila melanogaster* ocorre aproximadamente uma mutação a cada 10.000 locos (taxa de 0,0001 mutações para cada loco, ou seja, 0,01%). Para os seres humanos, é razoável admitir 1 mutação por cada 100.000 locos (taxa de 0,00001 mutações por loco por geração). Ora, se existem cerca de 30.000 genes no genoma humano com cerca de 100.000 alelos, é de se esperar que cada

pessoa seja portadora de pelo menos uma mutação, logo, se fizermos a proporção para a população humana como um todo, o valor será de aproximadamente 12 bilhões de mutações, presentes no *pool* genético humano, ou seja, um valor nada desprezível.

As mutações podem ocorrer em qualquer célula, porém as que têm valor evolutivo são as que ocorrem nas células reprodutivas e que, portanto, podem ser transmitidas às gerações futuras, diferenciando-as das gerações que lhes deram origem. Assim, podemos afirmar que as mutações são as responsáveis pela variabilidade genética que as populações apresentam pois, uma vez sendo produzidas, podem se tornar hereditárias.

1.6 SELEÇÃO NATURAL

A seleção natural proposta como principal agente da evolução por Darwin, trata de uma “luta pela sobrevivência”, o que nos leva a pensar de imediato na luta entre presa e predador. Mas, obviamente, a seleção natural não se restringe a esta metáfora, a “luta pela sobrevivência” não é travada apenas intra e interespecificamente mas, também, frente às condições que o ambiente lhes impõe. As características que os indivíduos exibem (fenótipo) são expressões de sua composição genética (genótipo) e o que determina que um dado fenótipo tenha maior expressão na população que outro, é a adaptação que ele apresenta às condições do meio, que determinam a maior sobrevivência e reprodução de seus portadores, ou seja, o sucesso de um genótipo em relação a outro, em decorrência da ação da seleção natural, é que altera as frequências alélicas e direciona a evolução.

Para Darwin, estava claro que a seleção natural atuava sobre os indivíduos mas, com o avanço da genética, os geneticistas passaram a afirmar que ela atua nos genes, sendo os indivíduos meros veículos desses últimos. Entretanto, há uma dificuldade de identificar especificamente a atuação da seleção natural em um determinado gene e como isso afetaria o fenótipo sobre o qual ela atua. Então, como a seleção age no nível populacional, vamos considerar o indivíduo como um todo, como sendo seu objeto de atuação.

Talvez o exemplo mais clássico da ação da seleção natural sobre uma população de animais, seja o da mariposa *Biston betularia*. Até o século XVIII, estavam registradas nas coleções entomológicas da Inglaterra apenas as formas claras, com discretas pintas escuras (forma não-melânica), dessa mariposa. A partir da metade do século XIX, outra forma, com pontuações escuras mais densas (forma melânica), passou a ser observada com mais frequência, até atingir cerca de 90% dos indivíduos da população. Durante a revolução industrial na Inglaterra, a forma não-melânica tornou-se rara e a melânica comum.

A explicação encontrada na época foi que o processo industrial, ao lançar poluentes na atmosfera, tornou escuro o tronco das árvores onde as mariposas pousavam. A forma não-melânica, ao pousar nos troncos, estabelecia um contraste com estes, facilitando a sua visualização e captura por parte dos seus predadores. Ao contrário, a forma melânica ao pousar sobre os troncos enegrecidos ficava camuflada, dificultando a sua visualização por parte dos predadores que, assim, a capturavam em menor número. A partir da década de 1970, a poluição começou a ser combatida e a emissão de gases na atmosfera diminuiu drasticamente, com isso, os troncos das árvores foram perdendo a cor escura e voltando à cor natural, mais clara, invertendo, assim, as situações: a melânica tornou-se mais predada e a não-melânica, menos.

A ideia de que a predação de mariposas da forma não-melânica por pássaros nas áreas poluídas seria a única responsável pela diminuição da frequência daquele genótipo, foi contestada

posteriormente, mas é importante compreender que a seleção natural está atuando na seleção dos genótipos e não propriamente no modo como isso é feito. A situação mostra a seleção natural atuando contra um determinado genótipo em situações particulares.

Outro exemplo bastante conhecido, é a pressão de seleção exercida pelos inseticidas sobre os insetos nas lavouras. Quando uma determinada espécie de inseto se estabelece em uma cultura e passa a ser reconhecida como praga desta, os agricultores a combatem com aplicações de inseticidas. Os primeiros resultados dessas aplicações são, em geral, extraordinários, com eliminação quase que total da população causadora dos danos. Mas alguns indivíduos conseguem não ser afetados pelo inseticida, pois têm um diferencial genético que os eliminados não tinham, e que lhes permite viver e se reproduzir na presença do inseticida. Agora, como a geração seguinte será formada exclusivamente a partir dos indivíduos selecionados ("resistentes"), as próximas gerações tendem a ficar, gradativamente, menos suscetíveis àquele inseticida. A seleção natural simplesmente agiu extraíndo da população os indivíduos não adaptados a conviver na presença do inseticida, ou seja, favorecendo um genótipo em detrimento de outro.

Nos dois exemplos dados, vimos que a seleção natural discriminou genótipos (ou fenótipos) em detrimento de outros. A seleção natural pode ser classificada em três tipos, em função de sua atuação na discriminação dos genótipos (ou fenótipos) de uma população: seleção estabilizadora; seleção direcional e seleção disjuntiva (Figura 23).

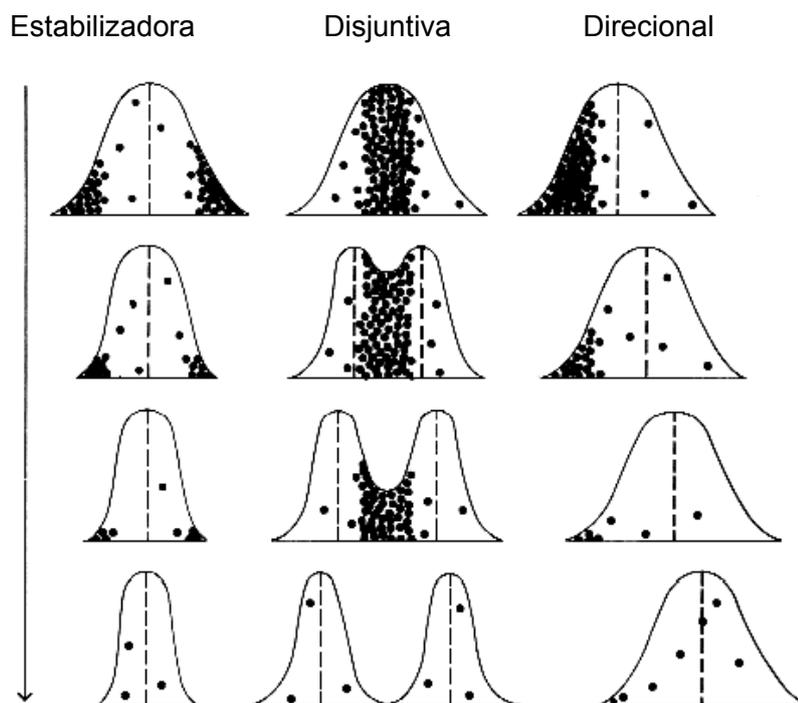


Figura 23 – Tipos de seleção natural

http://zebu.uoregon.edu/1998/ph301/selection_change.gif

A seleção natural é dita estabilizadora (Figura 24) se ela favorece os fenótipos intermediários. Esse tipo de seleção opera continuamente nas populações eliminando os indivíduos extremos. Pensemos no peso dos bebês ao nascerem, antes do advento da medicina moderna. Aqueles com baixo peso ou peso excessivo, tinham menor probabilidade de

sobrevivência, com isso, a seleção natural determinava um peso médio ideal à sobrevivência. É também exemplo deste tipo de seleção natural, o número de ovos postos pelo estorninho suíço, o qual é determinado geneticamente. As fêmeas que botam cinco ovos têm maior número de filhotes sobreviventes do que as fêmeas que colocam menos ou mais ovos. A seleção natural estabilizadora, ao favorecer os espécimes de fenótipo médio, acentua a curva neste sentido.

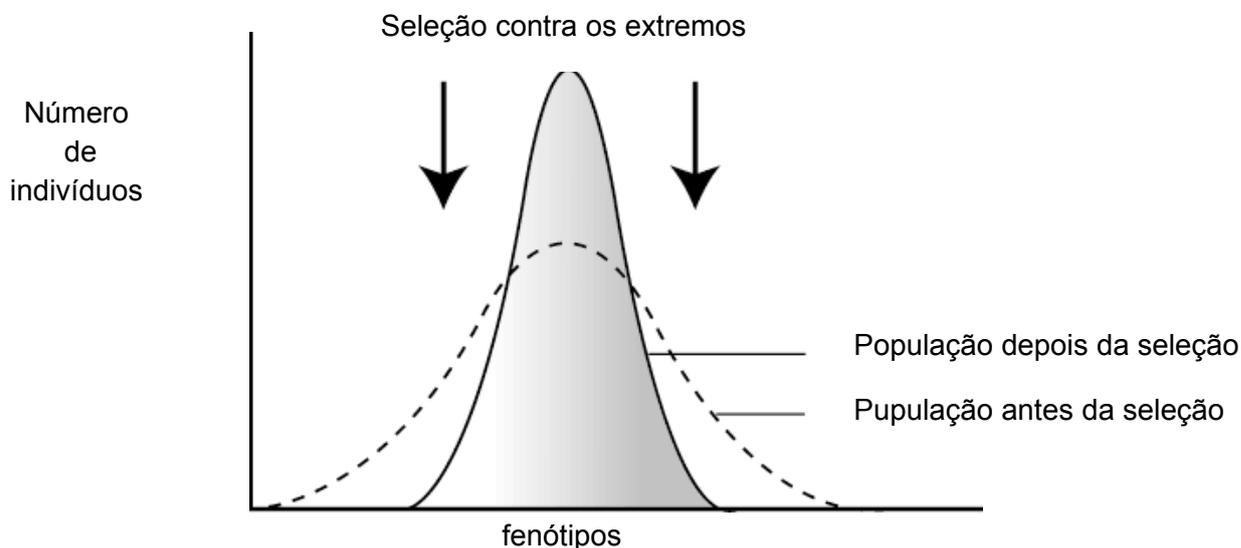


Figura 24 – Seleção natural estabilizadora.

<http://img.sparknotes.com/figures/A/a3aa6bb95c7d70781cc0089d17f9160f/stable.gif>

A seleção direcional (Figura 25), ocorre quando um dos genótipos extremos é favorecido pela seleção natural. A capacidade de alguns indivíduos de uma população de insetos sobreviverem à presença de um determinado inseticida, é um exemplo de seleção natural direcional. Grandes mudanças no clima que provocaram extinções de grupos de organismos determinaram, provavelmente, seleção natural direcional, selecionando os indivíduos capazes de sobreviver em uma situação climática extrema, quando comparada com a condição que estava até então estabelecida. O aumento gradativo de oxigênio na atmosfera, deve ter determinado seleção natural do tipo direcional, uma vez que a maioria dos seres vivos utiliza oxigênio na respiração.

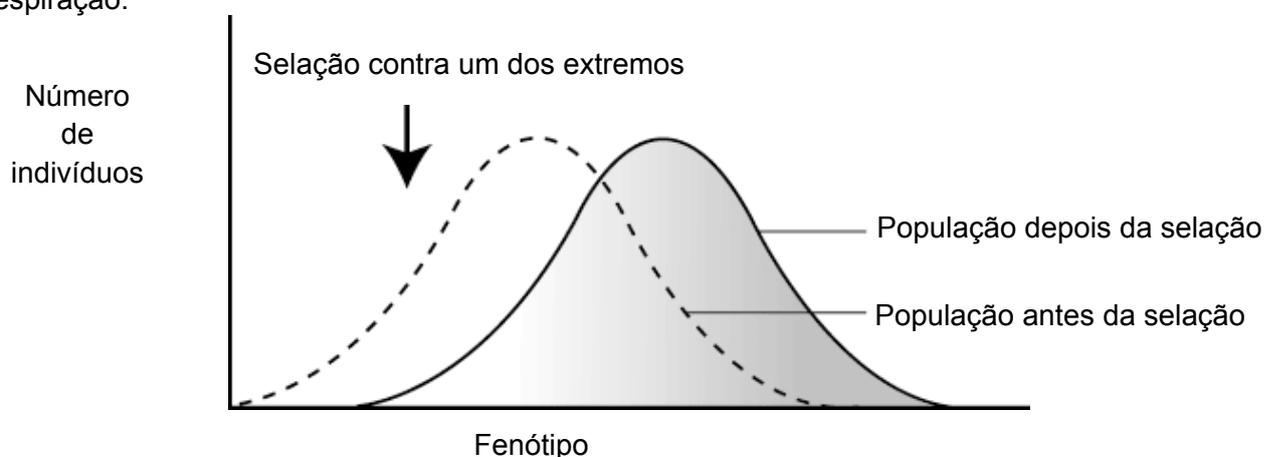


Figura 25 – Seleção natural direcional.

<http://img.sparknotes.com/figures/A/a3aa6bb95c7d70781cc0089d17f9160f/direct.gif>

A seleção disjuntiva ou disruptiva (Figura 26) ocorre quando os fenótipos extremos são selecionados em detrimento do fenótipo médio. A borboleta africana *Papilio dardanus* produz três tipos de fenótipos: ao nascerem, as borboletas que apresentam predominantemente a cor amarela são mais abundantes que as borboletas de outros dois tipos de fenótipos, onde predominam as cores vermelhas e azuis. Essas últimas mimetizam outras espécies de borboletas que são não-palatáveis (têm sabor desagradável), e, por isso, são menos predadas que as que possuem a cor amarela. Neste caso, a seleção natural favorece os genótipos extremos, e a curva que a descreve apresentará dois picos.

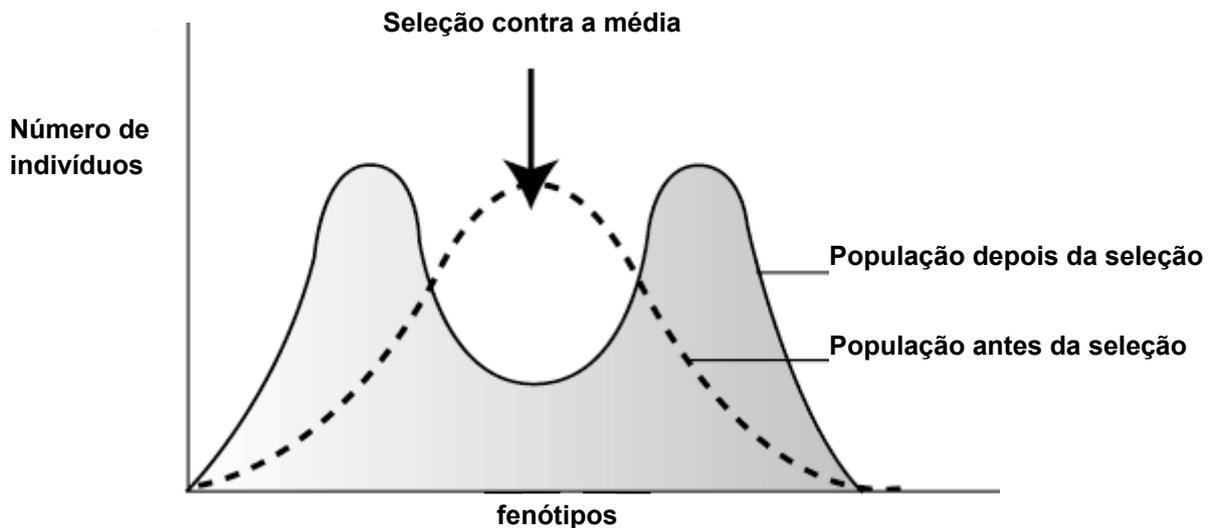


Figura 26 – Seleção natural disruptiva

<http://kenpitts.net/bio/evolution/selections/disruptive.gif>

:: ARREGAÇANDO AS MANGAS!! ::

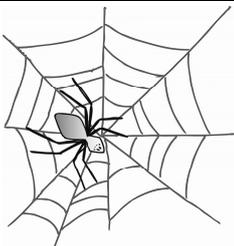


Vamos aplicar nosso conhecimento na resolução da seguinte questão: (Unimar-SP) Em uma população de 1000 indivíduos, em equilíbrio de Hardy-Weinberg, que apresenta uma frequência de indivíduos com o genótipo cc de 9%, sendo o gene C o alelo de c e ambos se encontrando em cromossomos autossômicos, as frequências das classes genotípicas CC , Cc e cc serão respectivamente: ...

Você percebeu que calcular frequências e probabilidades é essencial para entender a aplicação da equação de Hardy-Weinberg, então reflita: em um baralho de cartas qual a frequência das cartas do naipe ouro? Qual a probabilidade de, aleatoriamente, retirar duas cartas do naipe copas? Qual a probabilidade de, aleatoriamente, retirar do baralho uma carta de ouro ou de copas?

Crie uma situação de tal forma que populações de uma espécie fiquem sujeitas a seleção direcional.

:: TA NA WEB!!! ::



Acesse o endereço abaixo e leia os resultados de uma pesquisa que comprova a ação da seleção natural do tipo direcional.

2. MACROEVOLUÇÃO

Os macroevolucionistas trabalham com um escopo mais amplo da evolução, acima do nível específico, e têm por objeto de estudo os grandes eventos evolutivos. Fazem parte de estudo da macroevolução, os seguintes temas: a) o gradualismo e o equilíbrio pontuado; b) a especiação e a extinção; c) os eventos de extinção em massa que aconteceram no planeta; d) a radiação adaptativa, que aconteceu como fenômeno macrobiológico após cada evento de extinção; e) o método filogenético. Os quatro primeiros temas serão discutidos nessa Unidade e o último será tratado especificamente na quinta e última Unidade de nosso Curso.

2.1 GRADUALISMO E EQUILIBRIO PONTUADO

Já sabemos que Darwin foi influenciado por Charles Lyell, geólogo que escrevera *Princípios de Geologia*, seu livro de cabeceira durante a viagem no Beagle. Lyell se contrapunha, através do uniformitarismo de James Hutton, ao catastrofismo que era defendido por Cuvier, por exemplo. O Catastrofismo foi a corrente de pensamento geológico mais difundida entre os geólogos até o século XVIII. Esta corrente de pensamento defendia que as mudanças a que a Terra fora submetida, decorreram de fenômenos súbitos causados por acontecimentos catastróficos, enquanto o uniformitarismo pregava que as mudanças do planeta eram graduais e constantes, transformando lentamente a crosta terrestre, e Darwin havia constatado a superioridade do uniformitarismo quando estivera no Chile e assistira a terremotos provocados pela erupção do monte Osorno e as alterações que ele causara na costa oeste da América do Sul. O **Gradualismo** (Figura 27) defende que a evolução ocorre através da acumulação de pequenas modificações ao longo de várias gerações e este foi o ponto-de-vista de Darwin sobre mudanças evolutivas. Em outras palavras, pode-se afirmar, por meio do gradualismo, que o acúmulo de mudanças quantitativas leva a mudanças qualitativas.

Era esperado que o **Gradualismo** de Darwin pudesse ser constatado no registro fóssil com formas intermediárias conectando populações ancestrais e descendentes, mas esse padrão é extremamente raro no registro fóssil, ou seja, o ponto-de-vista de Darwin não encontrava respaldo no registro fóssil, e ele se defendia afirmando que este era incompleto, mas que as formas intermediárias seriam encontradas no futuro. Note que o grande incômodo que Darwin manifestava com a proposta de idade da terra estimada por Kelvin, decorria do modo de mudança evolutivo que assumira em sua teoria, o gradualismo, que requisitava um tempo extraordinariamente longo para que a diversidade pudesse exibir a complexidade presente.

O gradualismo foi distinguido por Mayr em **Gradualismo Populacional** e **Gradualismo Fenotípico**. O **Gradualismo Populacional** determina que novas características surjam nas populações através de um pequeno número de indivíduos e sua frequência vai aumentando gradativamente até que essa nova característica se estabeleça por completo. Essa forma de gradualismo não tem gerado controvérsia, sendo de maneira geral aceito. O **Gradualismo Fenotípico** afirma que as características novas, inclusive aquelas marcadamente diferente da população ancestral, resultam do acúmulo de pequenas mudanças que, como vimos, foi o ponto-de-vista de Darwin para explicar mudanças evolutivas. A dificuldade de se aceitar o gradualismo de Darwin deve-se ao fato de que ele contraria o que se observa na própria natureza, pois nem todas as mudanças fenotípicas são pequenas, uma vez que mutações podem alterar drasticamente um fenótipo.

A seleção artificial dirigida para carneiros com membros muito curtos, surgiu a partir de uma mutação, ou seja, um evento súbito que os criadores selecionaram para reprodução, porque perceberam que esses animais eram mais facilmente manejados, uma vez que não tinham capacidade de saltar sobre cercas. É questionável se indivíduos com essa característica se manteriam na natureza, uma vez que isso os tornaria presas fáceis para predadores, mas isso não exclui a possibilidade de que características seletivamente favoráveis às condições naturais possam surgir.

O **Equilíbrio Pontuado** (Figura 27) é uma proposta de mudança evolutiva formulada por Eldredge e Stephen Jay Gold para explicar as mudanças evolutivas descontínuas observadas no registro fóssil. A macroevolução tem no Equilíbrio Pontuado a sua melhor explicação, pois, em resumo, ela nos diz que as novas espécies depois de estabelecidas ficam tão perfeitamente adaptadas na exploração de seu nicho ecológico que tendem a permanecer assim indefinidamente. Portanto, as mudanças evolutivas seriam resultados apenas de eventos raros, porém rápidos e de grandes proporções.

Os paleontólogos não documentaram praticamente nenhum caso de transformação lenta e constante, examinando camada por camada das encostas. Pelo contrário, a maioria dos fósseis não apresenta alterações de suas características em toda a duração de suas vidas e ingressam subitamente na história, substituindo ou coexistindo com seus ancestrais. Em resumo: a estase (períodos, durante a evolução, em que as espécies se mantêm relativamente inalteradas) e o súbito surgimento das espécies marcam a história da maioria dos fósseis. Mas o que explicaria esses fatos? Sob uma perspectiva geológica as subpopulações, quando isoladas, formam espécies em uma velocidade espantosa (centenas ou milhares de anos). Considerando que uma espécie vive em torno de 5 a 10 milhões de anos, o surgimento é um evento que representa uma fração mínima de sua vida, menos de 1%, ou seja, é muito rápido em relação à taxa em que depósitos fósseis se acumulam, daí o porquê da estratificação registrar apenas estase e substituição (surgimento de novas espécies).

Os processos de formação de novas espécies podem, também, ser muito rápidos, como a especiação alopátrica do tipo efeito do fundador, que torna praticamente impossível o seu registro. Evidentemente o Equilíbrio Pontuado não requisita esse modelo para explicar todas as ausências de formas intermediárias no registro fóssil, mesmo porque ele é improvável para muitos organismos. A passagem do ambiente aquático para o ambiente terrestre requisitou, como sabemos, inúmeras e complexas transformações anatômicas e fisiológicas e essas mudanças, pelo gradualismo de Darwin, demandaria um tempo extraordinariamente longo, muito além daquele registrado pelo intervalo geológico observado entre os peixes e os tetrápodes abrindo, assim, a possibilidade de serem explicados mediante eventos de macroevolução, do tipo Equilíbrio Pontuado.

Registros recentes e bem documentados têm fortalecido a teoria de mudança evolutiva proposta por Eldredge e Stephen Jay Gold como a dos moluscos do lago Turkana, localizado entre a Etiópia e o Quênia. A geologia do lago revela uma história pontuada por terremotos, erupções vulcânicas e alterações climáticas que provocaram variações no nível de água do lago em até dezenas de metros. Essas mudanças bruscas determinaram extinções e surgimentos súbitos de espécies que permaneceram estáveis por períodos de 5 mil a 50 mil anos. Treze linhagens de espécies de caramujos mostram esta história que se ajusta ao tipo de mudança evolutiva proposta pelo Equilíbrio Pontuado.

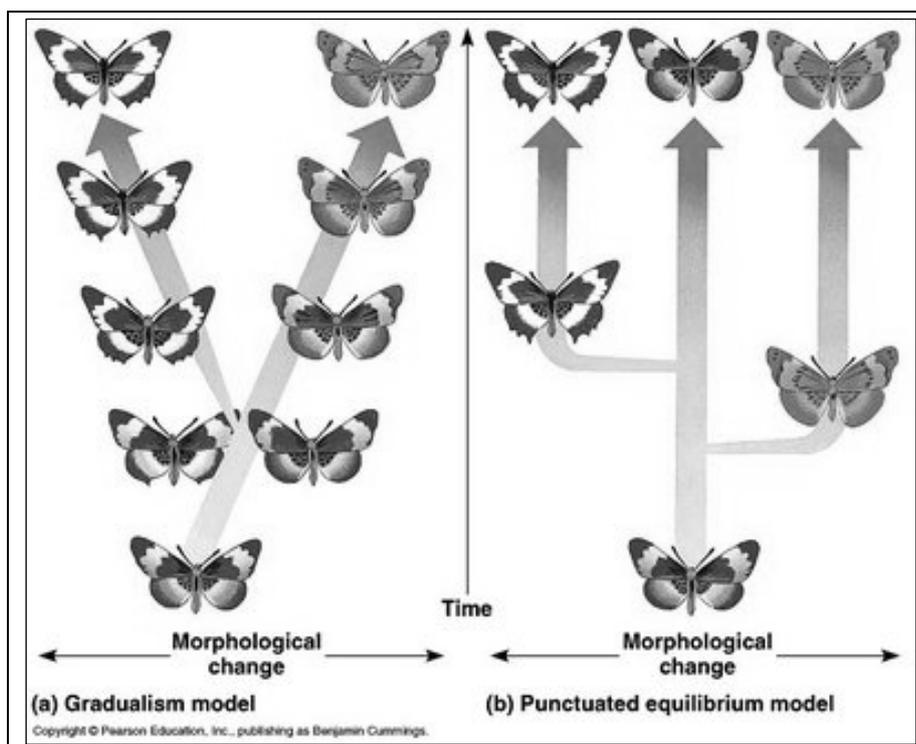
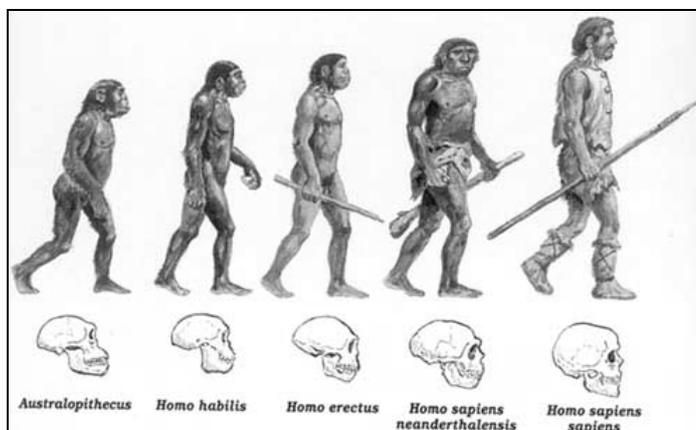


Figura 27 – Gradualismo (Darwin) e Equilíbrio Pontuado (Eldredge e Stephen Jay Gold).
http://2.bp.blogspot.com/_fVooXQIHqCw/SUoXSS5U-0I/AAAAAAAAABE1/k32iInF0vj8/s400/farfalle.jpg

:: ARREGAÇANDO AS MANGAS!! ::



Na figura abaixo, qual o modelo de evolução que está subtendido: gradualismo ou equilíbrio pontuado? Explique porque.



2.2 ESPECIAÇÃO

Chama-se especiação ao processo de formação das espécies. Os fenômenos que determinam a especiação podem ser resumidos em três modelos: especiação alopátrica, especiação simpátrica e especiação parapátrica, sendo que todos eles têm em comum a interrupção do fluxo gênico entre populações de uma mesma espécie. A especiação alopátrica parece ser a forma mais comum de especiação entre animais. Neste modelo, uma população é dividida em duas por uma barreira geográfica que impede o fluxo gênico, justamente porque as mantêm isoladas. Essa barreira impede que alterações genótípicas, causadas por mutações em uma das populações, sejam transmitidas à outra. Além do mais, as pressões seletivas a que essas populações estarão sujeitas, podem ser bastante diferentes o que, como sabemos, também é um fator determinante na seleção dos genótipos. Assim, com o passar do tempo, as populações vão divergindo cada vez mais.

A preponderância da especiação alopátrica na formação das espécies sobre os demais modelos de especiação, tem sido ilustrada a partir da diversidade dos peixes de águas continentais. Apenas 1% da água em estado líquido do planeta é doce, mas 36% da fauna ictiológica esta representada por espécies que vivem nela. Fica claro que a formação de isolamento geográfico entre espécies que vivem nesses ambientes é muito mais efetiva do que as barreiras que podem ser determinadas no mar, onde o meio é menos favorável.

O processo biológico evolutivo, tomando por base a especiação alopátrica, é o grande responsável pela diversidade biológica existente e decorre de dois fenômenos: **cladogênese** e **anagênese** (Figura 28). A cladogênese é o fenômeno que determina o isolamento entre populações e a anagênese refere-se às modificações que vão sendo incorporadas ao patrimônio genético das espécies, tornando-as diferentes no tempo. Pense na ocorrência desses fenômenos de forma isolada e no impacto que isso teria na diversidade: se uma espécie passa apenas por processos anagenéticos, ela apenas se modifica no tempo, mas não origina novas espécies, embora os evolucionistas denominem este fenômeno de especiação filética. Uma população isolada em uma ilha pode ir acumulando modificações no curso do tempo levando a espécie a se modificar, mas sem passar por processo cladogenético. Em contrapartida, se a espécie experimenta apenas eventos cladogenéticos ela não se modifica no tempo.

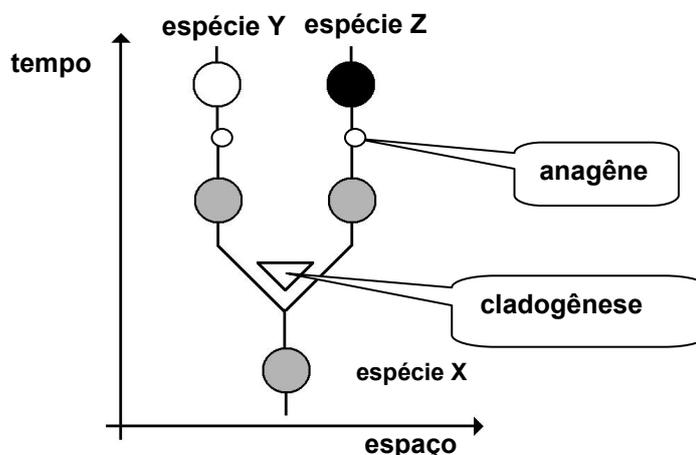


Figura 28 – Processo Biológico Evolutivo. Cladogênese e anagênese.

Avaliando as informações anteriores podemos inferir que existe uma relação entre a especiação alopátrica e a elaboração de árvores filogenéticas. Cada barreira geográfica que surge

isolando populações determina a divisão da espécie ancestral em espécies descendentes. Deste modo, a sequência de divisões da área geográfica determina a sequência das divergências das linhagens presentes nas árvores filogenéticas (Figura 29).

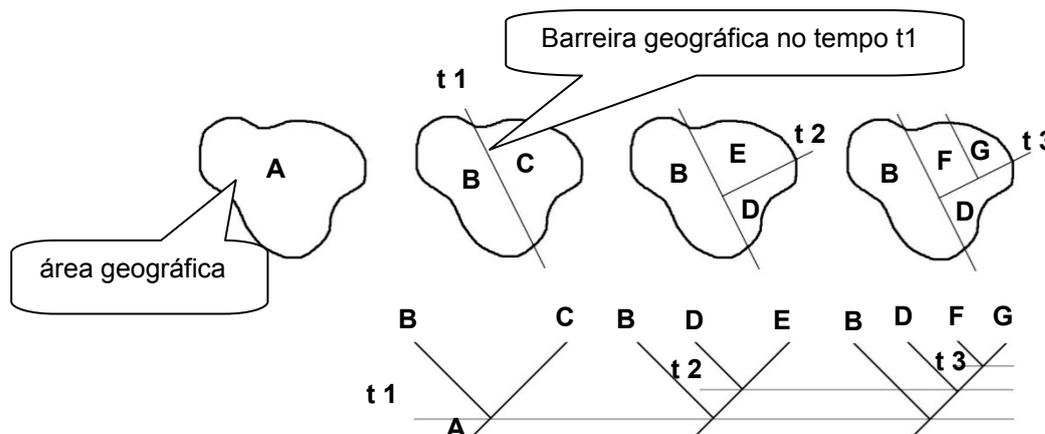


Figura 29 – Especiação alopátrica e cladograma para as espécies recentes B, D, F, G.

A especiação parapátrica ocorre quando duas populações adjacentes de uma mesma espécie se diferenciam, apesar de nenhuma disjunção ter se estabelecido entre elas. Este processo de especiação foi repudiado por alguns autores e é considerado por outros como um modelo particular de especiação alopátrica, pois os limites que acabam por separar as populações se não são geográficos são de condições. Neste tipo de especiação, as populações enfrentam mudanças violentas nas condições de ambiente e, assim, são submetidas a um processo rigoroso e rápido de seleção natural, muito mais rápido que o fluxo gênico isolando a população que acaba, desta maneira, se diferenciando em uma nova espécie. Os exemplos deste tipo de especiação têm sido observados em plantas. Solos que recebem rejeitos de mineradoras podem apresentar altas concentrações de metais pesados. Nessas condições, as plantas que ali estavam estabelecidas podem ser dizimadas, mas algumas podem ser capazes de se desenvolver, levando à formação de novas espécies. A diferenciação entre as plantas tolerantes e não-tolerantes pode ser acelerada se as plantas se reproduzirem por autopolinização.

A especiação simpátrica é definida como uma subdivisão de uma população por mecanismos que produzem uma ou mais espécies novas na ausência de isolamento geográfico. O mecanismo mais comum que determina a especiação simpátrica é a poliploidia, que pode ocorrer por dois mecanismos de divisão mitótica incompleta, havendo duplicação do número de cromossomos dentro da própria espécie ou pela união de dois gametas não reduzidos (autopoliploidia) e por hibridização interespecífica, seguida por divisão mitótica incompleta (alopoliploidia). Na autopoliploidia, todos os cromossomos se originam de uma única espécie, enquanto na aloploidia duas espécies se hibridizam e o zigoto híbrido, posteriormente, é estabilizado pela duplicação cromossômica.

A especiação simpátrica, pelos mecanismos apresentados, é mais comum entre plantas, tanto que grande parte das espécies de angiospermas pode ter se originado por esse processo. Entre os animais, a especiação simpátrica é mais rara por esses mecanismos, mas um modo de segregação de habitat (especiação simpátrica ecológica) pode resultar em novas espécies. Este modo parece explicar situações onde a especiação alopátrica é pouco provável, tais como a

ocorrência de espécies-irmãs de peixes que habitam o mesmo lago. É improvável que essas espécies tenham surgido em outro local que não o próprio lago em que vivem, principalmente quando temos a informação de que a formação desses é recente e não há evidências de terem existido barreiras que pudessem ter fragmentado uma suposta população ancestral.

É provável que parte da população acabe por se especializar em explorar e ocupar um componente específico do ambiente ou dos recursos disponíveis na mesma área geográfica e, assim, alcançar gradativamente uma separação física e adaptativa. Processo semelhante se verifica em insetos que parasitam plantas em uma fase do desenvolvimento e que, por acidente ou falta de opção, passam a parasitar outro hospedeiro e, assim, desenvolvem uma separação física e adaptativa da população original dando origem a novas espécies.

2.3 EXTINÇÕES EM MASSA

Cada período da história geológica da terra foi assinalado por mega eventos com grandes implicações à vida no planeta. Esses eventos foram determinantes à diversificação dos organismos, à radiação de grupos e, em várias ocasiões, promoveram extinções em massa. Um resumo desses acontecimentos está retratado no Quadro 2 que trazemos adiante no texto.

O planeta tem sido moldado por grandes alterações físicas, sendo que duas delas seguem em uma única direção. A primeira, é o resfriamento gradual e ininterrupto, em virtude da perda de calor da Terra para o espaço. Como são as atividades no núcleo do planeta que determinam os movimentos em sua crosta, esse fenômeno vem diminuindo de intensidade à medida que o planeta vai envelhecendo sendo, portanto, consideravelmente menores esses acontecimentos no presente se comparados com o que acontecia no passado mais remoto, quando o núcleo da Terra tinha atividade mais intensa.

A segunda, é relativa à proporção de certos gases na atmosfera e, em particular, do oxigênio. No início de sua formação a atmosfera terrestre era composta principalmente de gás hidrogênio, metano, amônia e vapor de água. Há 2,5 bilhões de anos a atmosfera apresentava apenas 1% do oxigênio existente hoje. Um bilhão de anos depois, a concentração maior de oxigênio possibilitou o desenvolvimento de células eucariontes e, no final do pré-cambriano (há 700 milhões de anos), a fauna já apresentava organismos pluricelulares complexos tendo a atmosfera naquela época cerca de 5% do oxigênio atual, aumentando gradativamente desde então.

As grandes modificações físicas da terra, que têm provocado drásticas alterações à vida no planeta, têm como origem as alterações climáticas, os movimentos das placas tectônicas, as atividades vulcânicas e causas externas, sendo essas últimas provocadas por colisões da terra com grandes corpos celestes. Esses acontecimentos, no seu conjunto, têm sido responsáveis por extinções em massa. A terra já foi em algumas ocasiões mais quente e, em outras, mais fria do que é hoje. Nessas ocasiões, extensas áreas foram cobertas pelas geleiras que avançaram dos pólos em direção ao equador. O final do Pré-cambriano, e durante o Carbonífero, Permiano e Quaternário, um clima mais ameno se intercalou entre esses períodos. Em geral, o clima da terra muda em função das oscilações que podem ocorrer em seu eixo com relação ao sol, através de períodos cíclicos de 5 mil até 10 mil anos. As mudanças em geral são rápidas e as extinções provocadas aparecem subitamente no registro fóssil.

A crosta terrestre é formada de inúmeras placas que flutuam sobre seu manto. Devido às altas temperaturas, o manto se movimenta levando com ele as placas tectônicas, causando atrito e colisões entre elas. Esse fenômeno provoca a deriva continental, ora aproximando continentes até a colisão, ora afastando-os por distâncias consideráveis. Esses movimentos tectônicos determinaram a formação de cadeias de montanhas continentais e marinhas; a posição dos continentes; a circulação das correntes oceânicas; o nível dos mares e os padrões de clima. Extinções em grande escala de animais marinhos têm sido verificadas quando os níveis do oceano diminuem.

Quadro 2 - História geológica da terra.

HISTÓRIA GEOLÓGICA DA TERRA				
Era	Período	Início (milhões de anos atrás)	Modificações físicas da terra	História da vida
Cenozoica	Quaternário	1,8	Clima frio e seco; glaciações repetidas.	Evolução do homem; extinção de grandes mamíferos.
	Terciário	65	Clima ameno; continentes na posição atual.	Radiação de aves, mamíferos, insetos e plantas superiores.
Mesozóica	Cretáceo	144	Continentes do norte ligados; início da deriva da Gondwana; choque de meteorito na península de Yucatan.	Radiação dos dinossauros; diversificação de mamíferos e plantas superiores; extinção em massa no final do período (76%) .
	Jurássico	206	A Laurásia se forma ao norte e ao sul a Gondwana; clima aquecido.	Diversificação dos dinossauros; primeiras aves; duas extinções menores.
	Triássico	245	A Pangea começa a se mover; clima quente e úmido.	Dinossauros primitivos; primeiros mamíferos, diversificação de invertebrados marinhos; extinção em massa no final do período (65%) .
Paleozóica	Permiano	290	Os continentes formam a Pangea, com clima seco em seu interior; grandes formações glaciares;	Radiação dos répteis; declínio dos anfíbios; extinção em massa no final do período (96%) .
	Carbonífero	354	Clima ameno; gradiente climáticos latitudinais.	Florestas de samambaias; primeiros répteis; radiação dos insetos; plantas com flores primitivas.
	Devoniano	409	Colisão dos continentes no final do período e provável colisão com asteróide.	Diversificação dos peixes; primeiros insetos e anfíbios; extinção em massa no final do período (75%)

	Siluriano	440	O nível dos mares sobe; dois grandes continentes são formados; clima quente e úmido.	Diversificação dos peixes com mandíbulas; surgem os primeiros peixes ósseos; plantas e animais colonizam a terra;
	Ordoviciano	510	A Gondwana se move em direção ao pólo sul; glaciação em massa; nível do mar baixa 50 metros.	Primeiros vertebrados (peixes sem mandíbulas); primeiras plantas terrestres; extinção em massa no final do período (75%)
	Cambriano	543	Nível de oxigênio próximo do atual.	Maioria dos filos atuais: diversidade de algas;
	Pré-cambriano	600	Oxigênio 5% do nível atual.	Fauna de Ediacara.

Na vida presente, temos assistido a atividades vulcânicas que provocaram grandes devastações em seu entorno, alterando o relevo topográfico da região e causando destruição da fauna e da flora local. Mas no passado esse fenômeno foi mais intenso e com consequências globais. Cinco grandes extinções estão registradas no registro fóssil e geológico da Terra. A extinção no final do Cretáceo, provocada pela colisão do planeta com um meteoro, é a mais conhecida, pois, além de provocar o desaparecimento de 75% dos organismos, encerrou a era dos dinossauros. Porém, a extinção do Permiano foi a mais espetacular, conhecida como “A grande morte”, pois eliminou de 90 a 96% da vida existente no planeta.

No final do Permiano, as placas tectônicas se chocaram para formar a Pangea e isso provocou grandes erupções, inclusive uma de porte colossal na Sibéria, desencadeadora de uma série de outros fenômenos que provocaram o aumento global da temperatura. O volume de gases e cinzas ejetado na atmosfera pelas erupções foi tão grande, que reduziu drasticamente a entrada de raios solares, impedindo a fotossíntese e provocando uma espécie de inverno global. O efeito seguinte foi uma chuva ácida que provocou a precipitação de partículas em suspensão no ar. E essa chuva trouxe graves consequências às plantas já fragilizadas pela baixa capacidade de promover a fotossíntese. Entretanto, o dióxido de carbono permaneceu na atmosfera, apesar da chuva ácida, e passou a provocar o efeito estufa a que tanto estamos familiarizados na atualidade, elevando a temperatura em até 5 graus.

A elevação da temperatura nesses níveis liberou grandes quantidades de metano do fundo dos oceanos, produzido por bactérias e até então preso em meio à água congelada no fundo mar e como o metano reagiu com o oxigênio dissolvido na água e na atmosfera, gerou mais dióxido de carbono, acentuando o efeito estufa e elevando ainda mais a temperatura, que pode ter subido outros 5 graus. Nas regiões mais centrais da Pangea, onde os ventos carregados de umidade vindos do mar não chegavam, formaram-se grandes desertos. Em outras regiões onde as chuvas se precipitavam, os solos desprotegidos pela ausência de vegetação foram lavados até a exposição das rochas. Como consequência desses fenômenos, alguns grupos antes abundantes tornaram-se diminutos, como os crinóides, jamais alcançando o domínio ecológico de antes. Outros, como os trilobitas, desapareceram por completo.

Na Terra, uma extinção relativamente menor dos diapsídeos e dos sinapsídeos determinou o domínio desses grupos que, no Triássico, deram origem aos dinossauros. As florestas de gimnospermas ocuparam por completo as áreas antes ocupadas pelas florestas de

pteridófitas. A vida levou pelo menos 30 milhões de anos para recuperar a exuberância exibida antes desses acontecimentos. Erupções simultâneas também aconteceram no final do Triássico e do Cretáceo.

Anualmente, dezenas de meteoritos de pequeno tamanho entram na atmosfera sendo a grande maioria pulverizada pela combustão gerada pelo atrito. Uma fração mínima choca-se com a superfície da Terra, mas a história da vida no planeta está marcada pela inesperada visita de corpos celestes de maior porte (meteoritos) e que causaram no passado extinções em massa. Há 65 milhões de anos, no Cretáceo, o final da era mesozóica foi marcado pela visita de um desses corpos celestes. Um meteorito de 10 Km de diâmetro chocou-se com a terra a uma velocidade de aproximadamente 72.000 Km/h e alterou para sempre a vida no planeta.

Os cientistas da Universidade de Berkley, Califórnia, afirmam que a cratera circular de Chicxulub, de 180 Km de diâmetro, ao norte da península de Yucatan no México, foi produzida por essa colisão. A energia liberada por esse choque provocou incêndios, terremotos e ondas gigantescas que assolaram a costa de todos os continentes. A quantidade de poeira suspensa na atmosfera foi tão densa que bloqueou a luz solar, resfriando o planeta em até 17 °C e provocando a redução nas taxas de fotossíntese. A principal prova material de que um corpo celeste de grande proporções chocou-se com a terra há 65 milhões de anos está documentada em 3mm de espessura de rocha exatamente no nível que divide Cretáceo e Terciário, contendo elevada concentração de irídio, um elemento comum em meteoritos, mas raro no planeta.

Como consequência da colisão, muitas famílias de plantas e animais foram extintas. Estima-se que nenhum animal com peso superior a 25 Kg tenha sobrevivido. Essa extinção, conhecida como extinção cretáceo-terciário, ou extinção K-T, encerrou a era dos dinossauros; pterossauros (répteis voadores); plesiossauros (répteis marinhos) e mosassauros (répteis marinhos); extinguiu algumas famílias de pássaros e mamíferos marsupiais; mais da metade dos grupos de plânctons; invertebrados marinhos e, ainda, famílias de peixes e esponjas. Praticamente nenhum grupo de ser vivo deixou de ser atingido por essa catástrofe, embora os mamíferos tenham se beneficiado logo após, uma vez que no Terciário tornaram-se o grupo mais bem sucedido.

:: FIQUE DE OLHO!! ::



Divulgação Científica

Nova extinção em massa?

Agência FAPESP – Os anfíbios resistiram bravamente às últimas cinco extinções em massa que assolaram o planeta, mas talvez não consigam se dar tão bem na próxima, que já pode ter começado. Segundo estudo feito por David Wake e Vance Vredenburg, do Museu de Zoologia Vertebrada da Universidade da Califórnia em Berkeley, nos Estados Unidos, as taxas de extinção de anfíbios subiram a níveis nunca vistos, em um sinal inequívoco de que há algo errado. O trabalho, que será publicado esta semana no site e em breve na edição impressa da revista *Proceedings of the National Academy of Sciences (Pnas)*, destaca que a maior culpa é das mudanças climáticas, do desflorestamento e de uma doença mortal que tem pulado de uma espécie a outra. Os autores questionam se a Terra estaria no início de sua sexta extinção em massa e apontam que os anfíbios fornecem uma resposta clara. Pelo menos um terço dos mais de 6,3 mil espécies de anfíbios no mundo está ameaçado.

:: ARREGAÇANDO AS MANGAS!! ::



O gráfico abaixo mostra em uma linha de tempo os níveis de mudança da diversidade, medidos por fósseis dos organismos marinhos classificados por famílias. Associe essa informação com os grandes eventos de extinção presentes no quadro 2, assinalando no gráfico o período geológico e o tempo. O registro fóssil mostra cinco eventos principais de extinção em massa, sem contar com a atual extinção (sexta extinção em massa?), através da qual a diversidade biológica atual está ameaçada, devido à intervenção humana.



<http://www.icb.ufmg.br/ibem/aiuas/grad/evol/especies/massext.html>

UNIDADE 5 SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA

1. INTRODUÇÃO

Considere o seguinte problema: como traçar quatro retas interligadas, de maneira que todos os nove círculos da Figura 30 sejam “cortados” por elas? Conseguiu resolver? Ótimo, tente agora com três retas. Conseguiu? Melhor ainda! Tente agora com uma reta (a respostas para primeira pergunta se encontra na última página do capítulo).

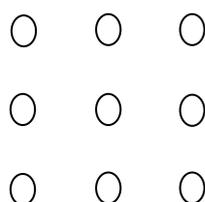


Figura 30 – Desafio dos círculos e retas

Quando estamos presos a um determinado paradigma, nossa visão é limitada pelos conceitos ditados por ele e, provavelmente, isso explica sua dificuldade, se você não conseguiu resolver alguma parte do desafio proposto. Muitos problemas deixam de ser resolvidos se sua solução requer novas formas de pensar, porque estamos mentalmente condicionados a raciocinar segundo os conceitos estabelecidos por esses paradigmas. É necessário, então, que eles sejam quebrados, dando lugar a outros que possibilitem alcançar um novo patamar de conhecimento. A ciência também progride, em resumo, desta forma.

Os grandes avanços científicos foram aqueles que trouxeram informações que contrariavam o *status quo* do conhecimento então vigente: o heliocentrismo de Copérnico se contrapôs ao geocentrismo de Ptolomeu; a geração espontânea sucumbiu às experiências de Louis Pasteur, que provou que toda forma de vida provém de outra semelhante; a Teoria da Evolução das Espécies, proposta por Darwin, causou a derrocada do fixismo. Mas Copérnico, Pasteur e Darwin só foram capazes de elaborar suas teorias porque romperam com alguns paradigmas do conhecimento então vigente.

Tais modificações ocorrem, no campo das Ciências, em pequena e em larga escala. O método filogenético, desenvolvido em 1950 pelo entomólogo alemão Willi Hennig, constituiu um instrumento capaz de recuperar a história evolutiva das espécies. O método foi apresentado no livro *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*, porém, em razão das dificuldades de acesso à língua alemã e de apresentação de alguns conceitos, as ideias nele apresentadas não foram bem compreendidas e, por isso, o livro foi pouco impactante inicialmente. Todavia, em 1966 uma edição em idioma inglês (*Phylogenetic Systematics*) foi publicada e depois outra em espanhol. A partir de então, o trabalho de Hennig se espalhou rapidamente entre os sistematistas que, ao adotarem seu método, passaram a ter uma ferramenta que substituiu o processo de classificação que vigorava para os mais diversos grupos de organismos.

2. O MÉTODO ORTODOXO DE HENNIG: PRESSUPOSTOS

As classificações propostas antes do método filogenético de Hennig eram erigidas com base na intuição e na arbitrariedade. O método filogenético conferiu à Sistemática um novo *status* dentro das ciências biológicas e, com isso, uma forma compreensível de ver como a evolução operou e opera sobre todas as formas de vida de nosso planeta.

A palavra filogenética ou filogenia não era incomum em textos de sistemática nos anos que antecederam a apresentação do método, mas a sua contextualização era outra e, em geral, não ia além de tentar imprimir um ar de modernidade às classificações propostas. Embora a Teoria da Evolução já estivesse assentada, inclusive vinculada às descobertas da genética, havia uma ideia de que o conhecimento dos fósseis era pequeno e isso limitava a compreensão da história evolutiva dos grupos. Outra dificuldade era inferir o sentido das séries de transformação dos caracteres. Os sistematas sabiam que um estado de caráter derivava ou dava origem a outro, mas o problema era inferir a direcionalidade, ou seja, quem dava origem a quem. Para alguns, o caráter mais bem distribuído dentro do grupo era o primitivo, enquanto para outros era o derivado.

Outra dificuldade era entender a natureza das semelhanças de caracteres que as espécies apresentavam. Um sistemata podia eleger um determinado caráter como importante na formação de um grupo, mas outro sistemata podia eleger outro caráter e, com isso, as classificações podiam divergir bastante entre si, por terem sido construídas arbitrariamente, ou seja, ao gosto do proponente. O método filogenético foi criado com o objetivo de determinar o fim da arbitrariedade, ao indicar que as relações de parentesco compõem hipóteses que podem ser testadas. Para exemplificar, vamos imaginar a seguinte situação: como você procederia para separar em dois grupos os bancos da Figura 31? Que critérios você estabeleceria para isso?

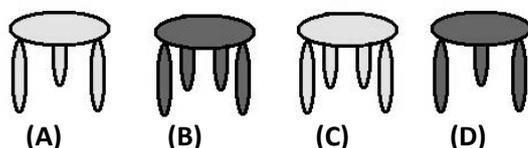


Figura 31 – Bancos com cores e número de pernas variadas.

Há duas possibilidades de se classificar os bancos e tudo depende do que você irá priorizar. Se for a cor, os bancos A e C estarão em um mesmo grupo e B e D em outro. Se for o número de pernas, os bancos A e D estarão no mesmo grupo e C e B em outro. Em se tratando de objetos, como no exemplo, e sem qualquer outro critério adicional, deve vigorar o que cada pessoa eleger como mais importante. Mas, quando se trata de organismos vivos, é importante excluir o máximo de arbitrariedade e buscar uma classificação que retrate a história evolutiva do grupo. O exemplo dos bancos é uma analogia do que mais ou menos acontecia com as classificações de organismos antes do método filogenético, quando vigorava a arbitrariedade.

O método filogenético de Hennig foi fundamentado em cinco ideias principais: 1 – As relações, indicando coesão de organismos vivos e extintos, são genealógicas; 2 – Tais relações existem para indivíduos dentro de populações, entre populações e entre espécies; 3 – Todos os tipos de relação são fenômenos correlacionados com descendente genealógico e, portanto, são melhores compreendidos dentro do contexto de descendente genealógico com modificações; 4 – As relações genealógicas entre populações e espécies podem ser recuperadas

pela procura de caracteres particulares que documentem tais relações; 5 – A melhor classificação geral de organismos é aquela que reflete exatamente as relações genealógicas entre esses organismos.

3. CONCEITOS BÁSICOS

De acordo com a Teoria da Evolução, todos os seres vivos são descendentes de um único ancestral. Então, todas as espécies estão ligadas por ancestralidade comum, que tende a ser mais recente no tempo, quanto maior for a proximidade da relação de parentesco entre elas. Por exemplo, o ancestral comum do homem (*Homo sapiens*) e da linhagem que daria origem aos bonobos (*Pan paniscus*) e chimpanzés (*Pan troglodytes*), viveu em alguma parte da África há 6 milhões de anos, já o ancestral comum do homem com os anfíbios viveu há 340 milhões de anos.

As relações de parentesco entre espécies podem ser expressas por linhas que se conectam no tempo através de ancestralidade comum. Dessa maneira, toda a diversidade biológica está conectada no tempo desde o surgimento da primeira forma vivente, ancestral de todo ser vivo, até as formas atuais que habitam o nosso planeta, inclusive o homem. Para iniciarmos nossa caminhada através do método filogenético, vamos elaborar, passo a passo, uma proposta de filogenia para um determinado gênero de insetos composto por cinco espécies (A, B, C, D, E), que têm uma determinada distribuição geográfica e são contemporâneas no tempo recente.

Essas espécies têm como caráter diagnóstico, o labro (peça do aparelho bucal) bilobado e esse atributo as reúne em um gênero, o qual difere dos demais gêneros da tribo a que pertencem, que têm labro unilobado. O labro bilobado é, então, uma novidade evolutiva que surgiu no ancestral comum de todas as cinco espécies e que foi herdado por elas. Todavia, desconhecemos as relações de parentesco que essas espécies guardam entre si. Quando desconhecemos as relações de parentesco entre táxons, representamos por uma politomia esse desconhecimento, como na Figura 31.

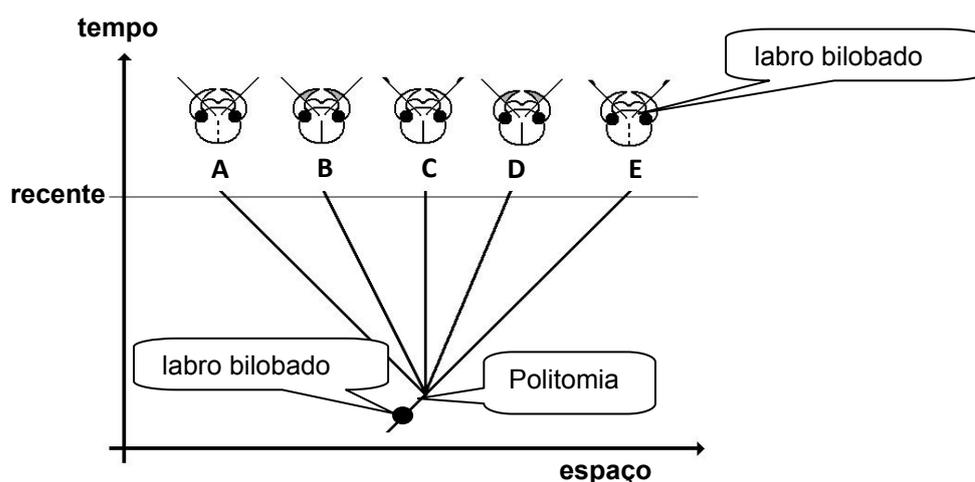


Figura 31 – Politomia expressando o desconhecimento das relações de parentesco entre as espécies A, B, C, D, e E.

As espécies detêm um patrimônio genético que se manifesta no fenótipo através de caracteres morfológicos, comportamentais, fisiológicos e outros mais. Esses caracteres podem apresentar múltiplos estados, os quais são representações fenotípicas dos diversos alelos que um

gene pode ter, tais como o labro unilobado e bilobado. Essas duas formas do labro são estados diferentes de um mesmo caráter (forma do labro) e, portanto, devem ser codificadas de maneira diferente, sendo que para codificar estados de caracteres podemos utilizar números ou letras. Em nosso exemplo, o caráter unilobado será codificado com a letra *a* e o bilobado com *a'* (Figura 32). Essa forma de expressão dos estados de um caráter sugere um relacionamento, uma hipótese de homologia entre eles o que, em outras palavras, quer dizer que um estado deu origem ao outro, ou seja, que um é o estado primitivo e o outro o derivado. Mas, como será que se chega a essa conclusão?

O método mais utilizado para se obter essa informação é chamado **método do grupo externo**. Este método consiste em verificar qual é o estado do caráter que está presente fora do grupo sob análise, ou seja, no **grupo externo**, pois ele será considerado como primitivo. Por exemplo, no nosso grupo de cinco espécies de insetos (A, B, C, D, e E), alguns têm antenas filiformes (A, B, D) e outros têm antenas clavadas (C e E). Supondo que esses estados são homólogos, qual o estado primitivo e qual o estado derivado? Pelo método do grupo externo vamos verificar em qual estado ele ocorre nos representantes de outros gêneros da mesma tribo. A Figura 33 mostra um desses representantes do grupo externo com antena filiforme, logo, este é o estado primitivo e a forma clavada o estado derivado, como filiforme é *b* e clavada é *b'*, a direção da transformação foi de $b \rightarrow b'$.

Quando definimos a direção em que se deu a transformação dos estados de caracteres, dizemos que os estados foram **polarizados**, ou seja, polarizar caracteres é inferir a direção da transformação de seus estados, por comparação com os estados presentes no(s) grupos externo(s). No método filogenético, o estado primitivo de um caráter é dito **plesiomórfico** e o derivado **apomórfico**. Então, a antena filiforme é o estado plesiomórfico e a antena clavada o estado apomórfico (para maiores informações sobre grupo externo e polarização, ver AMORIM, 2009).

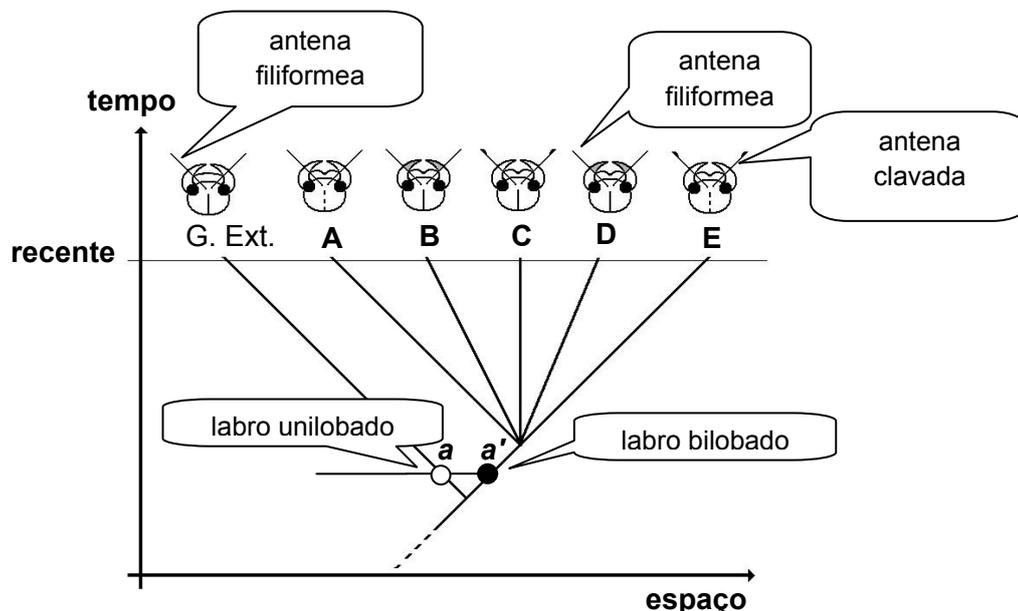


Figura 32 – Polarização de um caráter através do método do grupo externo.

Note que o estado apomórfico (antena clavada) é compartilhado pelas espécies C e E e, com base neste compartilhamento, podemos formar um sub-grupo dentro do grupo estudado. Estados apomórficos de um caráter, quando compartilhados, são denominados **sinapomórficos** e

como assinalam hipóteses de ancestralidade comum, determinam grupos naturais. Estados primitivos de caracteres, quando compartilhados, são denominados **simplesiomórficos** e não determinam grupos naturais, pois não assinalam hipóteses de ancestralidade comum.

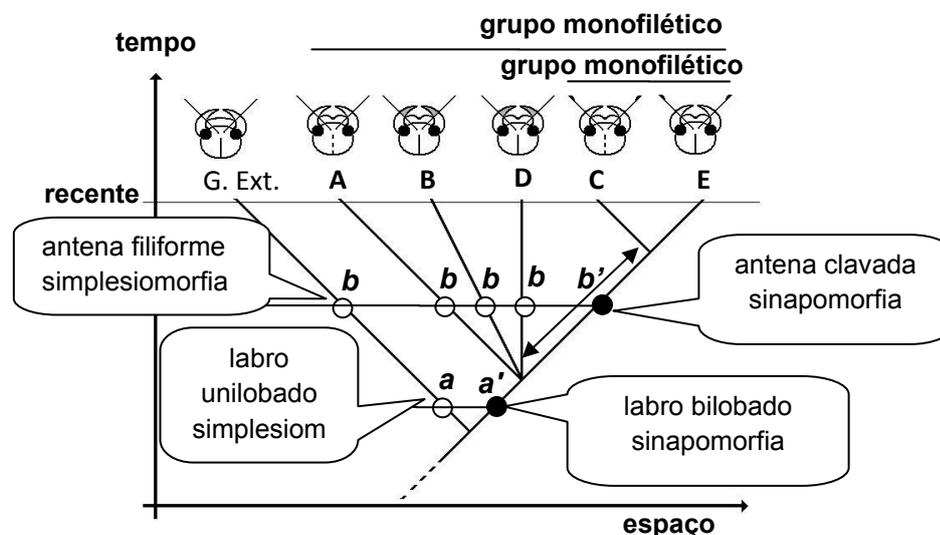


Figura 33 – Resolução das relações de parentesco entre os táxons A, B, C, D e E: formação de grupos monofiléticos por compartilhamento de sinapomorfias.

Então, a forma clavada da antena de **C** e **E** assinala uma hipótese de que essas duas espécies tiveram no passado um ancestral comum exclusivo (**grupos-irmãos**), onde a antena de forma filiforme deu origem à forma clavada. Esse ancestral comum exclusivo está representado na filogenia pela linha que vai da base das três linhas que levam às espécies **A**, **B** e **D** até o ponto onde **C** e **E** (\longleftrightarrow) divergem. A exclusividade do ancestral é porque nenhuma outra espécie do grupo pode ser assinalada como sua descendente.

Grupos como **C** e **E**, erigidos com base no compartilhamento de sinapomorfias, são denominados **grupos monofiléticos** (grupos naturais). São integrantes dos grupos monofiléticos a espécie ancestral e todas as suas descendentes. Note que **A**, **B** e **D** não têm um ancestral exclusivo, porque não compartilham uma sinapomorfia, mas uma simplesiomorfia. Assim, se criássemos um grupo composto pelas espécies **A**, **B** e **D**, com base no compartilhamento da antena filiforme, estaríamos criando um grupo não-natural, neste caso denominado **grupo parafilético**. No momento, vamos ficar com a definição de que grupos parafiléticos são grupos erigidos com base no compartilhamento de simplesiomorfias. Cabe ainda observar na figura, que o caráter labro tem dois estados: unilobado (*a*) e bilobado (*a'*). O primeiro é simplesiomórfico e o segundo sinapomórfico, assinalando um grupo monofilético mais abrangente, o qual acomoda todas as espécies do gênero (**A**, **B**, **C**, **D**, **E**).

Podemos observar, ainda, que resolvemos a relação entre dois táxons da politomia (**C** e **E**). Devemos agora resolver as relações entre **A**, **B**, **D** e **C+E**. Agora reflita! Quais seriam as hipóteses prováveis de relação? O número de hipóteses aumenta exponencialmente segundo o número de táxons envolvidos: 3 táxons, 3 hipóteses; 4 táxons, 15 hipóteses; 5 táxons, 105 hipóteses; 10 táxons 34.459.425. Assim, temos 15 hipóteses de relação de parentesco possíveis para os táxons **A**, **B**, **D** e **C+E**, como demonstrado na Figura 34, mas apenas uma hipótese deve retratar a história evolutiva do grupo.

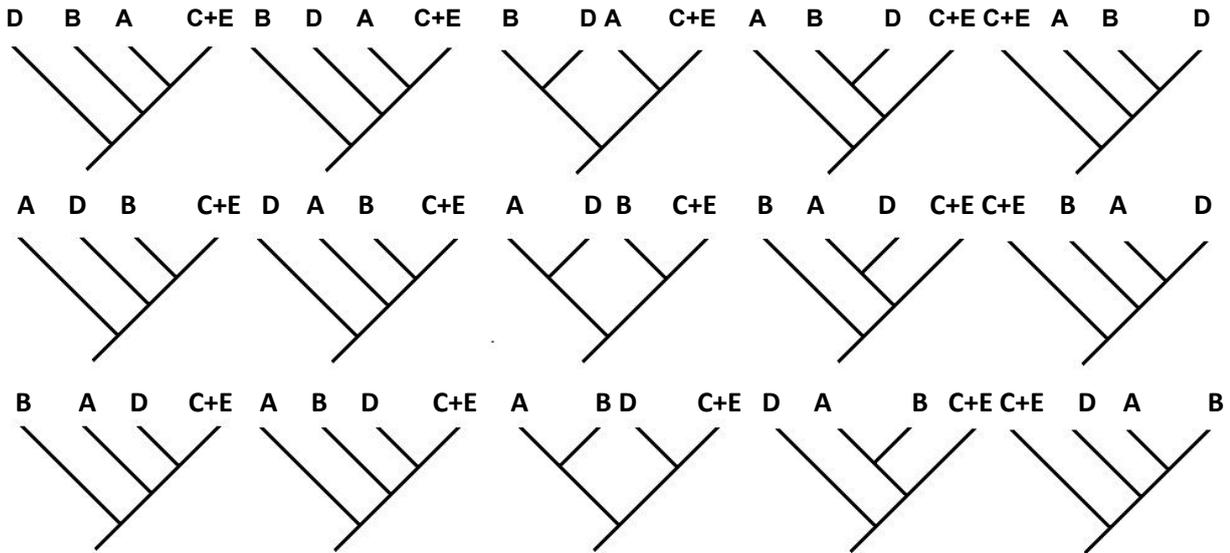


Figura 34 – Hipóteses possíveis de relação de parentesco entre os táxons A, B, D e C+E.

Na Figura 35 observa-se que as espécies **B** e **D** têm as extremidades das mandíbulas escuras, enquanto nas outras espécies as extremidades das mandíbulas são claras, ou seja, o caráter *coloração das extremidades das mandíbulas* tem dois estados: claro e escuro, mas como no grupo externo as extremidades das mandíbulas são claras, então este é o estado plesiomórfico (*c*). Logo, a extremidade da mandíbula escura é uma sinapomorfia (*c'*) para **B** e **D**, que ancora uma hipótese de ancestralidade comum para esses táxons que, assim, formam outro grupo monofilético.

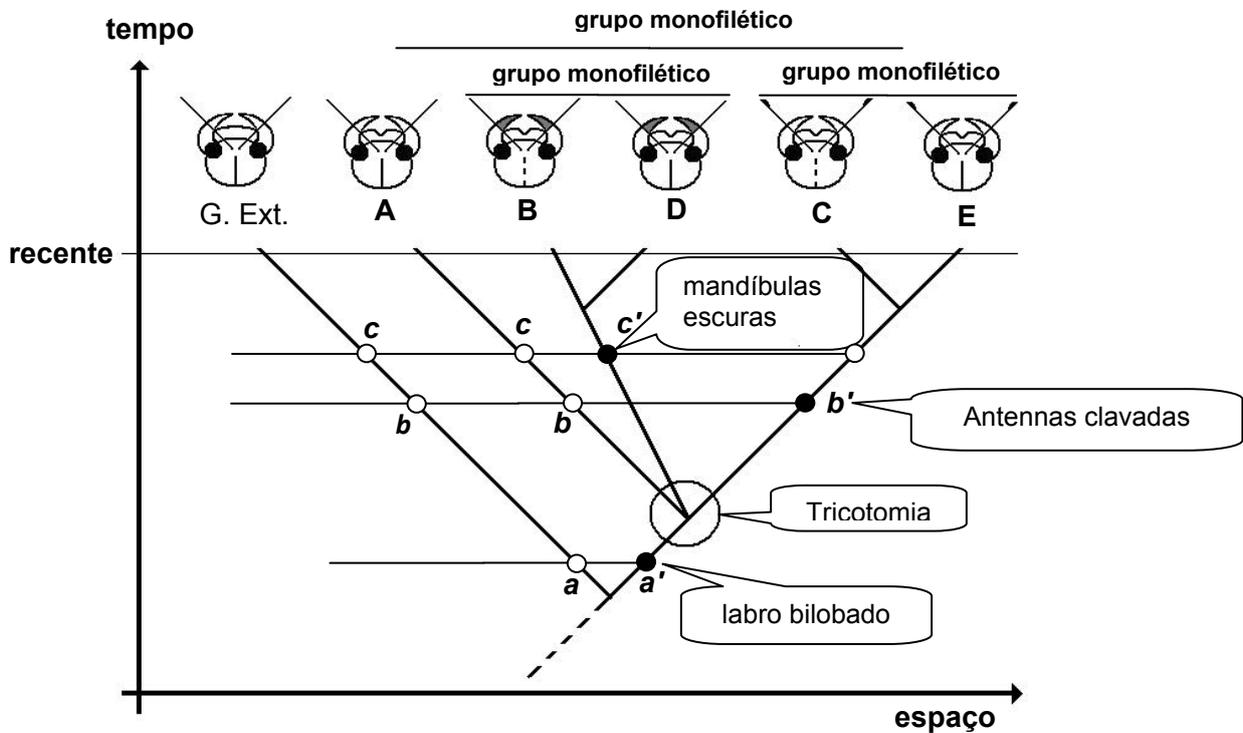


Figura 35 – Resolução das relações de parentesco entre os táxons A, B, C, D e E: formação de grupos monofiléticos por compartilhamento de sinapomorfias.

Com o esclarecimento da relação entre mais dois táxons (**B** e **D**) passamos de uma politomia para uma tricotomia, ou seja, reduzimos de 15 hipóteses de relação de parentesco para três, isso nos informa o quanto vale uma sinapomorfia dentro de uma filogenia. A tricotomia é formada pelas linhagens de **A**, **B+D** e **C+E**. As três hipóteses são as seguintes: 1) **A** como a espécie mais basal e irmã do grupo ((**B+D**)) + ((**C+E**)); 2) (**B+D**) como o grupo mais basal e irmão de (**A** + (**C+E**)); 3) (**C+E**) como o grupo mais basal e irmão de (**A** + (**D+B**)) (Figura 36).

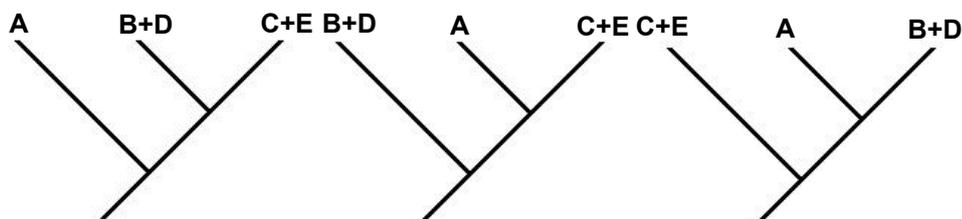


Figura 36 – Hipóteses de relação de parentesco para os táxons **A**, **B+D** e **C+E** em tricotomia.

A Figura mostra as três hipóteses possíveis de relação de parentesco para os três táxons em tricotomia. O que decidirá qual hipótese é a mais provável será a descoberta de estados de caracteres sinapomórficos entre dois desses três táxons. As espécies **B**, **C**, **D** e **E** têm em comum um caráter comportamental que ocorre apenas entre elas: todas as suas larvas ficam agrupadas sob as folhas de sua planta hospedeira durante a noite, enquanto que as larvas da espécie **A** permanecem isoladas nos mais diversos locais da planta hospedeira. As larvas do(s) grupo(s) externo(s) têm o mesmo comportamento da espécie **A**, assim, o comportamento não-gregário das larvas durante a noite é simplesiomórfico (*d*), enquanto o comportamento gregário é sinapomórfico (*d'*). Então, há uma hipótese de ancestralidade comum para as espécies **B**, **D** e **C** e **E** que, assim, compõem outro grupo monofilético (Figura 37).

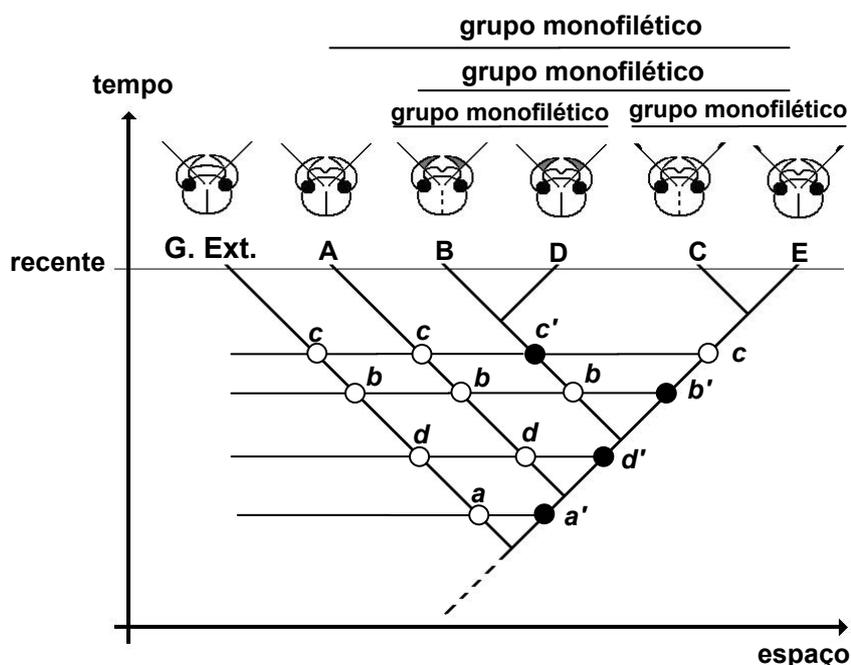


Figura 37 - Resolução das relações de parentesco entre os táxons **A**, **B**, **C**, **D** e **E**: formação de grupos monofiléticos por compartilhamento de sinapomorfias.

A filogenia para as espécies **A**, **B**, **C**, **D** e **E** está expressa através de um dendograma ramificado onde os elementos da extremidade superior são seres vivos (vivos ou extintos), os quais estão relacionados por ancestralidade comum, segundo o critério empregado, que é o método filogenético de Hennig. A este tipo de dendograma, damos o nome de **cladograma**. Todo cladograma, portanto, expressa uma filogenia, onde são mostradas as relações de parentesco para um grupo de espécies ou grupo de táxons supra-específicos. Essas relações no seu conjunto determinam uma topologia que, para o caso da presente Figura, pode ser descrita como: A é a espécie mais basal do grupo, sendo irmã de **B**, **C**, **D**, **E**; **B** e **D** formam um grupo-irmão, assim como **C** e **E**, os quais são grupos-irmãos entre si. A topologia pode também ser expressa da seguinte forma: **(A + ((B + D) + (C + E)))**.

Para chegarmos à proposta de filogenia para o grupo de organismos eleitos, seguimos um protocolo metodológico, o qual pode ser dividido nos seguintes passos:

- 1) Os organismos eleitos estavam reunidos em um grupo taxonômico identificado segundo um atributo comum a todas as espécies que dele faziam parte e que, mais tarde, determinaria o seu monifiletismo;
- 2) As relações de parentesco entre as espécies, até então desconhecidas, foram expressas através de uma politomia;
- 3) Foram identificados caracteres com estados alternativos entre as espécies do grupo;
- 4) Os estados de caracteres foram polarizados no grupo externo, sendo determinada a sua direcionalidade: simplesiomórfico e sinapomórfico;
- 5) As sinapomorfias foram plotadas no cladograma determinando grupos monofiléticos, solucionando gradativamente as relações de parentesco.

Obviamente, fazer uma proposta de filogenia para um determinado grupo de organismos não é uma tarefa tão simples e exige um nível de organização mais complexo. Uma maneira de facilitar as coisas é elaborar uma matriz de dados onde os táxons são posicionados nas linhas e os caracteres são postos nas colunas. Nas células da matriz devem constar os estados de caracteres. O Quadro 3 traz um resumo do exemplo estudado.

Quadro 3 – Matriz de dados para os táxons A, B, C, D, E com estados polarizados no grupo externo.

Táxons	Caráter A	Caráter B	Caráter C	Caráter D
<i>G. Externo</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
<i>A</i>	<i>a'</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
<i>B</i>	<i>a'</i>	<i>b</i>	<i>c'</i>	<i>d'</i>
<i>C</i>	<i>a'</i>	<i>b'</i>	<i>c</i>	<i>d'</i>
<i>D</i>	<i>a'</i>	<i>b</i>	<i>c'</i>	<i>d'</i>
<i>E</i>	<i>a'</i>	<i>b'</i>	<i>c</i>	<i>d'</i>

O exemplo desenvolvido mostrou a existência de dois tipos de semelhanças de estados de caracteres: semelhanças simplesiomórficas e semelhanças sinapomórficas. Ficamos sabendo que apenas as semelhanças sinapomórficas servem para inferirmos relações de parentesco, uma vez que são indicadoras de ancestralidade comum. No exemplo estudado também observamos que todas as sinapomorfias se ajustaram perfeitamente umas às outras, ou seja, as sinapomorfias não geraram conflitos entre si. Todavia, há outros tipos de semelhança, geradas pelos conflitos

estabelecidos pelas sinapomorfias, e que são denominadas semelhanças **homoplásticas** ou **homoplasias**. Para exemplificar como identificamos as semelhanças homoplásticas, vamos tomar a matriz de dados do Quadro 4, envolvendo os táxons **M, N, O** e construir um cladograma.

Quadro 4 - Matriz de dados para os táxons M, N, O, cujos estados foram polarizados no grupo-externo (plesiomorfia = 0, apomorfia = 1).

Táxons	Caracteres			
	1	2	3	4
G. Ext.	0	0	0	0
M	1	0	1	0
N	1	1	1	1
O	1	1	0	1
Total	3	2	2	2

Na última linha da matriz consta a generalidade de cada caráter, que corresponde à soma das apomorfias presentes em cada um deles. O caráter 1 no estado 1, denotado por 1(1), é o que tem a maior generalidade e reúne em uma tricotomia os táxons M, N, O (Figura 38 A). Como todos os demais caracteres têm a mesma generalidade, vamos plotar o caráter 2, que determina um grupo monofilético formado por N+O (Figura 38 B). Note, agora, que para plotar o caráter 3(1), no cladograma, temos que admitir dois surgimentos para ele, um em M e outro em N, se estivermos determinados a manter a monofilia de N+O (Figura 38 C). Neste caso, a semelhança apomórfica presente em M e N não é uma evidência de ancestral comum, mas uma homoplasia.

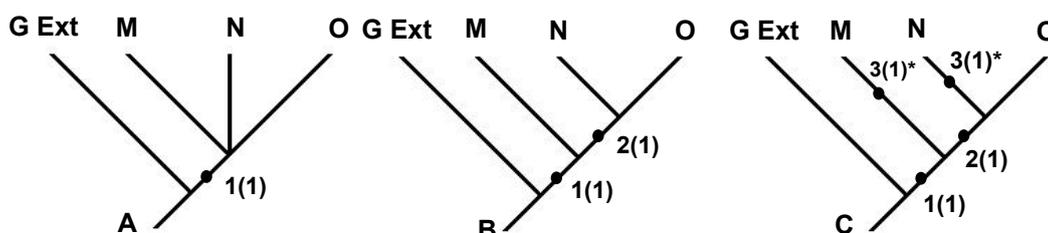


Figura 38 – Construção de cladogramas. Semelhança homoplástica(em asterisco).

Entretanto, se nossa confiança no caráter 3 for maior que a confiança que depositamos no caráter 2, então o caráter 3 no estado 1, 3(1), será uma sinapomorfia, ou seja, uma evidência de ancestralidade comum e determinará um grupo monofilético (M+N). O caráter 2 no estado 1, 2(1), determinará uma semelhança homoplástica (Figura 39 A). Diante do exposto até agora, concluímos que o caráter 2(1) e 3(1) estão em conflito, pois se um for admitido como sinapomórfico, o outro, necessariamente, será homoplástico. Então, como será que se resolve isso? Quem é sinapomórfico e quem é homoplástico? Vamos avançar.

A conclusão será dada através da congruência que um dos dois caracteres, 2 ou 3, estabelecer com um outro caráter. Neste caso, o caráter 2(1) é congruente com o caráter 4(1), logo, temos que admitir que 2(1) é sinapomórfico e 3(1) homoplástico (B). Note que o que determinou a sinapomorfia do caráter 2(1) foi a congruência que este apresentou com o caráter

4(1). Assumir a sinapomorfia do caráter 2(1) tornou o cladograma mais parcimonioso, porque determinou um número menor de passos evolutivos (5 passos) para a topologia obtida, enquanto assumir a sinapomorfia do caráter 3(1) torna os cladogramas (figura 39 C) menos parcimoniosos, porque determinam um número maior de passos. Logo, assume-se que o cladograma da figura 39 B é a melhor opção.

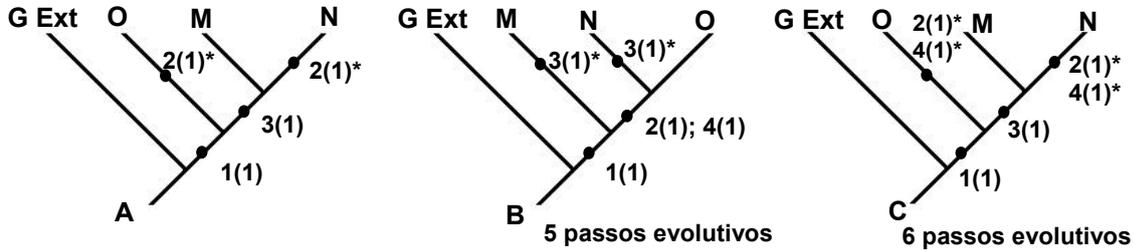


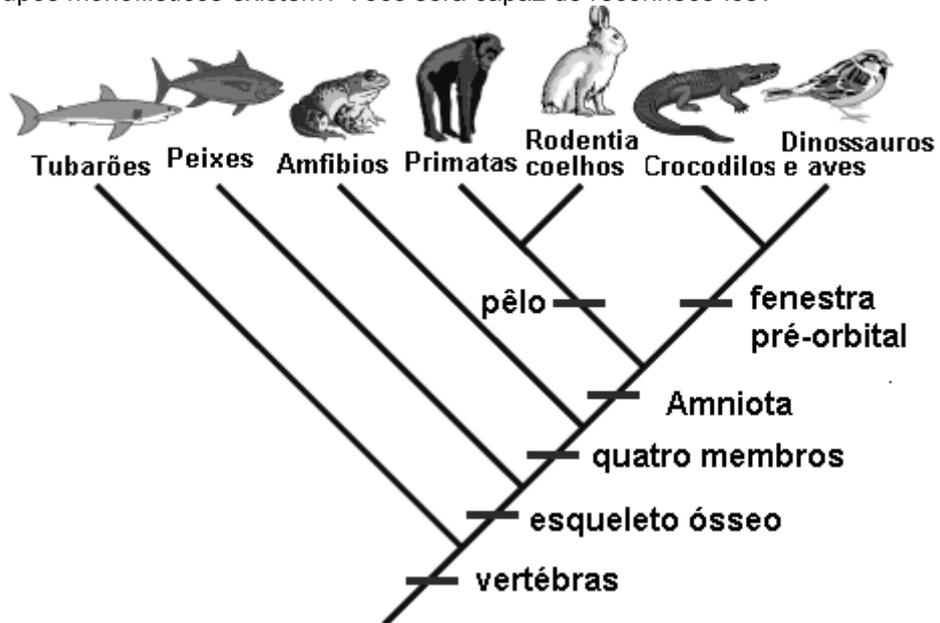
Figura 39 – Construção de cladogramas. Determinação de homoplasias: congruência e incongruência de caracteres.

As homoplasias mostram quem nem todas as supostas homologies determinadas na polarização dos estados de caracteres são verdadeiras. A análise de congruência entre estados de caracteres é um meio de testar as homologies admitidas, primariamente, na composição da matriz de dados.

:: ARREGAÇANDO AS MANGAS!! ::



A figura abaixo mostra uma proposta de relação de parentesco filogenético para os grandes grupos de vertebrados. Quais são as sinapomorfias que você observa e quais seriam provavelmente os estados simplesiomórficos? Quantos grupos monofiléticos existem? Você será capaz de reconhecê-los?



http://portaldoprofessor.mec.gov.br/storage/discovirtual/aulas/588/imagens/patterns_intro.gif

No cladograma acima determine um grupo parafilético, identificando o caráter (e o seu estado) responsável.

4. CONSTRUÇÃO DE CLADOGRAMAS

4.1 MÉTODO MANUAL (ORTODOXO DE HENNIG)

Vamos agora avançar mais um pouco na construção de cladogramas a partir de um exemplo mais complexo, expresso através da matriz de dados do Quadro 5.

Quadro 5 – Matriz de dados polarizados (plesiomorfias = 0, apomorfias = 1)

Táxon	Caracteres									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
G Ext	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Q	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0
R	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
S	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
T	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0
U	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1
V	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1
W	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1
Total	4	3	2	2	1	2	6	1	7	3

O caráter de maior generalidade é o 9(1), o qual ancora uma hipótese de ancestralidade comum para o grupo de espécies estudado. Porém, as relações internas dentre as espécies do grupo são desconhecidas e isso está expresso na politomia da Figura 40 (A). Vamos iniciar a construção do cladograma, plotando na politomia o caráter 7(1), que agora é o caráter de maior generalidade. Quando fazemos isso, observamos que a espécie S fica fora da politomia e assume a posição de táxon mais basal do grupo (B). A posição de S dá a esta espécie a condição de grupo-irmão de todas as demais espécies do grupo. Note, ainda, que as sinapomorfias são eventos angênéticos, e sua posição na filogenia nos permite inferir os fenômenos de cladogênese, representados pelo símbolo (▼).

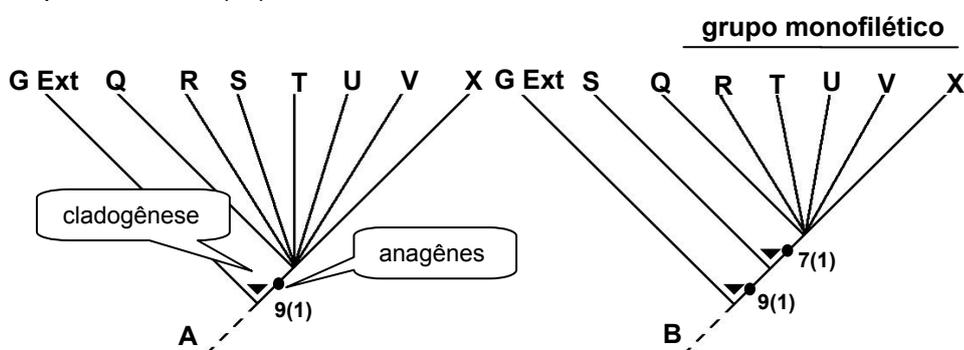


Figura 40 – Construção de cladograma. Plotagem a partir dos caracteres de maior generalidade.

Seguindo a generalidade dos caracteres, o caráter 1(1) é o próximo a ser plotado na politomia. Após fazermos essa operação, observamos que as espécies Q e R ficaram excluídas da politomia e assumem uma posição mais basal em relação às outras espécies, passando a

compor um grupo monofilético, com base no compartilhamento do caráter 1(1) - sinapomorfia. Seguindo a generalidade dos caracteres, observamos que os caracteres 2(1) e 10(1) têm a mesma generalidade e estão em conflito entre si, pois o caráter 2(1) reúne os táxons T, U, V e o caráter 10(1) reúne os táxons U, V, W. Como você já sabe, quando dois caracteres estão em conflito isso representa que apenas um deles é sinapomórfico. A Figura 41 mostra essas duas possibilidades.

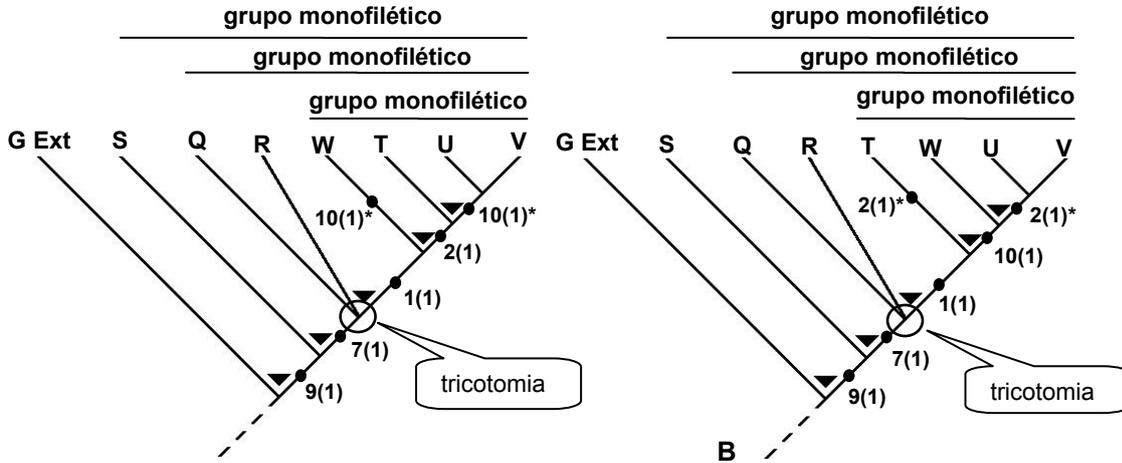


Figura 41 – Construção de cladogramas. A - Caráter 2(1) sinapomórfico e 10(1) homoplástico. B - Caráter 10(1) sinapomórfico e 2(1) homoplástico.

Como podemos observar, os dois cladogramas têm o mesmo número de passos evolutivos: seis. Isso nos informa que os dois cladogramas são igualmente parcimoniosos e devem ser usados conjuntamente na plotagem dos demais caracteres. Caracteres homoplásticos podem ser otimizados e isso equivale a buscar outra generalidade para o caráter no cladograma. Um dos procedimentos de otimização é denominado ACCTAN (*Accelerate the Evolutionary Transformation of a Character*). O procedimento ACCTAN antecipa o surgimento da sinapomorfia e assinala a condição de reversão para o estado plesiomórfico aos ramos onde ela não estava presente. Vamos, então, verificar como ficam os cladogramas com a aplicação do procedimento ACCTAN (Figura 42).

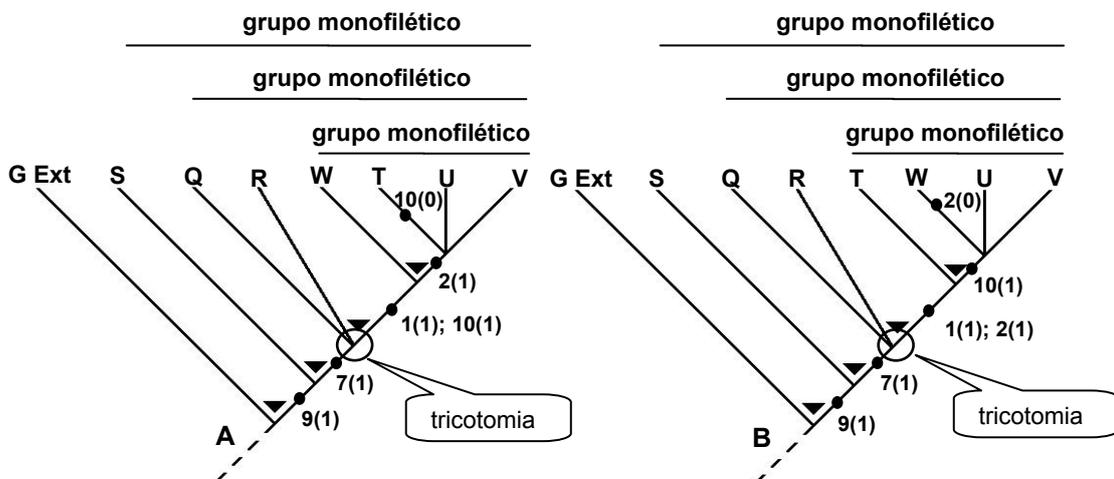


Figura 42 – Construção de cladogramas. A – Procedimento ACCTAN aplicado ao caráter 10(1). B- Procedimento ACCTAN aplicado ao caráter 2(1).

DELTRAN é outro tipo de procedimento de otimização, cujo objetivo é também buscar outro nível de generalidade para o caráter. Ele é o oposto do procedimento de otimização ACCTAN, ou seja, equivale a ir de um caráter sinapomórfico onde pelo menos um dos táxon do grupo tem este caráter no estado plesiomórfico e otimizá-lo para dois ou mais surgimentos homoplástico, ou seja, é otimizar os caracteres 10(1) e 2(1), presentes na Figura 43 (A e B), para a condição presente nos cladogramas da Figura 42 (A e B).

Após a aplicação do procedimento ACCTAN, demonstrado na figura anterior, verificamos que os cladogramas se mantêm com o mesmo número de passos: seis. Então, temos agora quatro cladogramas igualmente parcimoniosos e, assim, todos eles devem ser usados na plotagem dos demais caracteres, até que um dos cladogramas apresente menor número de passos. Desta forma, vamos continuar o processo de construção do cladograma. Os próximos caracteres com maior generalidade são os caracteres 3(1), 4(1) e 6(1), todavia, como os dois últimos ocorrem nos mesmos táxons, concluímos que não estão em conflito e, assim, podem ser plotados conjuntamente (Figuras 59 e 60).

A inclusão dos caracteres 4(1) e 6(1) nos cladogramas esclareceu uma tricotomia formada pelos táxons Q, R e (TUVW), presente em todos eles. O próximo caráter a ser plotado é o caráter 3(1), o qual está presente nos táxons T e U, conforme matriz de dados do Quadro 5. Duas questões são colocadas: quantos passos ele determinará nos cladogramas? De que forma ele promoverá alterações nas topologias? Como exposto na Figura anterior A, tanto faz otimizá-lo pelo procedimento ACCTAN como DELTRAN, pois ele acrescentará dois passos ao cladograma, totalizando 10. No cladograma B, o procedimento DELTRAN gera 2 passos, totalizando 10, enquanto que no ACCTAN gera 3 passos, totalizando 11. Portanto, é mais parcimonioso adotar o primeiro procedimento.

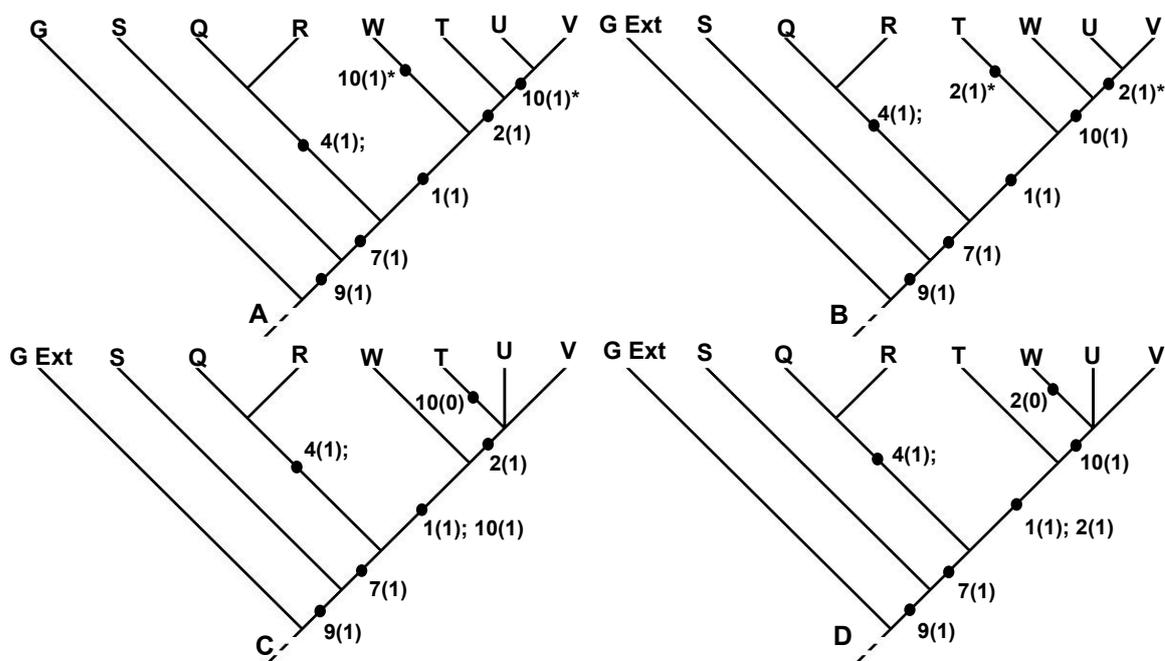


Figura 43 – Construção de cladogramas. A e B procedimento DELTRAN. C e D procedimento ACCTAN.

No cladograma 13 C, o caráter 3(1) resolve a tricotomia formada pelos táxons T, U e V e determina outra topologia, acrescentando-se apenas um passo, totalizando 9 passos. Por fim, no cladograma D, aplicando-se o procedimento DELTRAN, são gerados dois passos no cladograma, mas a tricotomia não é resolvida. Aplicando-se o procedimento ACCTTRAN, dois passos são acrescentados ao cladograma e a tricotomia formada pelos táxons W, U e V é resolvida, uma vez que a reversão do caráter à condição plesiomórfica passa a reunir em um grupo monofilético os táxons V e W, estabelecendo outra topologia para o cladograma. Concluímos, então, que a plotagem do caráter 3(1) no cladograma 13 C determina um cladograma mais parcimonioso (Figura 44).

Finalmente, cabe plotar os caracteres 5(1) e 8(1) que têm a menor generalidade, pois cada um ocorre apenas em um táxon, respectivamente, Q e T. Note que os caracteres acrescentarão dois passos ao cladograma, mas a topologia permanecerá inalterada. Com isso, através do cladograma presente na figura 61, finalizamos sua construção, estabelecendo uma proposta filogenética para as relações entre os táxons Q, R, S, T, U, V e W. Cabe ainda esclarecer que caracteres apomórficos não compartilhados, como 5(1) e 8(1), são denominados autapomorfias. As autapomorfias constituem os caracteres diagnósticos dos táxons, ou seja, têm grande valor na identificação, mas não esclarecem relações de parentesco.

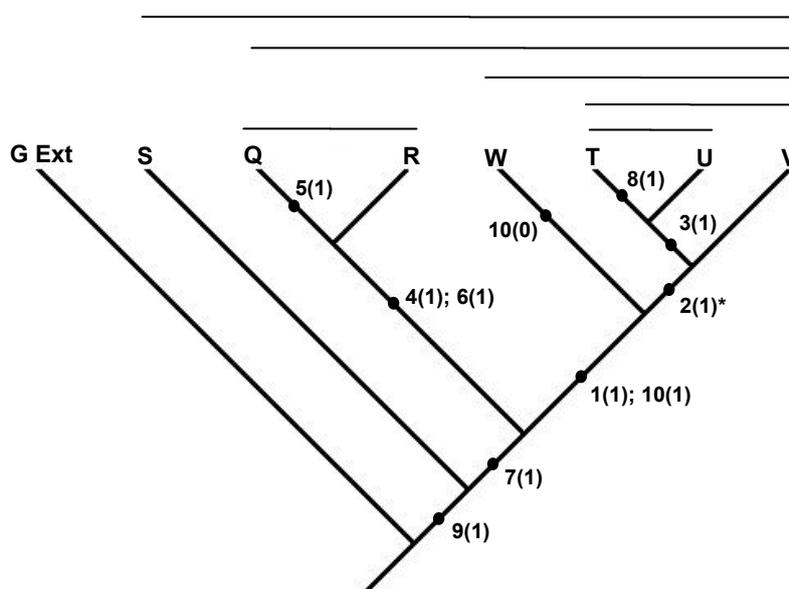


Figura 44 – Cladograma para os táxons Q, R, S, T, U, V, W; comprimento = 11; índice de consistência = 0,9 (traços horizontais delimitam grupos monofiléticos).

Uma maneira de medir a proporção das homoplasias (ou de caracteres não-sinapomórficos) na filogenia é calcular o índice de consistência, que pode ser obtido pela fórmula: $IC = m/s$, onde m é o número mínimo de passos e s o número efetivo de passos. O número mínimo de passos é 10, pois equivale considerar que nenhum dos caracteres é homoplástico. Esse dado pode ser obtido apenas observando a matriz de dados. Já o número efetivo de passos reflete o comportamento efetivo dos caracteres expresso no cladograma, ou seja, o número de passos: 11. Assim, o índice de consistência é 0,90 ou 90%, que equivale a dizer que 10% dos caracteres não são sinapomórficos. O índice de consistência varia de 1 a 0 (ou de 100% a 0%), embora seja irreal um índice de consistência igual a 0 (zero).

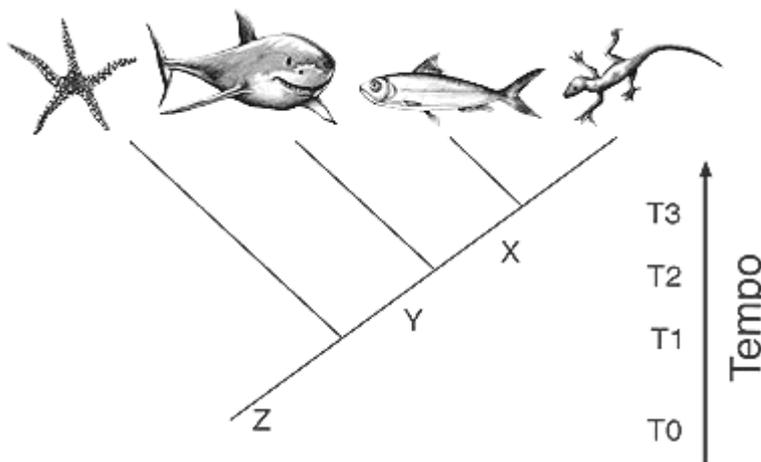
O índice de consistência pode também ser calculado para cada caráter, seguindo o mesmo critério de cálculo. Cabe, ainda, esclarecer que as autapomorfias, não sendo estados de caracteres

compartilhados, provocam uma distorção no índice de consistência, elevando-o. De um modo geral as autapomorfias, como não esclarecem relações de parentesco, são não-informativas para este propósito e, segundo algumas opiniões, deveriam ser excluídas da análise, assim, se adotássemos esse procedimento, o índice de consistência seria 0,88 ou 88%.

:: ARREGAÇANDO AS MANGAS!! ::

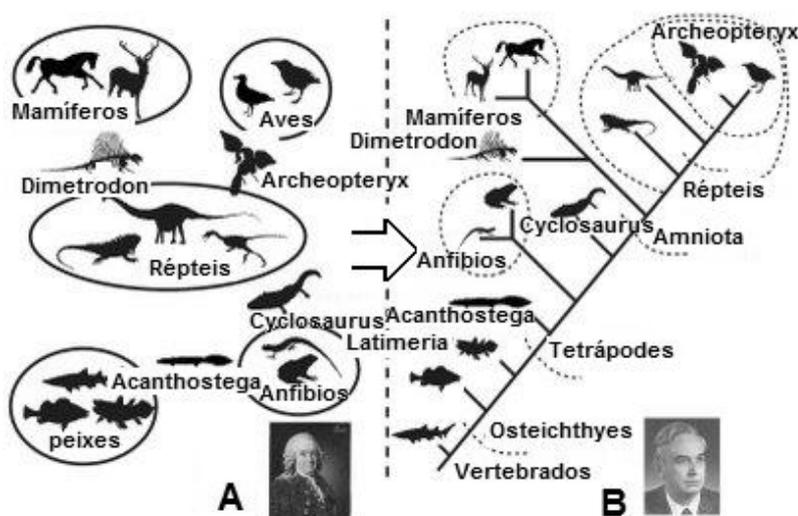


No cladograma abaixo está exposta uma proposta de relação de parentesco entre estrela-do-mar, tubarão, sardinha e lagartixa (Z, Y e X são os ancestrais). Em termos de relação de parentesco podemos dizer que o tubarão está mais próximo do táxon



http://www.educacaopublica.rj.gov.br/oficinas/ed_ciencias/peixes/porque/organizando_agrupamentos_taxonomicos.html

Na imagem abaixo alguns animais são reunidos em sistemas de classificação segundo o método desenvolvido por Linnaeus e Hennig. Quais as principais diferenças que você consegue identificar?



[http://3.bp.blogspot.com/H7Z3Pxe4OaU/SReXt0CqeLI/AAAAAAAAIsg/t0gyuAWgiQI/s400/Classification_Linnaeus_vs_Hennig_\(in_Mateus_2008\).JPG](http://3.bp.blogspot.com/H7Z3Pxe4OaU/SReXt0CqeLI/AAAAAAAAIsg/t0gyuAWgiQI/s400/Classification_Linnaeus_vs_Hennig_(in_Mateus_2008).JPG)

4.2 MÉTODO MANUAL (MATRIZ DE CONGRUÊNCIA E INCONGRUÊNCIA DE CARACTERES)

O método de construção manual que acabamos de apresentar serviu como um modelo para apresentar conceitos e problemas que comumente ocorrem na elaboração de uma filogenia. Mas construir cladogramas desta forma é extremamente exaustivo e pode se tornar praticamente impossível se trabalharmos com um número razoável de táxons que apresentem vários caracteres em conflito. Como vimos, o conflito apenas entre dois caracteres determinou que trabalhássemos conjuntamente com quatro cladogramas, imagine se tivéssemos que trabalhar com um número maior de caracteres em conflito. Mas o método manual pode ser mais produtivo se adotarmos alguns procedimentos que serão apresentados no exemplo a seguir, o qual nos permitirá, também, introduzir novos conceitos.

Na Figura 45 são apresentados exemplares representantes de oito espécies de um gênero fictício que chamaremos de *Licsarella*. Esse gênero tem como caráter diagnóstico o processo cefálico truncado, que o difere de outro gênero da mesma tribo, cujo processo cefálico é pontiagudo. Os estados de caracteres serão polarizados no espécime do grupo externo, representado na mesma figura. Na matriz de dados, os estados de caracteres plesiomórficos serão codificados como 0 (zero) e os estados apomórficos como 1 (um) ou 2(dois). O cladograma final será elaborado a partir da construção de uma tabela de congruência e incongruência de caracteres. As estruturas morfológicas abordadas estão indicadas na Figura 46.

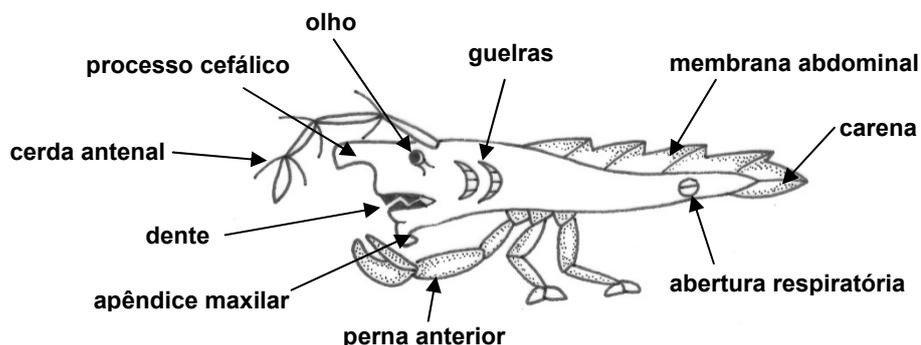
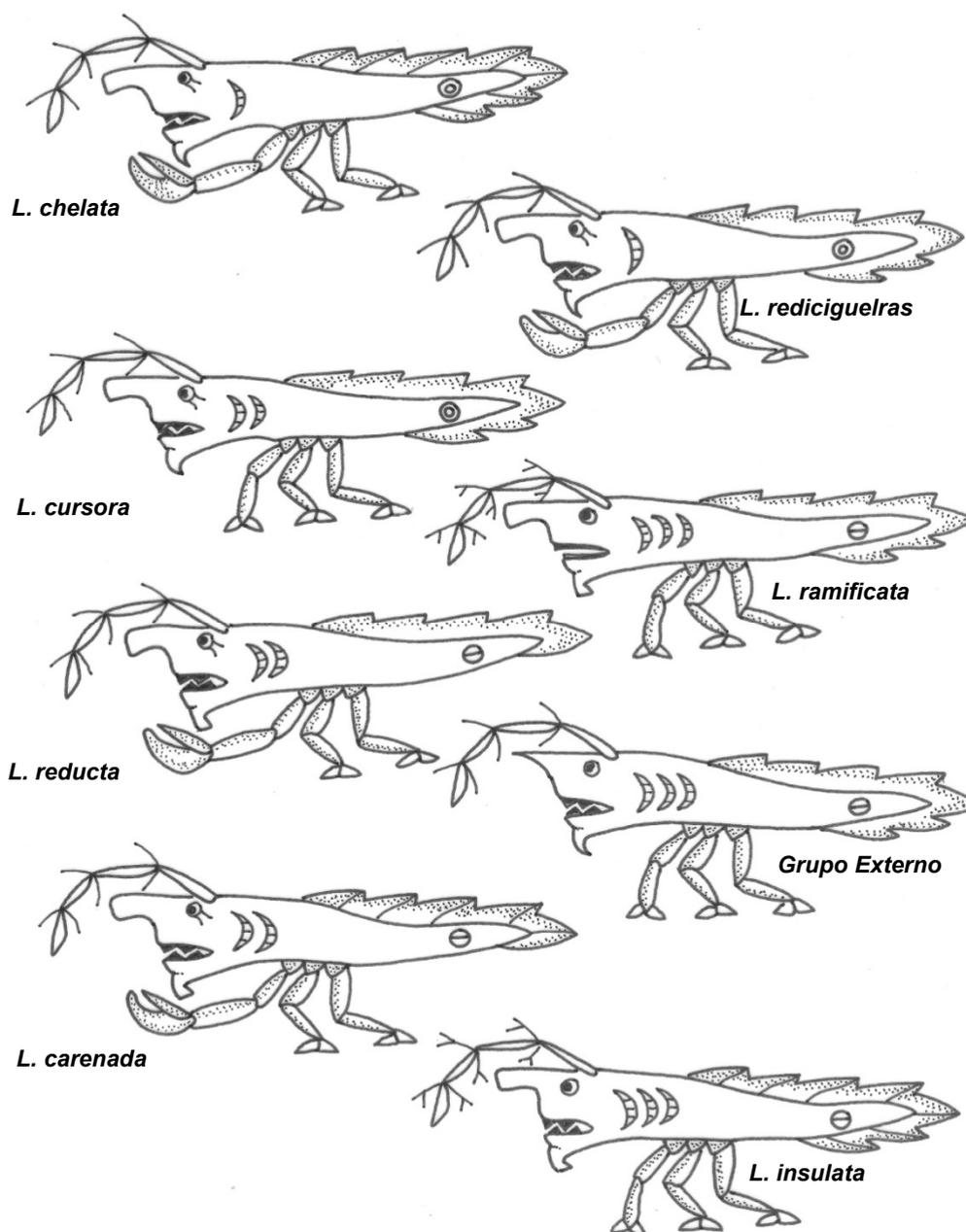


Figura 45 – Caracteres morfológicos de um espécime do gênero *Licsarella*.

Reconhecimento dos caracteres e codificação de seus estados

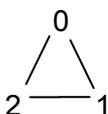
- 1) Processo cefálico: (0) pontiagudo; (1) truncado.
- 2) Olho; (0) sésil (1) pedunculado.
- 3) Cerdas antenais: (0) simples; (1) ramificada.
- 4) Dentes: (0) serrado; (1) laminado.
- 5) Apêndice maxilar: (0) pontiagudo; (1) truncado.
- 6) Número de guelras: (0) três; (1) duas; (2) uma.
- 7) Pernas anteriores: (0) cursoras; (1) raptoras.
- 8) Aspecto da membrana abdominal: (0) liso; (1) com carenas.
- 9) Extensão da membrana abdominal: dorsal (0); dorsal e ventral (1).
- 10) Abertura respiratória: (0) fendida; (1) circular.

Figura 46 – Espécies do gênero *Licsarella*

Quadro 6 – Matriz de caracteres

Táxons	Caracteres									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Grupo Externo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. carenada</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0
<i>L. chelada</i>	1	1	0	0	0	2	1	1	0	1
<i>L. cursora</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>L. insulada</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0
<i>L. ramificada</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>L. rediciguelras</i>	1	1	0	0	0	2	1	0	0	1
<i>L. reducta</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0
Total	7	5	2	1	4	5/2	4	3	2	3

Todos os caracteres analisados anteriormente eram binários (0 - 1), ou seja, os caracteres tinham dois estados, levando ao acréscimo de um passo na contagem do comprimento do cladograma. Todavia, o caráter 6 tem três estados (0, 1, 2), ou seja, acrescenta dois passos. Caracteres com este são denominados multiestados e podem ser classificados em ordenados e não ordenados. O ordenamento indica como os estados estão dispostos um em relação ao outro e, no caso do caráter 6, há três possibilidades de ordenamento: 0 - 1 - 2; 1 - 0 - 2; 0 - 2 - 1. A polarização determina a direção da série de transformação e, com isso, o número de possibilidades se amplia, tanto que, para o caso do caráter 6, a polarização poderia determinar até nove possibilidades: três para o primeiro ordenamento: a) 0→1→2; b) 0←1←2; c) 0←1→2; três para o segundo ordenamento: d) 1→0→2; e) 1←0←2; f) 1←0→2; três para o terceiro ordenamento: g) 0→2→1; h) 0←2←1; i) 0←2→1. Não ordenar esses estados de caráter equivale a informar que a série de transformação pode assumir qualquer direção a partir de qualquer estado:



No caso do caráter 6, uma vez polarizado e assumindo que o número 0 (zero) codifica o estado mais plesiomórfico, ficaríamos com uma das três possibilidades, dependendo do ordenamento definido, ou seja: 0→1→2 ou 0→2→1 ou 1←0→2. No caso do caráter analisado, é mais plausível admitir que houvessem três guelras, tendo o curso da evolução reduzido para duas e depois para uma. Veja que esta postura define um ordenamento, o que não deixa de ser uma arbitrariedade. Nos métodos computacionais, que veremos no final do texto, em geral é mais prudente não ordenar os caracteres multiestado e deixar que isso seja definido pela parcimônia.

Os caracteres multiestado podem determinar séries de transformações lineares ou ramificadas. Na Figura 47 (A), estão representadas as três formas possíveis de cerdas de um determinado grupo de espécies de inseto: simples, ramificada e multiramificada. A polarização e o ordenamento determinaram uma série de transformação linear com dois estados sucessivamente mais apomórficos. Supondo que os estados estejam presentes, respectivamente, nas espécies M, N, O, o cladograma gerado será: M + (N+O), conforme Figura 48 A. Note que o caráter no estado (1) não é uma apomorfia para N, mas uma sinapomorfia para N e O. Como o caráter no estado (2) derivou do estado (1), o táxon O que o tem, tem também o estado menos derivado, o estado (1).

Na mesma Figura (B), outro estado de caráter é acrescentado à série e o mais plausível agora seria admiti-lo em uma série de transformação ramificada, já que seria difícil determinar a posição das duas formas de pelo multiramificado em uma série linear. Supondo que os estados estejam presentes, respectivamente, nas espécies M, N, O, P, o cladograma gerado será: M + (N+O+P). Para melhor compreensão e facilitar a inclusão do caráter na matriz, o mesmo será desdobrado em dois (1 e 2). O caráter 1 segue em sequência até o ramo superior da série ramificada e o caráter 2 até o ramo inferior. Note que para o caráter 1 o táxon P não tem o estado (2), mas como ele é derivado do mesmo estado (1), o táxon recebe esta codificação, sendo o mesmo raciocínio aplicado para o caráter 2.

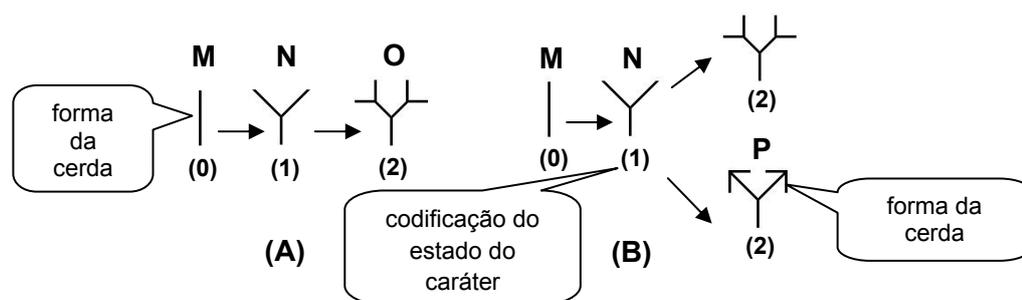


Figura 47 – Séries de transformação: (A) linear, (B) ramificada.

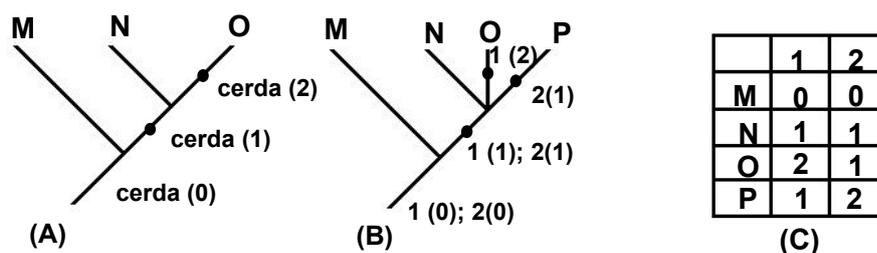


Figura 48 – Cladogramas de série linear (A), Cladograma de série ramificada (B), Matriz de caracteres (C).

Agora que foi explicado como lidar com os caracteres multiestado, vamos retomar nosso exercício. Não adotaremos o procedimento anterior de plotar os caracteres na politomia a partir do maior nível de generalidade, porque sabemos os problemas que isso pode gerar. Vamos começar construindo uma **matriz de congruência e incongruência de caracteres**, que possibilitará avaliar, antes da construção do cladograma, que caracteres estão em conflito. Em resumo, se dois caracteres não estão em conflito, então eles são congruentes e se estão em conflito, são incongruentes. Mas como definir a congruência e incongruência de caracteres?

A congruência pode ser de dois tipos: **inclusão total** ou **exclusão total**. Dois caracteres são congruentes por inclusão total quando todos os táxons reunidos pelo caráter de menor generalidade determinam um conjunto que está contido no conjunto definido pelo caráter de maior generalidade, por exemplo: os caracteres 2 e 1 são congruentes entre si, pois todos os táxons reunidos pelo caráter 2(1) determinam um conjunto que está contido no conjunto de táxons definido pelo caráter 1(1).

Dois caracteres são congruentes entre si por exclusão total, quando os dois conjuntos de táxons determinados por eles não têm elementos comuns (táxons). Por exemplo, os caracteres 2(1) e 3(1), são congruentes por exclusão total, pois os conjuntos de táxons definidos por eles não têm elementos comuns (táxons).

A incongruência entre dois caracteres é estabelecida quando parte dos elementos (táxons) de um dos conjuntos é também elemento do outro. Então, a partir dessas informações, vamos iniciar a construção de nossa matriz de congruência e incongruência de caracteres, informando que todo caráter é congruente consigo mesmo e que todo caráter autapomórfico é congruente com todos os demais.

Quadro 7 – Matriz de congruência e incongruência de caracteres (A= autapomorfia; S= sinapomorfia; H= homoplasia).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	ΣI	ΣC	Análise	
1	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	0	10	S	
2	C	C	C	C	I	C	C	I	C	C	2	8	S	
3	C	C	C	C	C	C	C	I	C	C	1	9	S	
4	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	0	10	A	
5	C	I	C	C	C	I	I	I	C	C	4	7	H	
6	C	C	C	C	I	C	C	I	C	C	2	8	S	
7	C	C	C	C	I	C	C	I	C	I	3	8	S	H
8	C	I	I	C	I	I	I	C	I	I	7	3	H	
9	C	C	C	C	C	C	C	I	C	C	1	9	S	
10	C	C	C	C	C	C	I	I	C	C	2	8	H	S

Os caracteres multiestado podem apresentar alguma dificuldade para nos permitir inferir congruência ou incongruência com os demais caracteres apenas por meio da visualização da matriz. Para facilitar, recomendamos que seja feito um cladograma utilizando apenas o caráter multiestado (Figura 49 A) e, a partir deste, inserir os demais caracteres. Se o caráter inserido admitir apenas mais um passo no cladograma (B) então ele é congruente com o multiestado, caso contrário, é incongruente (C).

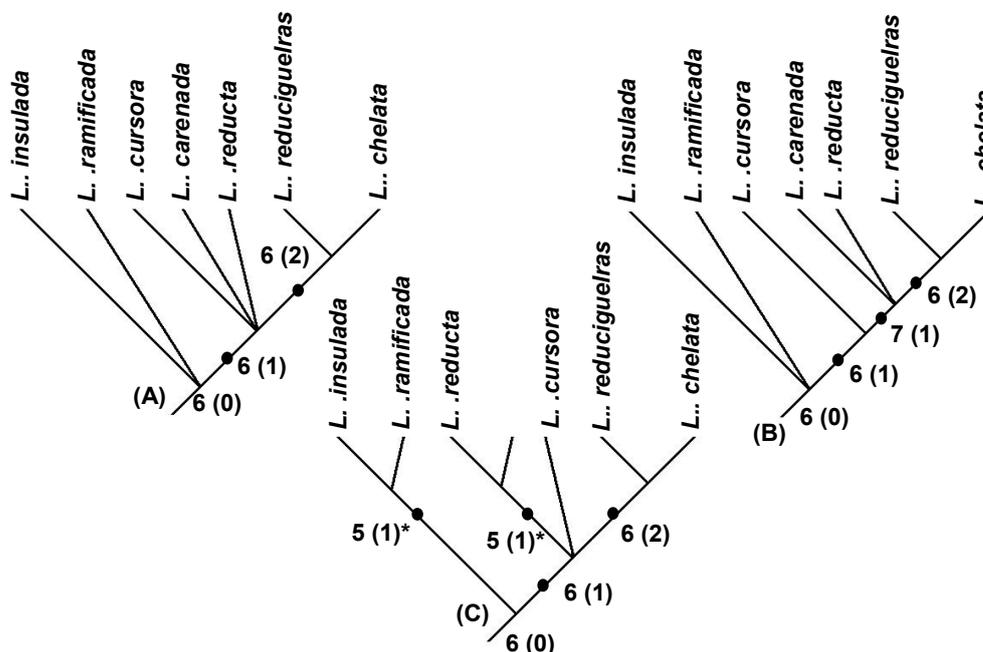


Figura 49 – Cladograma determinado pelo caráter 6 (multiestado) (A). Cladograma gerado a partir do cladograma (A) pela inserção do caráter 7(1), congruente com o caráter 6 (B). Cladograma gerado a partir do cladograma (A) pela inserção do caráter 5(1), incongruente com o caráter 6 (C).

Feita a matriz de congruência e incongruência, iniciamos a análise de caracteres. O caráter (1) é congruente com todos os demais, então é uma sinapomorfia (S). O caráter 4(1) é também congruente com todos os demais, mas é uma autapomorfia (A) e, portanto, não esclarece

relações de parentesco. Esses dois caracteres têm o menor número de incongruências na matriz. Passemos agora ao de maior número, que, no caso, é o caráter 8(1) que estabelece conflito com sete caracteres, então, decisivamente, ele é homoplástico (H).

Voltemos agora, novamente, aos caracteres com menor número de incongruências. O caráter 3(1) e o 9(1), têm uma incongruência cada, estabelecidas justamente com o caráter 8(1) e se o caráter 8(1) é homoplástico, então 3(1) e 9(1) são sinapomórficos. O próximo caráter com maior número de incongruências é o caráter 5(1), com quatro, assim, vamos assumir que este caráter é homoplástico (H). Agora, os caracteres 2(1) e 6(1) têm o menor número de incongruências, duas, porém, essas incongruências estão estabelecidas com caracteres homoplásticos, 5(1) e 8(1). Logo, inferimos que 2(1) e 6(1) são sinapomórficos.

Sobram, então, dois caracteres 7(1) e 10(1), o primeiro tem três incongruências e o segundo tem duas, mas é válida apenas a incongruência que eles têm entre si, uma vez que as outras incongruências estão estabelecidas com caracteres já decididos como homoplásticos, 5(1) e 8(1), assim, ficamos com duas alternativas: se considerarmos 7(1) sinapomórfico, 10(1) será homoplástico ou, alternativamente, se considerarmos 10(1) sinapomórfico, 7(1) será homoplástico, com isso temos dois cladogramas igualmente parcimoniosos (Figura 50).

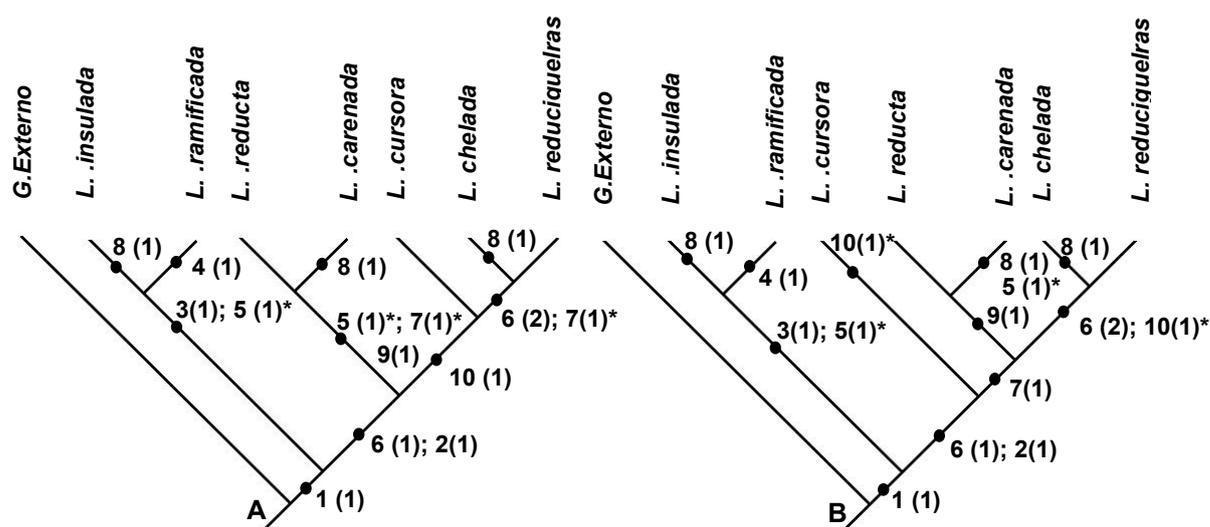


Figura 50 – Cladogramas igualmente parcimoniosos (15 passos).

Note que a divergência entre os cladogramas está no grupo irmão de *L. chelada* + *L. reduciguelras* que no Cladograma A é *L. cursora* e no Cladograma B é *L. reducta* + *L. carenada*. Quando temos uma situação como esta, podemos obter um cladograma de consenso. Existem vários tipos de cladograma de consenso, porém os mais comuns são o *cladograma de consenso estrito* e o de *consenso de maioria*. No primeiro, são mantidos apenas os grupos monofiléticos que ocorrem em todos os cladogramas, sendo os conflitos representados por politomias. No de maioria, mantêm-se os grupos monofiléticos presentes em todos os cladogramas, mais aqueles que se encontram em maioria, dentre os cladogramas igualmente parcimoniosos. No nosso caso, só podemos requisitar o cladograma de consenso estrito.

4.3 MÉTODO MANUAL (ORDENAMENTO DE MATRIZ E DIAGRAMA DE VENN)

Outra maneira de construir cladogramas sem aplicar o método de inserir caracteres na politomia a partir do de maior generalidade, é efetuar o ordenamento da matriz, ou seja, colocar colunas e linhas em ordem, de tal forma que, com uma simples visualização, possamos determinar os grupos monofiléticos e os conflitos entre caracteres. Para melhor visualização, excluímos os estados 0 e numeramos as linhas. Em seguida, ordenamos as colunas a partir dos estados de maior generalidade, que resultou na Matriz do Quadro 8.

Quadro 8 – Matriz de caracteres. Ordenamento de colunas.

Táxons	Caracteres									
	1	2	6	5	7	8	10	3	9	4
Grupo Externo										
1- <i>L. carenada</i>	1	1	1	1	1	1			1	
2 - <i>L. chelada</i>	1	1	2		1	1	1			
3 - <i>L. cursora</i>	1	1	1				1			
4 - <i>L. insulada</i>	1			1		1		1		
5 - <i>L. ramificada</i>	1			1				1		1
6 - <i>L. reduciguelras</i>	1	1	2		1		1			
7 - <i>L. reducta</i>	1	1	1	1	1				1	
Total	7	5	5/2	4	4	3	3	2	2	1

Para acompanhar o ordenamento das linhas, sugere-se que seja feita uma matriz em papel, semelhante à matriz dada. Em seguida, recortar em tiras as linhas e ordená-la segundo os passos que estão sendo indicados. O primeiro procedimento para ordenamento das linhas é deslocar a linha 1 para o final da matriz e as linhas 4 e 5 para a parte superior da matriz e, em seguida, inverter a posição da linha 2 com a 3.

Quadro 9 – Matriz de caracteres. Ordenamento de linhas.

Táxons	Caracteres									
	1	2	6	5	7	8	10	3	9	4
Grupo Externo										
4 - <i>L. insulata</i>	1			1		1		1		
5 - <i>L. ramificada</i>	1			1				1		1
3 - <i>L. cursora</i>	1	1	1				1			
2 - <i>L. chelata</i>	1	1	2		1	1	1			
6 - <i>L. reduciguelras</i>	1	1	2		1		1			
7 - <i>L. reducta</i>	1	1	1	1	1				1	
1 - <i>L. carenada</i>	1	1	1	1	1	1			1	
Total	7	5	5/2	4	4	3	3	2	2	1

Com o ordenamento obtido até agora podemos observar que o caráter 1 determina um conjunto que reúne todos os táxons e que os caracteres 2 e 6 determinam subconjuntos do conjunto determinado pelo caráter 1. Se observarmos bem, segundo este critério concluímos que

o caráter 7 se enquadra nesse raciocínio. Assim como o caráter 3 e o 9, o caráter 4 é uma autapomorfia e, como já sabemos, não define relações de parentesco. Assim, o ordenamento dessas colunas gera a matriz do Quadro 10.

Quadro 10 – Matriz de caracteres. Ordenamento de linhas.

Táxons	Caracteres									
	1	2	6	7	9	3	5	8	10	4
Grupo Externo										
4 - <i>L. insulata</i>	1					1	1	1		
5 - <i>L. ramificata</i>	1					1	1			1
3 - <i>L. cursora</i>	1	1	1						1	
2 - <i>L. chelata</i>	1	1	2	1				1	1	
6 - <i>L. reduciguelras</i>	1	1	2	1					1	
7 - <i>L. reducta</i>	1	1	1	1	1		1			
1 - <i>L. carenada</i>	1	1	1	1	1		1	1		
Total	7	5	5/2	4	2	2	4	3	3	1

Agora já podemos perceber que os caracteres 1, 2, 6, 7, 9 e 3 têm congruência entre si. Fica evidente que os caracteres que têm incongruência com a maior parte deles é homoplástico como o caráter 5, incongruente com 7, 6, 2 e ainda com o 8, o qual é, também, homoplástico, pois é incongruente com 2, 6, 7, 9, 3, 5 e ainda com o 10. Entretanto, note que o caráter 10 é congruente com todos os caracteres ordenados (área sombreada da tabela 7) exceto com o 7, isso representa que esses caracteres são incongruentes entre si, ou seja, se um for considerado homoplástico o outro será sinapomórfico. Para demonstrar, o Quadro 11 inclui o caráter 10 na área sombreada da matriz (para melhor visualização as linhas 7 e 1 foram invertidas com as de número 3 e 2).

Quadro 11 – Matriz de caracteres. Ordenamento de linhas e colunas.

Táxons	Caracteres									
	1	2	6	10	9	3	5	8	7	4
Grupo Externo										
4 - <i>L. insulata</i>	1					1	1	1		
5 - <i>L. ramificata</i>	1					1	1			1
7 - <i>L. reducta</i>	1	1	1		1		1		1	
1 - <i>L. carenada</i>	1	1	1		1		1	1	1	
3 - <i>L. cursora</i>	1	1	1	1						
2 - <i>L. chelata</i>	1	1	2	1				1	1	
6 - <i>L. reduciguelras</i>	1	1	2	1					1	
Total	7	5	5/2	3	2	2	4	3	4	1

O passo seguinte é montar um **Diagrama de Venn** (Figura 51), conhecido da Teoria dos Conjuntos. O caráter 1(1) determina um conjunto que reúne todos os táxons presentes na matriz e os caracteres 2(1) e 6(1) um subconjunto deste conjunto. Note que os táxons que têm o caráter 6(2) têm também o caráter no estado um, ou seja, 6(1). Um segundo subconjunto é formado pelos táxons reunidos pelo caráter 10(1) e um terceiro pelo caráter 9(1) e, finalmente, um quarto pelo

caráter 6(2). Agora o diagrama está montado com os caracteres sinapomórficos, sendo o passo seguinte incluir os caracteres homoplástico. Observe que construir o Diagrama de Venn é um processo de inclusão sucessiva de grupos monofiléticos a partir dos grupos mais abrangentes. Tente agora fazer o outro diagrama a partir dos dados do Quadro 11, onde 7(1) e sinapomórfico e 10(1) é homoplástico.

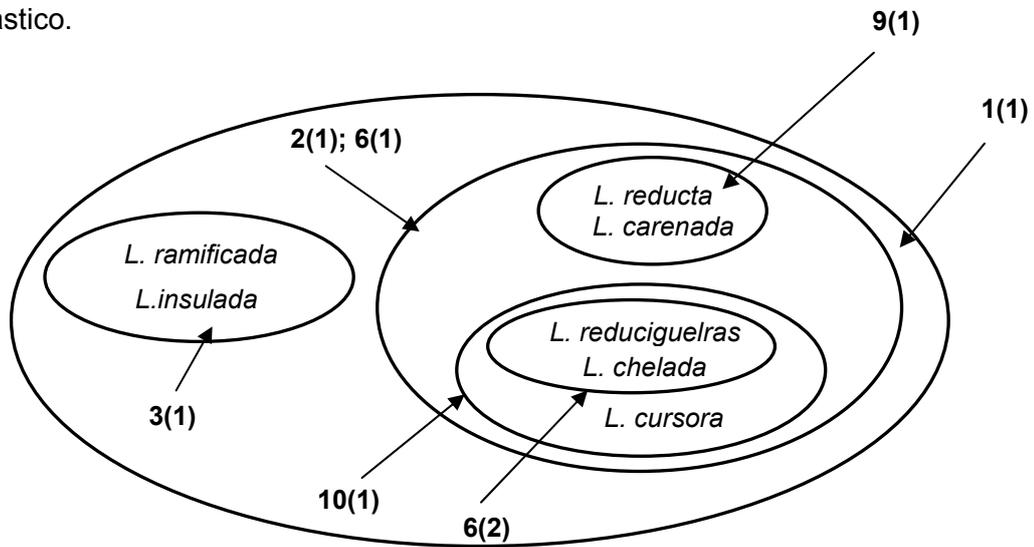


Figura 51 – Diagrama de Venn para os táxons do gênero *Licsarella*.

O Diagrama de Venn permite observar todos os grupos monofiléticos e a relação de continência que existe entre eles com nítida correspondência com o sistema hierárquico da classificação. O Diagrama de Venn também é um facilitador para a construção do cladograma, conforme demonstrado na Figura 52.

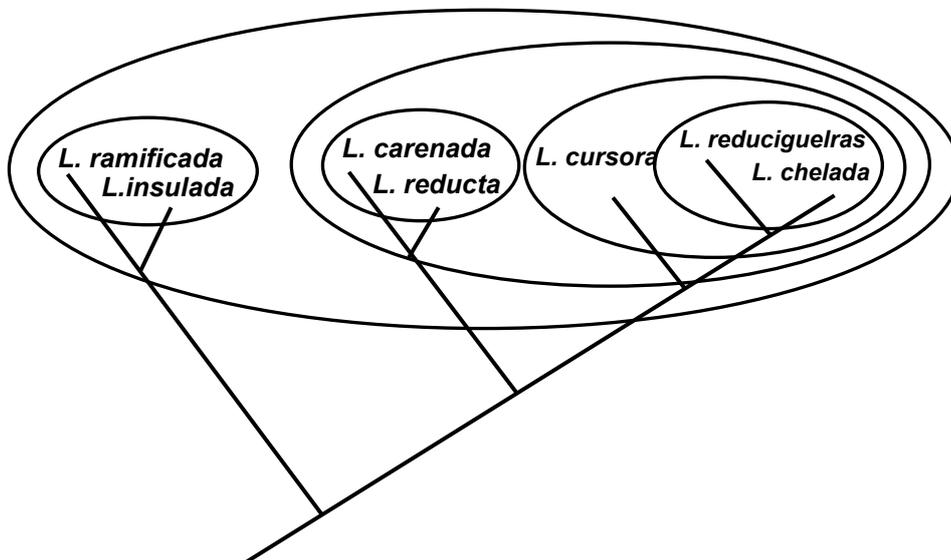


Figura 52 – Correspondência entre o Diagrama de Venn e o Cladograma.

4.4 MÉTODOS COMPUTACIONAIS

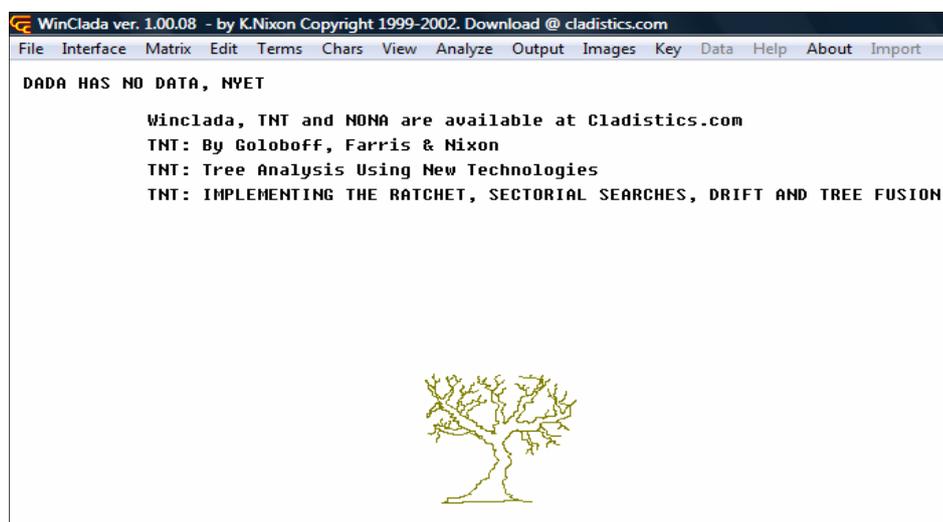
Conhecer o processo manual de construção de cladogramas é importante ou, até mesmo, insubstituível para se ter o domínio de como o método foi estruturado e de seus

conceitos, mas quando o número de táxons é elevado, assim como o número de caracteres, torna-se quase impraticável chegar ao(s) cladograma(s) mais parcimoniosos manualmente. Então, temos que recorrer a programas computacionais que tem com proposta construir cladogramas de uma maneira rápida e eficiente.

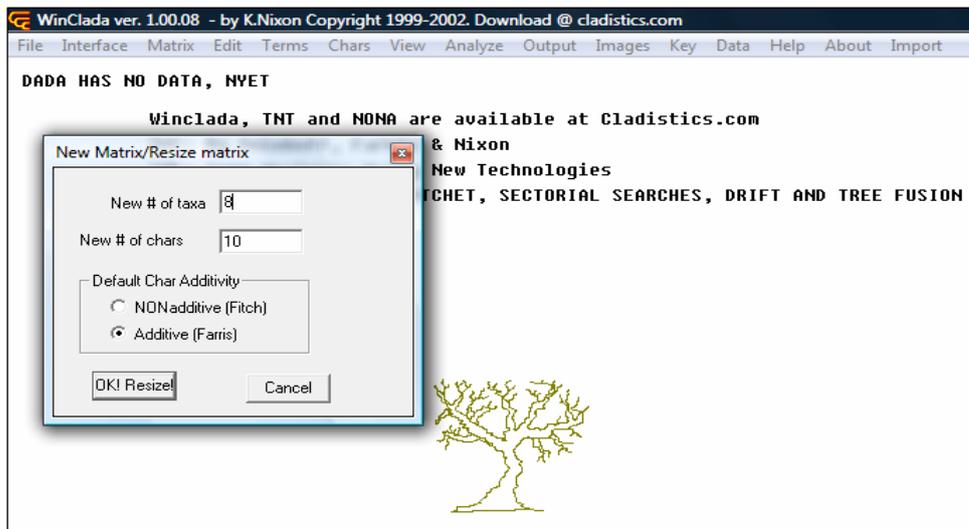
No método ortodoxo de Hennig, os caracteres vão sendo inseridos na politomia, a partir dos de maior generalidade até que se obtenha o cladograma, mas há outro método alternativo para construção de cladogramas manualmente que é o oposto do método ortodoxo de Hennig. Este método foi concebido nos anos 1940, independentemente de Hennig, por Wagner, um botânico. No método de Wagner, o táxon com menor número de apomorfias é adicionado ao grupo externo e, a partir deste, por adição sucessiva, os demais táxons, por ordem crescente do número de apomorfias que apresentam, até obter-se o cladograma. Os métodos computacionais, em sua grande maioria, trabalham desta forma, ou seja, por adição sucessiva.

O número de programas é extenso e, com frequência, novos programas são disponibilizados, assim como novas versões. Os pesquisadores P. A. Goloboff, J. S. Farris e K. C. Nixon, apresentaram na revista científica **Cladistics**, volume 24, páginas 774-786, do ano 2008, um novo programa para análise filogenética, *Tree analysis using New Technology* ou TNT como é mais conhecido. O programa é livre e pode ser gravado no computador a partir do endereço <http://www.cladistics.com/aboutTNT.html>. Recomenda-se que a matriz de caracteres seja construída em outro programa, agora de K. C. Nixon, o *Winclada*, também obtido gratuitamente no endereço http://www.cladistics.com/about_winc.htm.

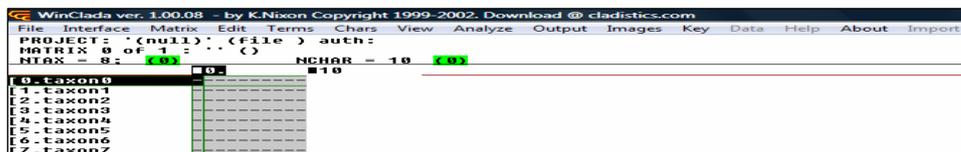
Ao abrir o programa *winclada* a tela abaixo será exibida.



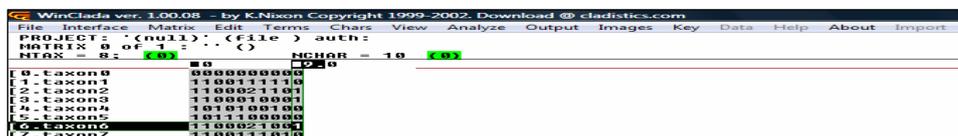
Clique em **Matrix** e, em seguida, em **New Matrix (create)** e nova tela será exibida. Defina o número de táxons e o número de caracteres, considerando o nosso exemplo 8 e 10.



Clique em **OK! Resize!** e a tela abaixo será exibida. Note que tanto o táxon como os caracteres iniciam do número zero.



Antes de iniciar a colocação dos números, clique em Edit e assinale **Unlocked – data entry allowed**. A seguir, adicione os caracteres e a matriz se apresentará como na tela abaixo.



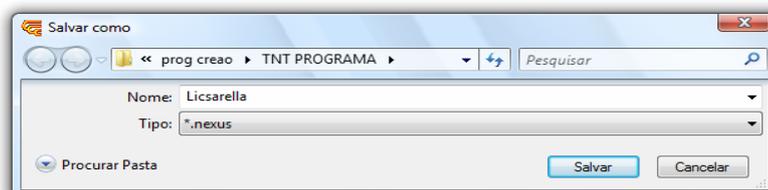
Clique, agora, em **Output** e assinale **Export nexus file**; defina um nome para a matriz (por exemplo, Licsarella) o tipo: ***nexus** e, com isso, a matriz está concluída. Clique em **salvar** e será dada a seguinte informação THIS VERSION DOES NOT SAVE DEACTIVATIONS OR WEIGHTS! Clique OK. Para sair do programa, clique em **File** e selecione **exit** e, em seguida, **Save then exit**.

```

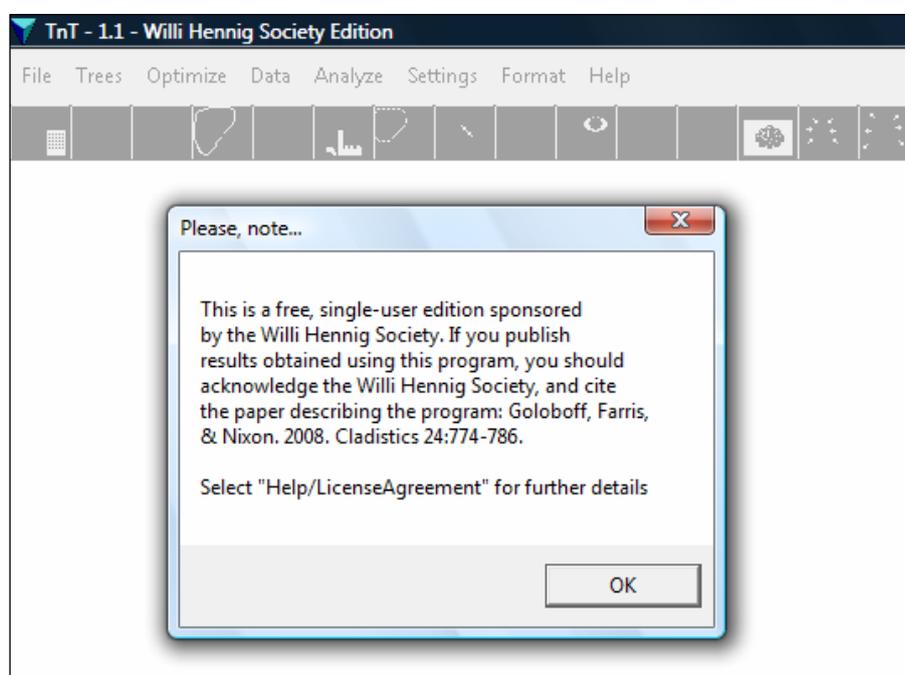
PROJECT: '(null)' (file C:\Users\HP\Desktop\Backup laptop\prog creao\TNT PROGRAMA\Licsarella.nex) a
MATRIX 0 of 1 : 'NOXIOUS' (C:\Users\HP\Desktop\Backup laptop\prog creao\TNT PROGRAMA\Licsarella.nex)
NTAX = 8; (8) NCHAR = 10 (10)

# 11
[1.taxon0 0000000000
[2.taxon1 1100111110
[3.taxon2 1100021101
[4.taxon3 1100010001
[5.taxon4 1010100100
[6.taxon5 1011100000
[7.taxon6 1100021001
[8.taxon7 1100111010

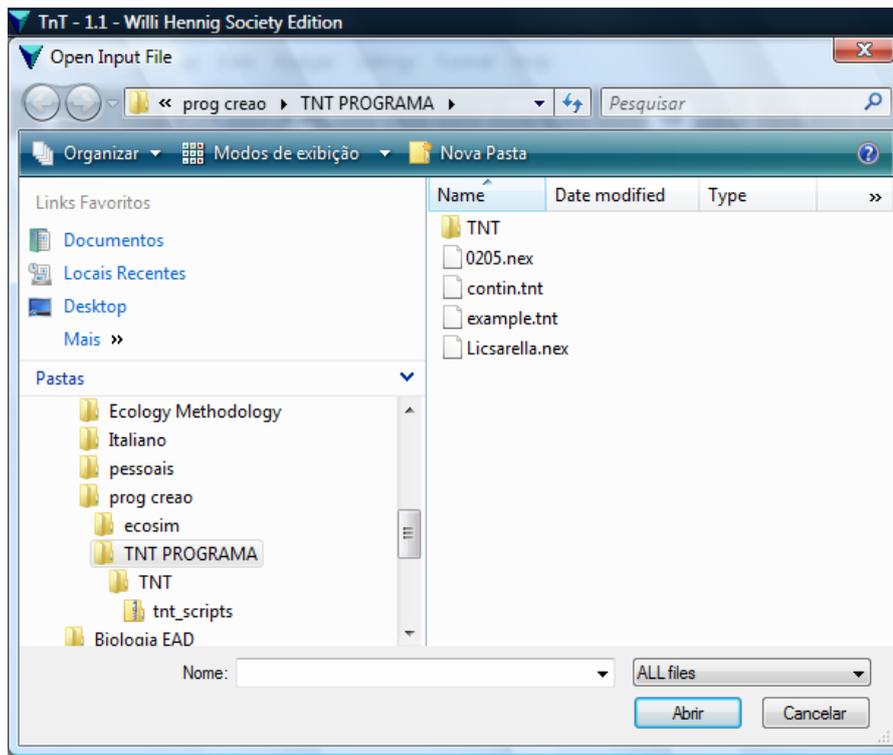
```



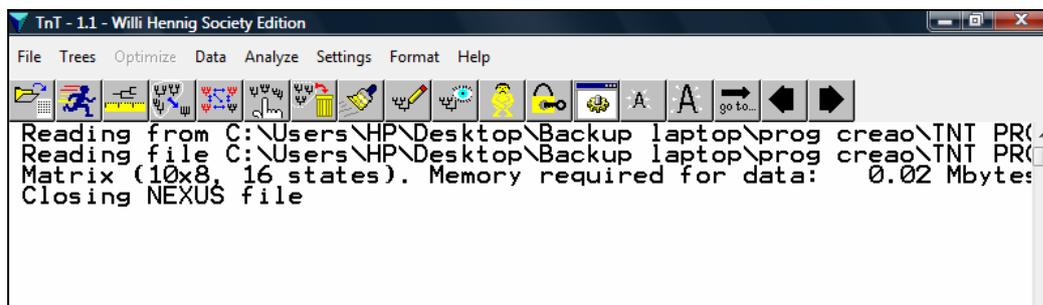
Agora selecione o Programa TNT e a tela abaixo será exibida.



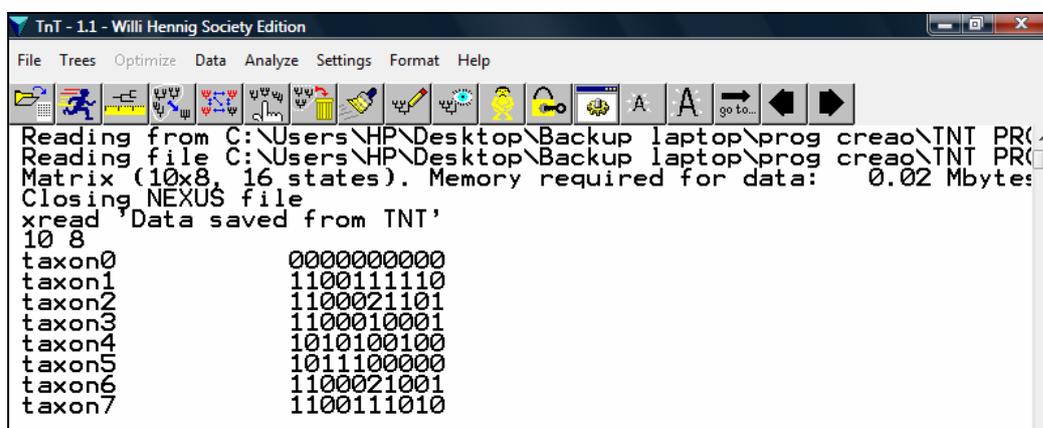
Clique em **OK** e, em seguida, em **File**, selecionando **open input file** e a tela abaixo será exibida.



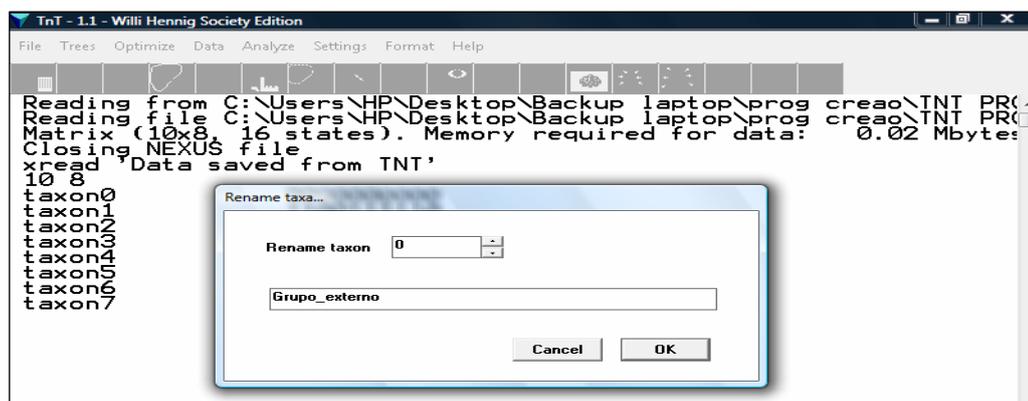
Quando a tela surgir, selecione **ALL files** no canto inferior direito e a matriz salva será exibida. Depois de selecionar a matriz, clique em **Abrir** e a tela abaixo será mostrada.



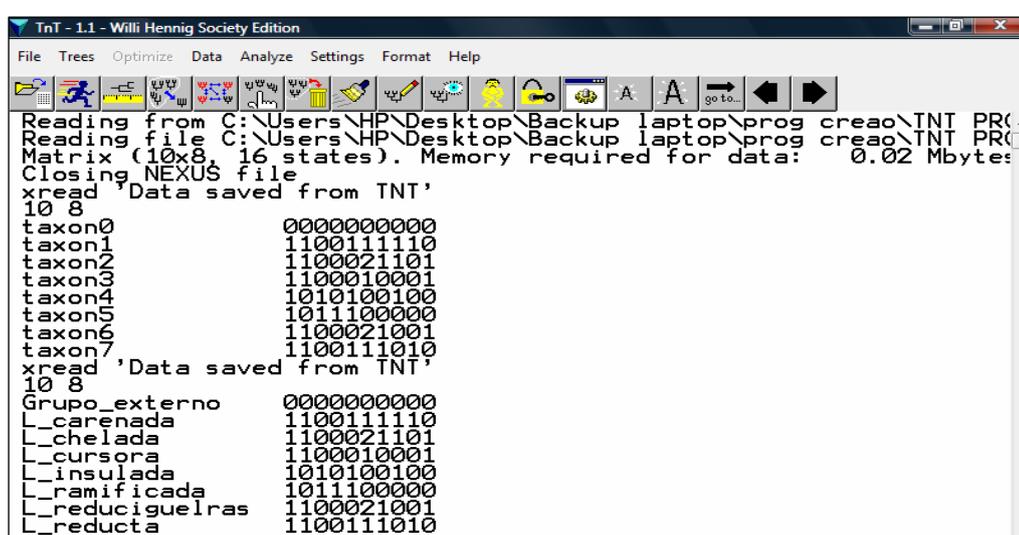
Clique em **Data** e selecione **Show matrix** e a tela abaixo será exibida.



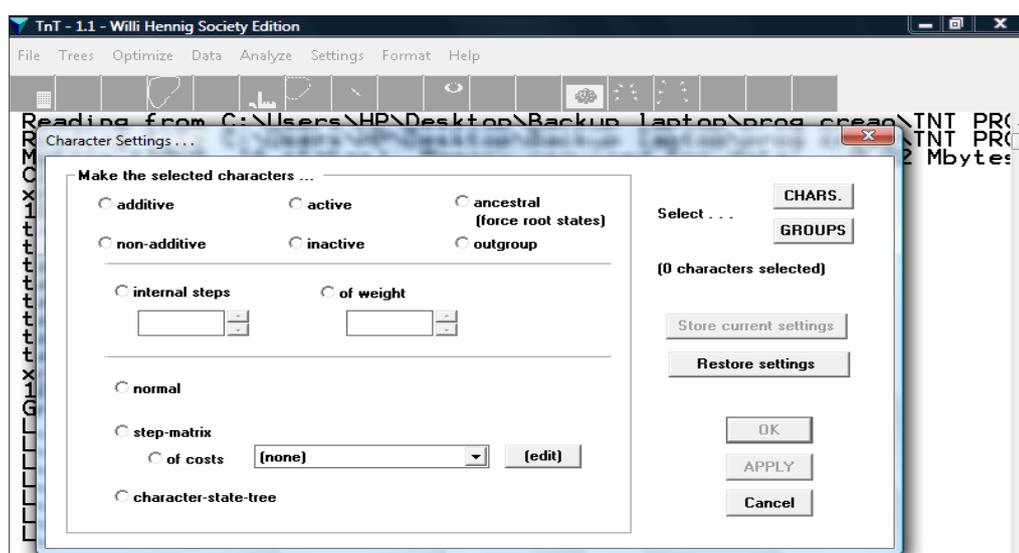
Para introduzir na matriz o nome dos táxons, clique em **Data** e selecione **Edit data** e, em seguida, em **Taxon names** e a tela abaixo será exibida.



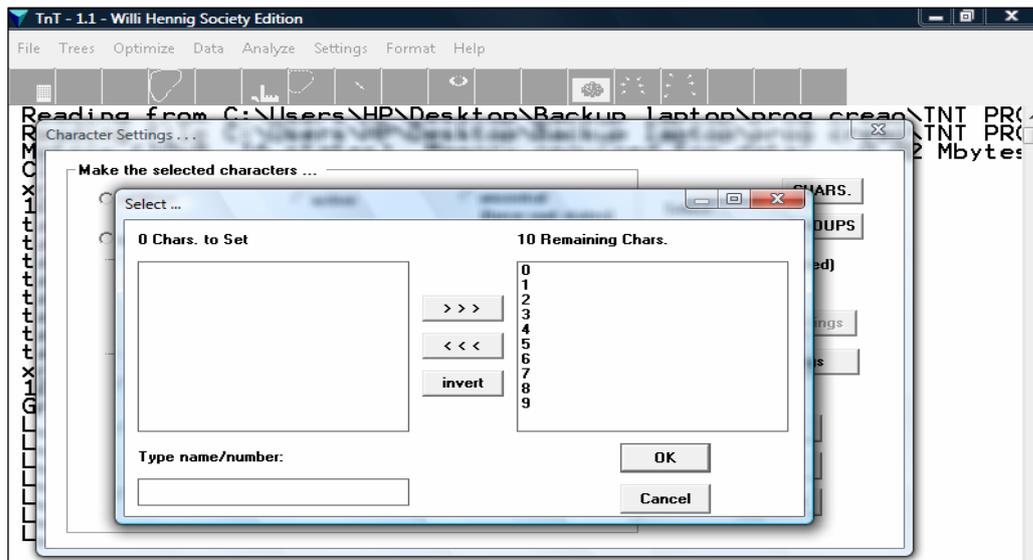
Escreva os nomes substituindo os espaços pelo traço de sublinhar. Após incluir todos os nomes, clique **OK** e, em seguida, em **Show matrix**; a tela abaixo será exibida.



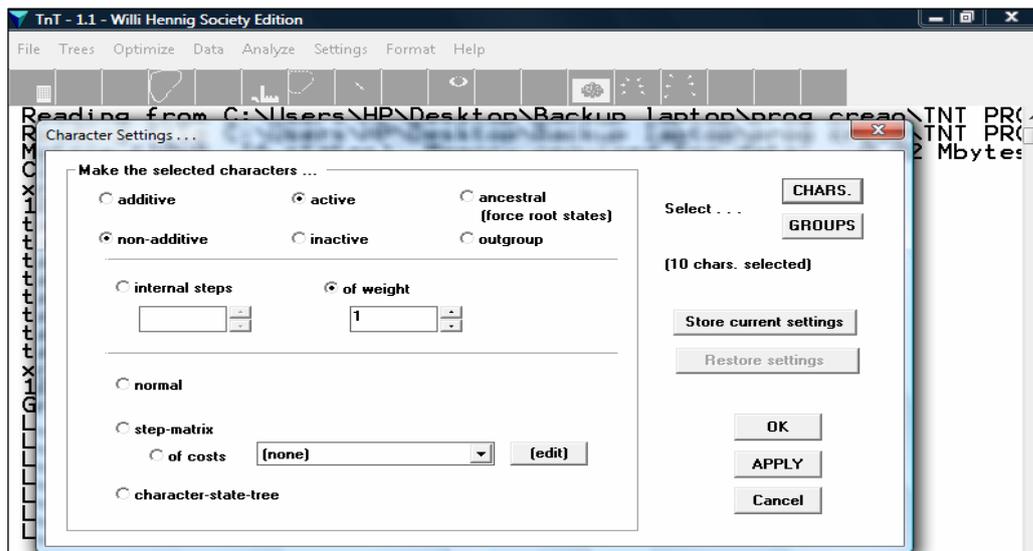
Clique, agora, em **Data** e selecione **Character setting**, o que leva a uma nova tela.



Nesta tela, você decide sobre como seus dados serão tratados. No nosso caso, ativaremos os comandos **active**, **non-additive**, **outgroup** e assinalaremos 1 para **of weight** (peso). Clique em **APPLY** e, em seguida, em **CHARS** e a tela abaixo será exibida.



Selecione todos os caracteres e clique em **invert** e outra tela será exibida. Clique em **OK**, seguindo para uma nova tela.



Clique em **APPLY** e em seguida em **OK**. Na próxima tela, clique em **Data** e selecione **Outgroup táxon** e confirme o grupo-externo assinalando **OK**. Em seguida, clique novamente em **Data**, selecione **Show characters status** e escolha o que deseja visualizar (caracteres ativos, aditivos e pesos atribuídos), assinalando **Show active characters**. A tela abaixo será exibida.

TnT - 1.1 - Willi Hennig Society Edition

File Trees Optimize Data Analyze Settings Format Help

L_chelada 1100021101
 L_cursora 1100010001
 L_insulada 1010100100
 L_ramificada 1011100000
 L_reduciguelras 1100021001
 L_reducta 1100111010

Outgroup is taxon 0 - Grupo_Externo

Characters: active

	+0	+1	+2	+3	+4	+5	+6	+7	+8	+9
0	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X

Characters: additive

	+0	+1	+2	+3	+4	+5	+6	+7	+8	+9
0										

Character weights

	+0	+1	+2	+3	+4	+5	+6	+7	+8	+9
0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Clique, agora, em **Analyze** e selecione o comando **Implicit enumeration**, que é o algoritmo sob o qual a análise será processada. Em seguida, dê **OK** e a tela abaixo será exibida, informando o número de árvores encontradas e o número de passos.

TnT - 1.1 - Willi Hennig Society Edition

File Trees Optimize Data Analyze Settings Format Help

taxon6 1100021001
 taxon7 1100111010
 xread 'Data saved from TNT'
 10 8
 Grupo_Externo 0000000000
 L_carenada 1100111110
 L_chelada 1100021101
 L_cursora 1100010001
 L_insulada 1010100100
 L_ramificada 1011100000
 L_reduciguelras 1100021001
 L_reducta 1100111010

Outgroup is taxon 0 - Grupo_Externo

Characters: active

	+0	+1	+2	+3	+4	+5	+6	+7	+8	+9
0	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X

Characters: additive

	+0	+1	+2	+3	+4	+5	+6	+7	+8	+9
0										

Character weights

	+0	+1	+2	+3	+4	+5	+6	+7	+8	+9
0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Trees from files assigned to groups is OFF
 Quick collapse is OFF
 Auto-collapse searches is OFF
 Implicit enumeration, 2 trees found, score 15.

Clique em **Optimize** e, em seguida, em **Characters** e **Characters mapping**, selecione **all trees** e dê **OK**, a tela abaixo será exibida.



Observe que ela mostra o cladograma zero e corresponde a um dos cladogramas gerados pelo método manual. É também exibido a distribuição do caráter zero, lembre-se que o caráter zero do programa corresponde ao caráter 1 da matriz e assim sucessivamente. Agora, a cada **enter** que for dado a tela exibirá o mesmo cladograma, mas com a distribuição de

sucessivos caracteres até o último, quando o outro cladograma será exibido, com a respectiva distribuição dos caracteres.

O Programa TNT tem muitos recursos e aqui demonstramos apenas os comandos mais básicos, para explorá-lo em toda sua potencialidade será necessária a leitura de seu manual e a simulação de exercícios.

:: ARREGAÇANDO AS MANGAS!! ::



Baixe o programa e execute a matriz presente no quadro 5. Bom trabalho!

BIBLIOGRAFIA

- Amorim, D. S., 2002. **Fundamentos de Sistemática Filogenética**, Ribeirão Preto-SP, Holos Editora , 156 pp.
- Carl, Z., 2004. **O Livro de Ouro da Evolução, 2ª. Edição**. Rio de Janeiro, Ediouro Publicações S.A., 598 pp.
- Curtis, H., 1977. **Biologia, 2ª. Edição**. Rio de Janeiro-RJ, Editora Guanabara Koogan S.A., 992 pp.
- Darwin, C., 1985. **Origem das espécies** (traduzido por Eugênio Amado). Belo Horizonte-MG, Editora Itatiaia Ltda e Editora da Universidade de São Paulo, 366 pp.
- Dawkins, R., 2009. **A Grande História da Evolução: na trilha de nossos ancestrais**. São Paulo-SP, Companhia das Letras, 759 pp.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S. & K. C. Nixon, 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics 24**:774-786.
- Hickman Jr, C. P., Roberts, L. S. & A. Larson, 2001. **Zoologia: princípios integrados**. Rio de Janeiro-RJ, Editora Guanabara Koogan S.A. 846 pp.
- Mayr, E., 1998. **O Desenvolvimento do Pensamento Biológico**. Brasília-DF, Editora Universidade de Brasília. 1107 pp.
- Purves, W. K., Sadava, D., Orians, G. H. & H. C. Heller, 2002. **Vida: a ciência da Biologia, 6ª. Edição**. São Paulo-SP, Artmed Editora S. A., 1126 pp.
- Ridley, M., 2006. **Evolução, 3ª. Edição**. Porto Alegre-RS, Artmed Editora S.A. 752 pp.
- Stearns, S. C. & R. F. Hoekstra, **Evolução: uma introdução**. São Paulo-SP, Atheneu Editora São Paulo, 379 pp.



ROLIUDE NORDESTINA

Homenagem ao Pólo de Apoio Presencial de Cabaceiras, Paraíba.