

## Sistemática | Ciência da Diversidade Biológica



**Uma família grande e diversificada.** A dulcamara (vinha-da-índia) *Solanum dulcamara*, mostrada aqui, é uma erva daninha muito disseminada que é tóxica para os seres humanos, mas não tanto quanto a beladona (*Atropa belladonna*), que pode ser fatal. Essas duas espécies venenosas pertencem à família Solanaceae, que inclui importantes colheitas agrícolas, como batatas, tomates, beringelas e pimentas.

### SUMÁRIO

Taxonomia | Nomenclatura e classificação  
Cladística  
Sistemática molecular  
Principais grupos de organismos | Bacteria, Archaea e Eukarya  
Origem dos eucariotos  
Protistas e reinos dos eucariotos  
Ciclos de vida e diploidia

Na seção anterior, discutimos sobre os mecanismos por meio dos quais ocorre a mudança evolutiva. Agora voltemos a nossa atenção aos produtos da evolução, ou seja, aos inúmeros diferentes tipos ou espécies de organismos vivos – que compartilham atualmente nossa biosfera. Estima-se que haja 10 milhões de espécies eucarióticas e um número desconhecido de procarióticas. O estudo científico dessa diversidade biológica e de sua história evolutiva é chamado *sistemática*. Em geral, o objetivo dos sistematas é descobrir todos os ramos da *árvore filogenética da vida* – a árvore que mostra as relações genealógicas entre os organismos, com uma única espécie ancestral em sua base.

## Taxonomia | Nomenclatura e classificação

Um aspecto importante da sistemática é a *taxonomia* –, que envolve a identificação, denominação e classificação das espécies. O sistema moderno de denominação dos seres vivos começou com o naturalista sueco do século 18 Carl von Linnaeus (Figura 12.1), cuja ambição era nomear e descrever todos os tipos conhecidos de plantas, animais e minerais. Em 1753, Linnaeus publicou um trabalho de dois volumes intitulado *Species Plantarum* no qual descrevia cada espécie em latim, em uma sentença limitada a 12 palavras. Para ele, esses nomes-frases descritivos em latim, ou *polinômios*, eram os nomes adequados para as espécies, mas ao acrescentar uma importante inovação que fora inventada por Caspar Bauhin (1560-1624), Linnaeus tornou permanente o *sistema binomial* (“com dois termos”) de nomenclatura. Na margem do *Species Plantarum*, junto ao nome polinomial “correto” de cada espécie, Linnaeus escreveu uma única palavra. Essa palavra, quando combinada com a primeira palavra do polinômio – o *gênero* – era uma conveniente denominação “abreviada” para a espécie. Por exemplo, para a erva-dos-gatos, formalmente denominada *Nepeta floribus interrupte spicatus pedunculatis* (ou seja, “*Nepeta* com flores em espiga pedunculada ininterrupta”), ele escreveu a palavra “cataria” (que quer dizer “associada a gatos”) na margem do texto, assim chamando a atenção para o atributo conhecido da planta. Linnaeus e seus contemporâneos logo começaram a chamar essa espécie de *Nepeta cataria*, e esse nome científico é ainda usado para essa espécie hoje em dia.

## PONTOS PARA REVISÃO

Após a leitura deste capítulo, você deverá ser capaz de responder às seguintes questões:

1.	Descreva o sistema binomial de nomenclatura.
2.	Por que o termo “hierárquico” é usado para descrever categorias taxonômicas? Nomeie as principais categorias entre os níveis de espécie e reino.
3.	O que é análise cladística? O que representa um cladograma?
4.	Que evidências sugerem a existência dos três grandes domínios ou grupos de organismos vivos?



**12.1 Carl von Linnæus (1707-1778).** Professor, médico e naturalista, Linnæus desenvolveu o sistema binomial para dar nome às espécies de organismos e estabeleceu as grandes categorias que são usadas no sistema hierárquico de classificação biológica. Quando tinha 25 anos, Linnæus passou 5 meses explorando a Lapônia para a Swedish Academy of Sciences. Ele aparece aqui vestindo uma versão do traje tradicional lapão e segurando um ramo de *Linnaea borealis* (Caprifoliaceae), uma espécie à qual foi dado o seu nome, em homenagem póstuma.

A conveniência desse novo sistema era óbvia, e os desajeitados nomes polinomiais foram substituídos por nomes binomiais. O nome binomial mais antigo atribuído a uma espécie em particular tem prioridade sobre outros nomes que mais tarde sejam aplicados à mesma espécie. As regras que governam nomes científicos das plantas, dos protistas fotossintetizantes e dos fungos estão no *International Code of Botanical Nomenclature* (Código Internacional de Nomenclatura

Botânica). Há também códigos para os animais e os protistas não fotossintetizantes (*International Code of Zoological Nomenclature* ou Código Internacional de Nomenclatura Zoológica), assim como para micróbios (*International Code of Nomenclature of Bacteria* ou Código Internacional de Nomenclatura de Bactérias).

## O nome da espécie consiste no nome genérico mais o epíteto específico

O nome de uma espécie consiste em duas partes. A primeira é o nome do gênero – também chamado nome genérico – e a segunda é o *epíteto específico*. Para a erva-dos-gatos, o nome genérico é *Nepeta*, o epíteto específico é *cataria* e o nome da espécie é *Nepeta cataria*.

Um nome genérico pode ser escrito isoladamente quando se trata de todo o grupo de espécies que formam o gênero. A Figura 12.2 mostra três espécies do gênero da violeta, *Viola*. Contudo, um epíteto específico não tem sentido quando escrito sozinho. O epíteto específico *biennis*, por exemplo, é usado em associação com dúzias de nomes genéricos diferentes. *Artemisia biennis*, um tipo de artemísia, e *Lactuca biennis*, uma espécie de alface silvestre, são dois membros muito diferentes da família dos girassóis (*Asteraceae*), e *Oenothera biennis*, erva-dos-burros, é uma planta que pertence a uma família completamente diferente, *Onagraceae*. Por causa do perigo de que nomes sejam confundidos, um epíteto específico é sempre precedido pelo nome ou letra inicial do gênero que o contém: por exemplo, *Oenothera biennis* ou *O. biennis*. Os nomes de gêneros e espécies são impressos em itálico ou são sublinhados quando manuscritos ou datilografados.

Quando se descobre que uma espécie foi inicialmente incluída no gênero errado e deve ser transferida para outro gênero, o epíteto específico junta-se ao novo gênero. Contudo, caso já exista uma espécie nesse gênero que tenha esse epíteto específico em particular, é necessário encontrar um nome alternativo.

Cada espécie tem um *espécime-tipo*, em geral uma amostra de planta seca guardada em museu ou herbário, designado pela pessoa que originalmente deu nome à espécie ou por um autor subsequente se o autor original não o fez (Figura 12.3). O espécime-tipo serve como base para comparação com outros espécimes para que se possa determinar se são membros da mesma espécie.

## Os membros de uma espécie podem ser agrupados em subespécies ou variedades

Algumas espécies consistem em duas ou mais subespécies ou variedades (alguns botânicos consideram que variedades são subcategorias de subespécies, enquanto outros veem as duas categorias como equivalentes). Todos os membros de uma subespécie ou variedade de uma dada espécie se parecem entre si e têm em comum uma ou mais características, que não estão presentes em outras subespécies ou variedades daquela espécie. Como resultado dessas subdivisões, embora o nome binomial ainda seja a base da classificação, os nomes de algumas plantas e animais podem ser compostos por três nomes. A subespécie ou variedade que inclui o espécime-tipo da espécie repete o nome desta, e todos os nomes são escritos em itálico ou sublinhados. Então o pessegueiro é *Prunus persica* var. *persica*, enquanto a nectarina é *Prunus persica* var. *nectarina*. O *persica* repetido no nome do pessegueiro nos diz que o espécime-tipo da espécie *P. persica* pertence a essa variedade; a palavra variedade é abreviada como “var.” (ver outros exemplos na Figura 12.2B, C).



A



B



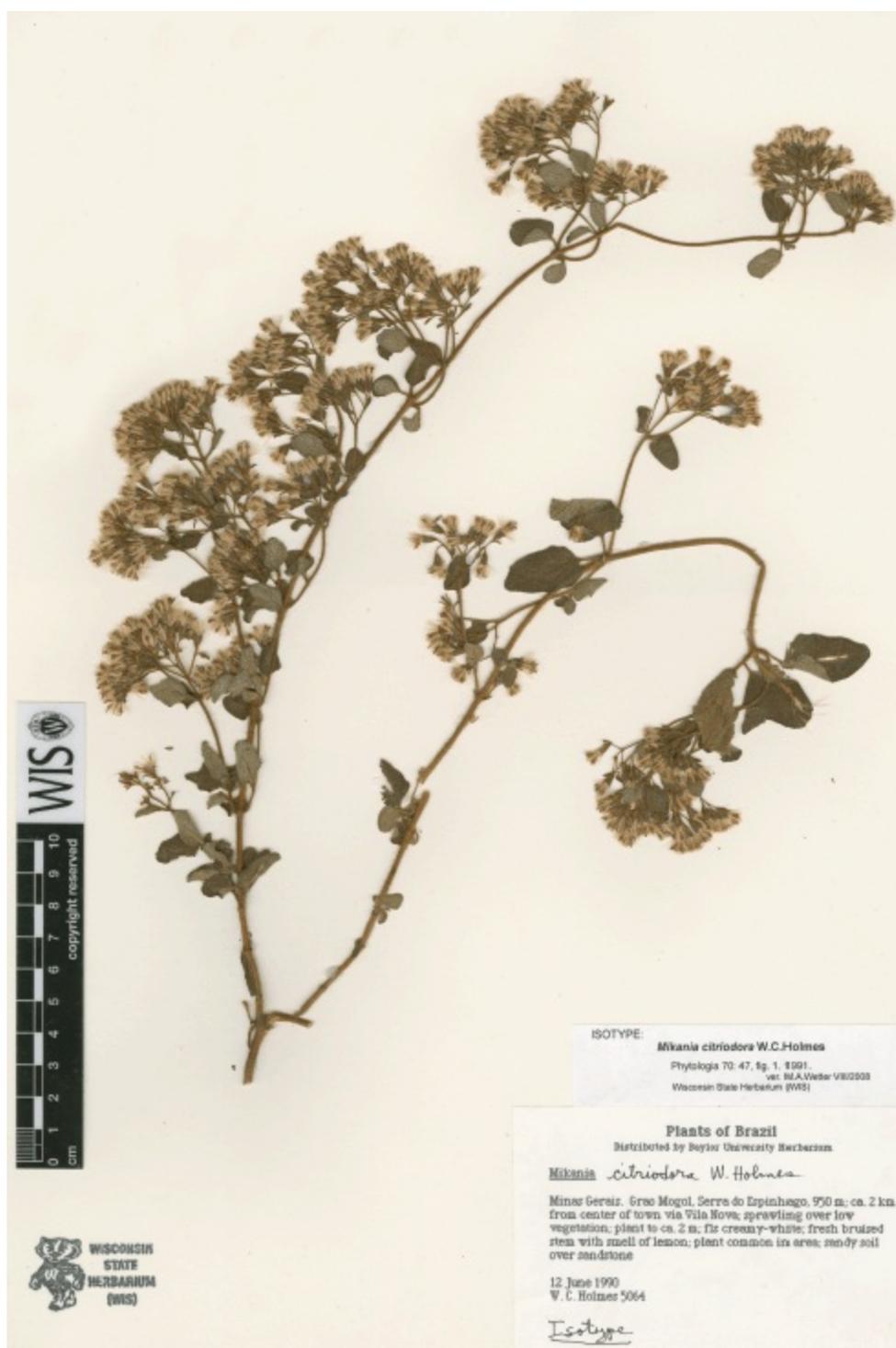
C

**12.2 Três membros do gênero da violeta.** **A.** A violeta azul comum, *Viola sororia*, que cresce em regiões temperadas desde o leste da América do Norte até os Grandes Lagos. **B.** *Viola tricolor* var. *tricolor*, uma violeta de flores amarelas que representa uma espécie principalmente perene e nativa do oeste da Europa. **C.** Amor-perfeito, *Viola tricolor* var. *hortensis*, uma linhagem anual cultivada a partir da espécie silvestre representada em (B). Esses táxons diferem em coloração e tamanho das flores, forma e margem das folhas, além de outros traços que distinguem as espécies desse gênero, embora haja uma similaridade geral entre todas elas. Existem cerca de 500 espécies do gênero *Viola*.

## Organismos são agrupados em categorias taxonômicas mais amplas dispostas em uma hierarquia

Linnaeus (assim como cientistas anteriores) reconhecia três reinos – vegetal, animal e mineral – e, até recentemente, o reino era a unidade mais inclusiva usada na classificação biológica. Além disso, várias categorias taxonômicas hierárquicas foram adicionadas entre os níveis de gênero e reino: gêneros foram agrupados em famílias; famílias, em ordens; e ordens, em classes. O botânico francosuíço Augustin-Pyramus de Candolle (1778-1841), que inventou a palavra “taxonomia”, acrescentou outra categoria – divisão – para designar grupos de classes no reino vegetal. A partir disso, as divisões passaram a ser os maiores grupos inclusivos do reino vegetal. No XV Congresso Internacional de Botânica em 1993, entretanto, o *International Code of Botanical Nomenclature* tornou o termo *filó* (*phylum*, em latim) equivalente à divisão em termos de nomenclatura. “Filo” há muito tempo é usado por zoólogos para grupos de classes e foi adotado neste livro.

Nesse sistema hierárquico – ou seja, de grupos dentro de grupos, com cada grupo ordenado em um nível específico – o grupo taxonômico a qualquer nível é chamado *táxon* (*taxon*, em latim). O nível em que ele está ordenado é chamado *categoria*. Por exemplo, gênero e espécie são categorias, enquanto *Prunus* e *Prunus persica* são táxons dentro dessas categorias.



**12.3 Espécime-tipo.** Espécime-tipo da angiosperma *Mikania citriodora* (família Asteraceae), encontrada no Brasil. Esse espécime foi coletado por W. C. Holmes e descrito por ele em artigo publicado no periódico *Phytologia* (volume 70, páginas 47-51, 1991).

A regularidade na escrita dos nomes para os diferentes táxons torna possível reconhecê-los como nomes pertencentes àquele nível. Por exemplo, os nomes de famílias de plantas terminam em *-aceae*, com muito poucas exceções. Nomes mais antigos são aceitos como alternativas para algumas famílias, como Fabaceae, a família da ervilha, que pode também ser chamada pelo nome mais antigo, Leguminosae. Outros exemplos são Apiaceae, a família da salsa (também é conhecida como Umbelliferae), e Asteraceae, a família do girassol (também é conhecida como Compositae). Nomes de ordens vegetais terminam em *-ales*.

Amostras de classificações de milho (*Zea mays*) e do comumente cultivado cogumelo comestível (*Agaricus bisporus*) são dadas na Tabela 12.1.

## Muitas classificações diferentes de plantas foram propostas

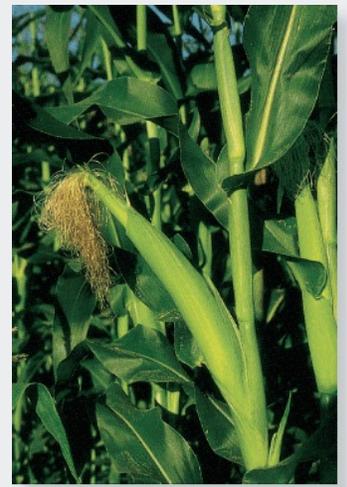
As primeiras classificações eram baseadas na aparência, ou no hábito da planta. Por exemplo, Teofrasto (370-285 a.C.), que era um estudante de Aristóteles e conhecido como o Pai da Botânica, classificou todas as plantas com base em sua forma: árvores, arbustos, subarbustos e ervas. Lineu usou o “sistema sexual”, pelo qual plantas eram classificadas em 24 classes baseadas principalmente no número e na disposição dos estames em cada flor. Tais sistemas de classificação são conhecidos como *sistemas artificiais*, porque classificam os organismos principalmente como um auxílio à identificação e, em geral, por meio de um ou poucos caracteres.

Para Linnaeus e seus sucessores imediatos, o objetivo da taxonomia era a revelação do grande e imutável projeto da criação. Após a publicação de *On the Origin of Species (A Origem das Espécies)* de Darwin, em 1859, no entanto, diferenças e semelhanças entre os organismos começaram a ser vistas como produtos de sua história coevolutiva ou *filogenia*. Biólogos passaram então a querer que classificações fossem não só informativas e úteis, mas também um reflexo rigoroso das relações evolutivas entre os organismos. Tais classificações são chamadas *classificações naturais*. As relações evolutivas entre os organismos são, muitas vezes, ilustradas como *árvores filogenéticas*, que representam as relações genealógicas entre os táxons segundo a *hipótese* de determinado pesquisador ou grupos de investigadores.

**Tabela 12.1** Classificação biológica. Repare quanto é possível dizer sobre um organismo quando se conhece seu lugar no sistema. As descrições aqui não definem as diversas categorias, mas dizem alguma coisa sobre suas características. Os reinos Plantae e Fungi pertencem ao domínio Eukarya.

Categoria	Táxon	Descrição
Milho		
Reino	Plantae	Organismos principalmente terrestres, com clorofilas <i>a</i> e <i>b</i> contidas em cloroplastos, esporos protegidos por esporopolenina (uma resistente substância de parede), e embriões multicelulares nutricionalmente dependentes.

Filo	Anthophyta	Plantas vasculares com sementes e flores; óvulos contidos em um ovário, polinização indireta; angiospermas.
Classe	Monocotyledoneae	Embrião com um cotilédone; partes florais geralmente em trios; muitos feixes vasculares dispersos no caule; monocotiledôneas.
Ordem	Poales	Monocotiledôneas com folhas fibrosas; redução e fusão nas partes florais.
Família	Poaceae	Monocotiledôneas com caules ocos e flores esverdeadas reduzidas; o fruto é um aquênio especializado (cariopse); gramíneas.
Gênero	<i>Zea</i>	Gramíneas robustas, com cachos de flores separados, estaminados e carpelados; cariopse carnosa.
Espécie	<i>Zea mays</i>	Milho.



### **Cogumelo comestível**

Reino	Fungi	Organismos sem mobilidade, multinucleados, heterotróficos, absorventes, nos quais a quitina predomina nas paredes celulares.
Filo	Basidiomycota	Fungos dicarióticos que formam um basídio contendo quatro esporos (basidiósporos); subfilos Agaricomycotina, Pucciniomycotina e Ustilaginomycotina.
Classe	Agaricomycetes	Fungos que produzem basidiocarpos ou "corpos de frutificação", além de basídios asseptados e em forma de clava que recobrem as lamelas ou poros; himenomicetos.
Ordem	Agaricales	Fungos carnosos com lamelas ou poros radiais.
Família	Agaricaceae	Agaricales com lamelas.
Gênero	<i>Agaricus</i>	Fungos macios, de esporos escuros, com um estipe central e lamelas soltas do talo.
Espécie	<i>Agaricus bisporus</i>	Cogumelo comestível com um ( <i>champignon</i> ).



Tradicionalmente, a classificação de um organismo recém-descoberto e a sua relação filogenética com os outros organismos foi baseada em suas semelhanças externas relativamente aos outros membros desse táxon. As árvores filogenéticas construídas por métodos tradicionais raramente incluem considerações detalhadas da informação comparativa. Embora esse enfoque tenha levado a muitos resultados úteis, ele foi fundamentado primeiramente na opinião do pesquisador sobre quais fatores eram mais importantes ao determinar a classificação. Portanto, não é surpreendente que classificações muito diferentes fossem às vezes propostas para os mesmos grupos de organismos.

## **Em um esquema de classificação que reflete com precisão a filogenia, cada táxon deve ser monofilético**

Um grupo *monofilético* (também chamado *clado*) é composto por um ancestral e *todos* os seus descendentes; nenhum de seus descendentes é excluído (Figura 12.4). Assim, um gênero deveria consistir em todas as espécies que descendem do ancestral comum mais recente – e somente nas espécies que descendem daquele ancestral. Da mesma maneira, uma família deveria consistir em todos os gêneros que descendem de um ancestral comum mais distante – e somente nos gêneros que descendem daquele ancestral. Para simplificar, um grupo monofilético pode ser removido da árvore filogenética com um único “corte” na árvore. Uma classificação filogenética tenta dar nomes taxonômicos formais somente a grupos que sejam monofiléticos, embora nem todo grupo monofilético precise de um nome.

À medida que surgem mais informações, os pesquisadores algumas vezes descobrem que os grupos taxonômicos atuais não são monofiléticos. Existem dois desses grupos: parafiléticos e polifiléticos (Figura 12.4). Um *grupo parafilético* é aquele constituído por um ancestral comum, mas *não por todos os* descendentes desse ancestral. Na classificação filogenética, os grupos parafiléticos não recebem nomes formais. Um *grupo polifilético* é aquele com dois ou mais ancestrais, mas não inclui o ancestral comum verdadeiro de seus membros.

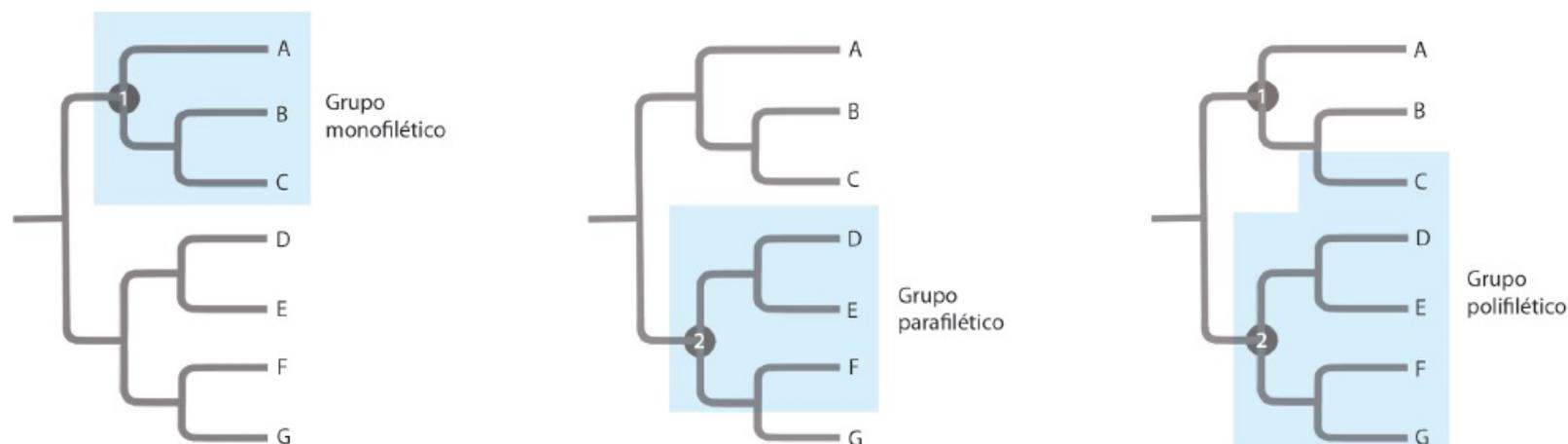
## **As características homólogas têm origem comum e as análogas têm função comum, mas origens evolutivas distintas**

No sentido amplo, a sistemática é uma ciência comparativa. Ela agrupa os organismos em táxons que vão desde a categoria de gênero até filo, baseando-se em similaridades estruturais e outros caracteres. De Aristóteles em diante, entretanto, os biólogos passaram a reconhecer que semelhanças superficiais não são critérios úteis para as decisões taxonômicas. Por exemplo, aves e insetos não deveriam ser postos em um mesmo grupo simplesmente porque ambos têm asas. Um inseto sem asas (como as traças-dos-livros) é ainda um inseto, assim como uma ave que não voa (como o quivi) continua a ser uma ave.

Uma questão fundamental em sistemática é a origem da similaridade ou da diferença. A similaridade de uma característica específica reflete a herança de um ancestral comum ou reflete a adaptação a ambientes semelhantes por organismos que não compartilham um mesmo ancestral? E uma questão relacionada surge com respeito às diferenças entre os organismos: uma diferença reflete histórias evolutivas separadas ou, ao contrário, ela reflete as adaptações de organismos aparentados a ambientes muito diferentes? Como veremos nos capítulos seguintes, as folhas normais, os

cotilédones, as brácteas e as partes florais têm funções e aparências bem diferentes, mas todos são modificações do mesmo tipo de órgão, a folha. Tais estruturas que têm uma origem comum, mas não necessariamente uma função comum, são ditas *homólogas* (do grego *homología*, que quer dizer “concordância”). Esses são os atributos sobre os quais os sistemas evolutivos de classificação, em princípio, são construídos.

Ao contrário, outras estruturas, que podem ter uma função e uma aparência externa semelhantes, têm um passado evolutivo completamente distinto. Tais estruturas são ditas *análogas* e resultam de *evolução convergente* (ver o boxe “Evolução convergente”). Assim, as asas de uma ave e aquelas de um inseto são análogas, não homólogas. Da mesma maneira, o espinho de um cacto (uma folha modificada) e o espinho de *Crataegus* (um caule modificado) são análogos, não homólogos. Distinguir entre homologia e analogia raramente é muito simples e, em geral, requer a comparação detalhada, assim como evidências oriundas de outras características dos organismos em estudo.



**12.4 Grupos monofilético, parafilético e polifilético.** Um grupo monofilético, ou clado, inclui o ancestral comum 1 e todos os seus descendentes (espécies A, B e C). Um grupo parafilético inclui o ancestral comum 2 de alguns descendentes (espécies D, E e F), mas não de todos seus descendentes (a espécie G não é incluída). Um grupo polifilético tem dois ou mais ancestrais: as espécies D, E, F e G compartilham o ancestral 2, mas a espécie C tem um ancestral diferente, o ancestral 1.



## EVOLUÇÃO CONVERGENTE

Forças seletivas comparáveis, agindo sobre plantas que crescem em *habitats* semelhantes, mas em partes diferentes do mundo, frequentemente fazem com que espécies sem nenhum “parentesco” assumam uma aparência semelhante. O processo pelo qual isso acontece é conhecido como *evolução convergente*.

Consideremos algumas das características adaptativas de plantas que crescem em ambientes desérticos – caules suculentos e colunares (que proporcionam a capacidade de armazenar água), espinhos protetores e folhas reduzidas. Três famílias fundamentalmente distintas de plantas floríferas – a família das eufórbias (Euphorbiaceae), a família dos cactos (Cactaceae) e a família do oficial-de-sala (Apocynaceae) – têm representantes com esses caracteres. Os representantes das euforbiáceas e das apocináceas com aparência de cactos que mostramos aqui evoluíram a partir de plantas com folhas que são muito diferentes umas das outras.

Os cactos nativos ocorrem (com exceção de uma espécie) exclusivamente no Novo Mundo. Os representantes das euforbiáceas e

das apocináceas, igualmente suculentos, são encontrados principalmente em regiões desérticas na Ásia e sobretudo na África, onde têm um papel ecológico semelhante ao dos cactos do Novo Mundo.

Embora as plantas mostradas aqui – (A) *Euphorbia*, um membro da família das eufórbias; (B) *Echinocereus*, um cacto; e (C) *Hoodia*, uma asclepiadácea suculenta – tenham fotossíntese CAM (Capítulo 7), todas as três têm parentesco e derivam de plantas que apresentam apenas fotossíntese C<sub>3</sub>. Isso indica que as adaptações fisiológicas envolvidas na fotossíntese CAM também surgiram como resultado de evolução convergente.



A



B



C

## Cladística

O método mais amplamente utilizado para classificar os organismos hoje em dia é conhecido como *cladística*, um método de *análise filogenética* que explicitamente busca entender as relações filogenéticas. O enfoque se concentra na ramificação de uma linhagem a partir de outra no curso da evolução. Ele reconhece um grupo monofilético, ou clados, pelos seus *caracteres derivados compartilhados* (sinapomorfias). As *sinapomorfias* são estados de caracteres que se originam no ancestral comum do grupo e são encontradas em todos os seus membros. Os estados de um caráter são duas ou mais formas de um aspecto específico, como, por exemplo, a existência ou não de madeira ou flores.

Para elaborar uma árvore evolutiva é preciso determinar quais alterações são mais recentes e quais são mais antigas, ou seja, a árvore precisa ter um sentido – precisa ter uma *raiz*. Ao dispor os caracteres em um sentido específico, a raiz possibilita o reconhecimento dos estados de caracteres derivados compartilhados que definem os táxons monofiléticos.

Os grupos externos são utilizados na criação de uma raiz para a árvore evolutiva. Um *grupo externo* é um táxon muito próximo do grupo estudado (*grupo interno*), mas que não faz parte dele. Os estados de caracteres apresentados pelos grupos externos mais próximos são considerados ancestrais, enquanto os encontrados no grupo interno, embora ausentes nos grupos externos mais próximos, são considerados derivados.

O resultado de análise cladística é um *cladograma*, que fornece uma representação gráfica de um modelo de trabalho, ou hipótese, sobre as relações filogenéticas entre um grupo de organismos. Para testar essas hipóteses tenta-se incorporar espécies ou caracteres adicionais que podem ou não se ajustar às previsões do modelo.

Para sabermos como um cladograma é construído, consideremos quatro grupos diferentes de plantas: antóceros (ver Figura 16.29), samambaias, pinheiros e carvalhos. Para cada um dos grupos de plantas, selecionemos quatro caracteres homólogos a serem analisados (Tabela 12.2). Para

simplificarmos o nosso exercício, consideraremos que os caracteres têm somente dois estados diferentes: presente (+) e ausente (–).

Por possuírem embriões, sabe-se que antóceros são relacionados com os outros três grupos de plantas, que também apresentam embriões. No entanto, os antóceros carecem de muitos traços que os outros três grupos têm em comum – por exemplo, xilema e floema, além de muitas outras características não mostradas na tabela. Os antóceros podem ser usados como o grupo externo e pode-se considerar que divergiram de um ancestral comum antes dos outros táxons. Desse modo, os antóceros podem ser usados para determinar se é possível utilizar as características comuns entre samambaias, pinheiros e carvalhos para definir um clado. Por exemplo, sementes não estão presentes em antóceros, e portanto as sementes podem ser supostamente uma característica derivada compartilhada por pinheiros e carvalhos, que os uniria como um grupo monofilético. Ao aplicar esse argumento a nossos poucos caracteres, o estado de caráter “ausente” é claramente reconhecido como a condição ancestral e o estado de caráter “presente”, como a condição derivada.

**Tabela 12.2** Caracteres selecionados usados na análise de relações filogenéticas de quatro táxons de plantas.

Táxon	Caracteres*			
	Xilema e Floema	Lenho	Sementes	Flores
Antóceros	–	–	–	–
Samambaias	+	–	–	–
Pinheiros	+	+	+	–
Carvalhos	+	+	+	+

\*O estado de caráter “presente” (+) é a condição derivada; o estado de caráter “ausente” (–) é a condição ancestral.

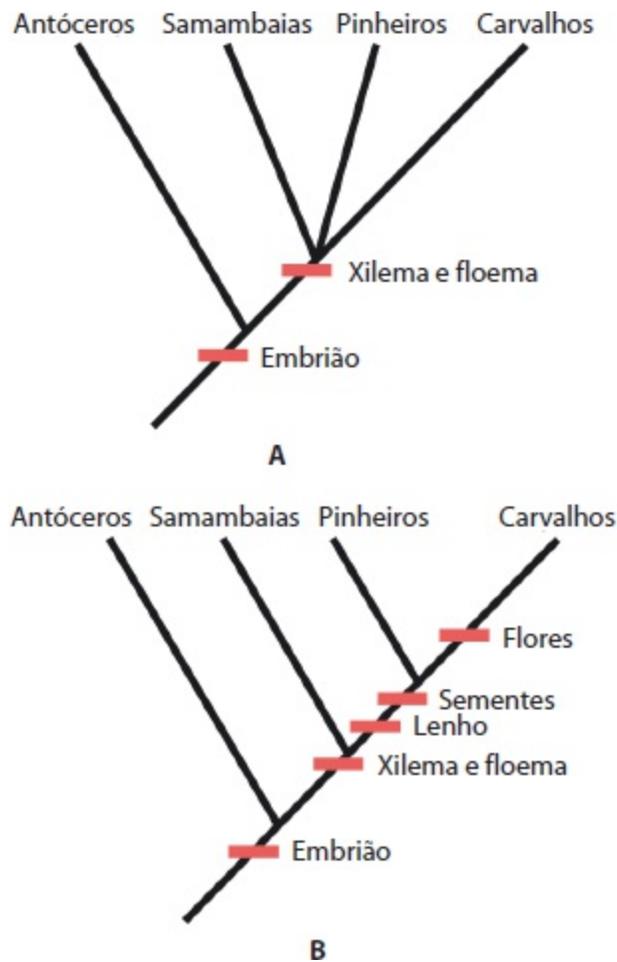
A Figura 12.5A mostra como se poderia esboçar um cladograma com base na presença ou ausência dos tecidos vasculares xilema e floema. Visto que as samambaias, os pinheiros e os carvalhos todos apresentam xilema e floema, podemos supor que formem um grupo monofilético. A Figura 12.5B mostra como maior resolução é obtida à medida que se adicionam informações sobre outras características.

Como se interpreta o cladograma da Figura 12.5B? Para começar, repare que os cladogramas não indicam que um grupo deu origem a outro, como acontece em muitas árvores filogenéticas construídas pelo método tradicional. Em vez disso, eles sugerem que grupos que terminam em ramos adjacentes (as bases dos ramos são chamadas nós) compartilham um ancestral em comum. Esses grupos são denominados *grupos-irmãos*. O cladograma da Figura 12.5B nos diz que os carvalhos compartilham um ancestral em comum, mais recente, com os pinheiros em vez de samambaias, e que eles são mais próximos dos pinheiros em vez das samambaias. As posições relativas de várias plantas no cladograma indicam seus tempos relativos de divergência.

Um princípio fundamental da cladística é que um cladograma deveria ser construído de maneira mais simples, menos complicada e mais eficiente possível. Esse princípio é chamado *princípio da parcimônia*. Quando cladogramas conflitantes são construídos a partir dos dados disponíveis, aquele que inclui o maior número de homologias e o menor de analogias é o favorecido.

## Sistemática molecular

Antes do advento da sistemática molecular, a classificação por qualquer metodologia era em grande parte baseada em morfologia e anatomia comparativa, mas a sistemática vegetal foi revolucionada pela aplicação de técnicas moleculares. As técnicas mais utilizadas são aquelas que determinam a sequência dos nucleotídeos em ácidos nucleicos – sequências que são geneticamente determinadas (ver Capítulo 10). Dados moleculares são diferentes de dados provenientes de fontes tradicionais em vários aspectos importantes: em particular, eles são mais fáceis de quantificar, têm o potencial de fornecer muito mais caracteres para análise filogenética e permitem a comparação de organismos que são morfologicamente muito diferentes. Com o desenvolvimento de técnicas moleculares, tornou-se possível comparar organismos em seu nível mais básico – o gene.



**12.5 Cladogramas.** Esses cladogramas mostram as relações filogenéticas entre antóceros, samambaias, pinheiros e carvalhos, indicando os caracteres compartilhados que dão apoio aos padrões de relações. **A.** Um cladograma baseado na presença ou ausência de xilema e floema. **B.** Um resultado melhor das relações filogenéticas, com base em informações adicionais na presença ou ausência de lenho, sementes e flores.

A análise de sequências de ácidos nucleicos fornece dados com grande capacidade de revelar as relações evolutivas. Muitos genes diferentes, com taxas variáveis de mudança, podem ser usados

para estudar a evolução em linhagens diferentes. Boa parte da variação nos genes homólogos de diferentes grupos de organismos é devida a mutações neutras que se acumularam em uma taxa quase constante ao longo do tempo evolutivo. Essa variação não resulta de um processo de seleção. Na verdade, representa as diferenças no número de alterações nucleotídicas que ocorreram em genes homólogos desde que as linhagens se separaram. Grupos que divergiram mais recentemente tendem a apresentar menos diferenças entre eles do que os grupos que divergiram de um ancestral comum há mais tempo. Sequências de DNA não codificadoras também são marcadores quase neutros que refletem eventos evolutivos passados.

À medida que sequências de ácidos nucleicos de uma variedade de espécies são determinadas, a informação entra em bancos de dados de computadores, basicamente no GenBank, que é patrocinado pelo National Institutes of Health como parte do National Center for Biotechnology Information. Assim, é possível fazer comparações detalhadas de um número enorme de táxons.

A importância da sistemática molecular, quando combinada ao estudo de estados de caracteres morfológicos, é exemplificada pelo Consensus Phylogeny of Flowering Plants, liderado pelo grupo de especialistas em sistemática vegetal conhecido como Angiosperm Phylogeny Group. Quase todas as famílias de plantas floríferas ocupam atualmente uma posição filogenética bem sustentada, e essa formidável tarefa está progredindo bem no nível dos gêneros.



## GOOGLE EARTH | UMA FERRAMENTA PARA DESCOBRIR E PROTEGER A

### BIODIVERSIDADE

Durante a análise de imagens de satélite, pesquisadores do Kew Royal Botanic Gardens (Inglaterra) encontraram uma “inesperada área verde” nas regiões montanhosas no norte de Moçambique. Eles estavam buscando um local para a instalação de um projeto de conservação e, três anos depois (em 2008), uma expedição confirmou aquilo que as imagens sugeriram: na região, conhecida como Monte Mabu, havia a mais extensa e contínua floresta tropical do território meridional da África. A floresta, pouco conhecida a não ser por aqueles que viviam em suas proximidades, abrigava centenas de espécies animais, entre eles camaleões pigmeus, cobras raras, aves e borboletas, além de várias espécies previamente desconhecidas. Mais de 500 amostras de plantas foram coletadas, entre elas orquídeas raras e uma nova espécie de visco. Atualmente a biodiversidade de toda a região está sendo catalogada e estão sendo envidados esforços em conjunto com o governo de Moçambique para proteger essa região.

De certo modo, a descoberta não foi incomum visto que os governos e os pesquisadores examinam as fotografias obtidas por satélite há décadas e já ocorreram outras descobertas de áreas silvestres. O que tornou notável a descoberta do Monte Mabu foi que as imagens não estavam “escondidas” em algum laboratório governamental ou acessíveis apenas a pessoas com títulos acadêmicos adequados. Na verdade, essas fotos estavam disponíveis para todas as pessoas que possuem um computador pessoal, graças ao Google Earth.

Todavia, a descoberta de novos territórios é um dos menores benefícios dessa ferramenta. Conservacionistas em todo o planeta estão, cada vez mais, explorando os recursos do Google Earth com o intuito de aumentar a compreensão das regiões já conhecidas e de compartilhar seus achados com outras pessoas do planeta.

Os conservacionistas precisam saber o que existe para proteger a biodiversidade. As imagens do satélite com seu “olho de águia”, que permitem observar toda a paisagem, possibilitam a pesquisa de milhões de hectares no conforto do seu escritório. Isso torna prática a descoberta de novos *habitats*, como o Monte Mabu ou uma fonte isolada no deserto, antes de programar uma expedição de

campo.

Também é possível fazer anotações em qualquer imagem, acrescentar texto, fotografias, vídeos e *links* da Internet. O San Diego Natural History Museum, por exemplo, está mapeando as plantas do San Diego County (programas semelhantes estão sendo realizados em muitos outros locais). Um botânico de campo voluntário, após usar um dispositivo de GPS para localizar com precisão sua localização, consegue fazer uma lista detalhada de todas as espécies de plantas nas vizinhanças e transferir (*upload*) a lista para o mapa-mestre do museu, com fotografias da paisagem e de outras características naturais.

Com centenas dessas anotações, o mapa (*map*) pode, por exemplo, ser empregado para determinar a disseminação de um cacto invasor ou para compreender as barreiras à polinização de uma rara planta florífera. Um mapa – tecnicamente denominado mapa de sobreposição (*overlay*) – de uma fonte pode ser superposto a mapas de outras fontes. A combinação de sobreposições consegue mostrar, por exemplo, se uma planta rara específica está próxima a um desenvolvimento proposto ou se um cacto invasor está ultrapassando os limites do *habitat* de um pássaro canoro ameaçado de extinção. A melhor aplicação do programa é, provavelmente, a possibilidade de buscar padrões nos dados coletados.

Atualmente os biólogos estão pensando em como o Google Earth pode ser mais utilizado para estudar o meio ambiente. Com o uso dessa ferramenta por milhões de usuários nos próximos anos, esse e outros programas semelhantes se tornarão cruciais para a compreensão e a proteção da biodiversidade do planeta.



A



B

**Mount Mabu.** **A.** Imagem de satélite mostrando o Monte Mabu como uma mancha de coloração verde-escura circundada por áreas mais claras de terras cultivadas e assentamentos humanos. As áreas verde-escuras esparsas sugerem a extensão original da floresta, agora degradada por queimadas e exploração da floresta. **B.** O botânico Jonathan Timberlake anotando seus achados sobre a vegetação que cresce nas escarpas do Monte Mabu.

Muitos dos estudos em sistemática molecular tiveram resultados surpreendentes. Por exemplo, a planta parasita *Rafflesia* (ver Figura 19.5B), que apresenta flores gigantes, é colocada na ordem Malpighiales com espécies como poinsettia (*Euphorbia pulcherrima*), que apresenta flores minúsculas. Além disso, as dez famílias de angiospermas que formam associações simbióticas com bactérias fixadoras de nitrogênio nos nódulos das raízes (ver Capítulo 29), que por muito tempo se acreditou terem evoluído de modo independente a capacidade de fixar nitrogênio, pertencem a um único clado, com algumas famílias que não fixam nitrogênio. Além disso, a planta aquática lótus (*Nelumbo*) (ver Figura 20.9B), que durante muito tempo se acreditou ser relacionada com nenúfar ou outras plantas floríferas aquáticas, é na verdade mais próxima do sicômoro ou plátano (*Platanus*),

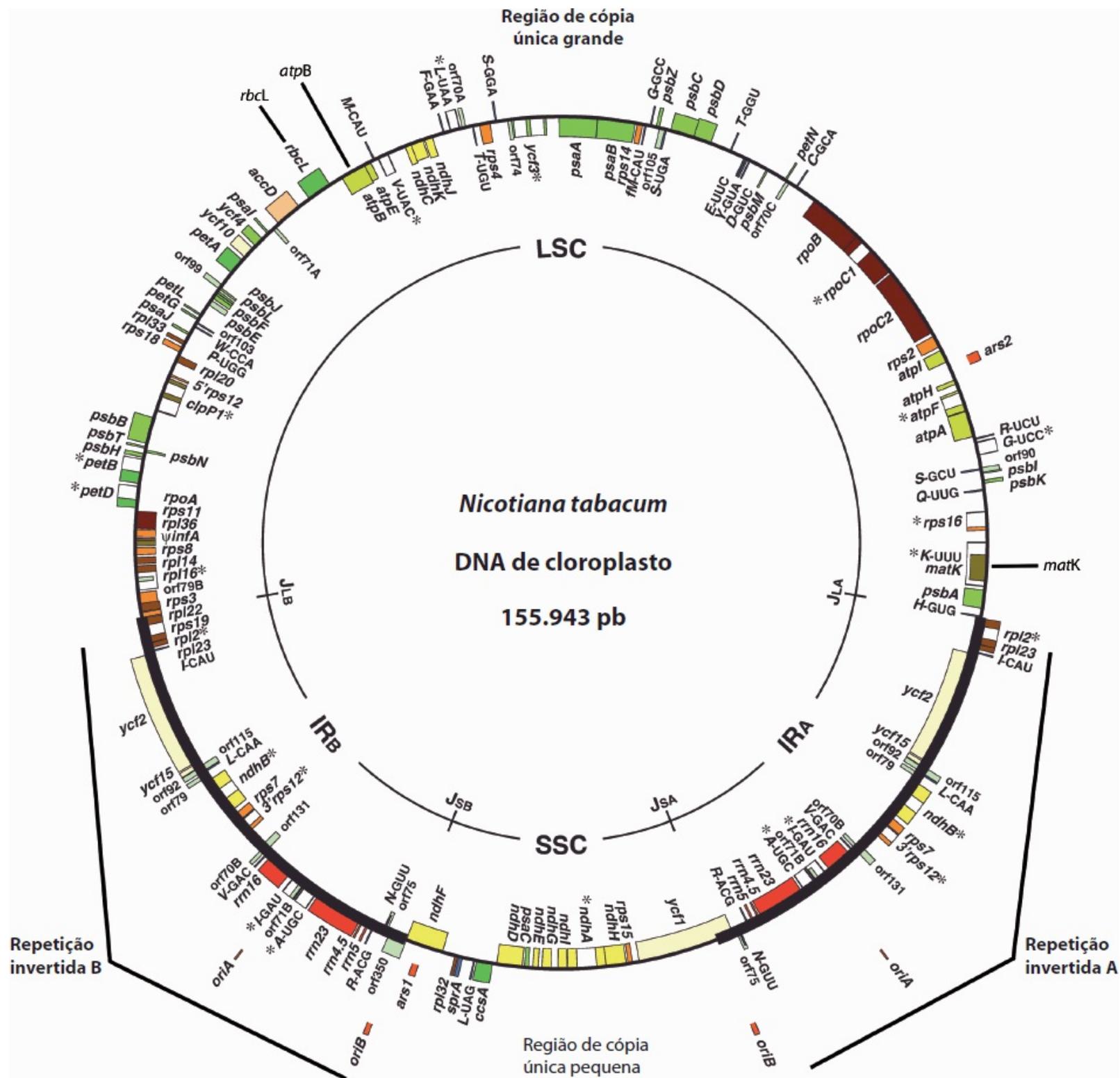
juntamente com as árvores e arbustos da família Proteaceae, que inclui o gênero *Macadamia*.

## O cloroplasto tem sido a principal fonte de dados de sequência do DNA vegetal

Como foi mostrado no Capítulo 3, o genoma do cloroplasto existe como uma molécula circular de DNA. Na maioria das plantas é constituído por 135 a 160 pares de quilobases (pkb), o menor dos três genomas vegetais. O genoma mitocondrial (também circular) é constituído por 200 a 2.500 pkb, e o genoma nuclear é muito maior, com  $1,1 \times 10^6$  a  $1,1 \times 10^{11}$  pkb.

O genoma do cloroplasto caracteriza-se pela existência de duas regiões que codificam os mesmos genes, mas em sentidos opostos. Essas regiões são conhecidas como *repetições invertidas* e, entre elas, existe uma pequena região de cópia única e uma grande região de cópia única (Figura 12.6).

Os especialistas em sistemática molecular estão interessados principalmente na criação de um grande banco de dados de sequências do gene *cloroplasto rbcL*, que codifica a subunidade maior da enzima Rubisco do ciclo de Calvin (Capítulo 7). O gene *rbcL* é encontrado em todos os eucariotos fotossintetizantes e nas cianobactérias, sendo especialmente adequado para a análise das relações entre grandes grupos de plantas. Além de ser um gene de cópia simples e com evolução lenta, não tem íntrons e é grande o suficiente (1.428 pares de bases) para preservar um número significativo de caracteres filogeneticamente informativos. Por causa de sua lenta taxa de alteração, o gene *rbcL* não é muito útil na resolução das correlações entre gêneros próximos ou das correlações dentro de um mesmo gênero. Outros genes de cloroplastos já foram usados para esses propósitos. Os dados referentes a *atpB*, o gene que codifica uma subunidade de ATP sintase, em combinação com dados sobre o gene *rbcL*, foram úteis no aprimoramento dos conhecimentos sobre as correlações entre os angiospermas.



**12.6 Mapa gênico de um cloroplasto.** Esse diagrama do DNA do cloroplasto do tabaco (*Nicotiana tabacum*) mostra a localização de alguns genes importantes, as repetições invertidas (IRA e IRB) e as regiões de cópia única, grande (LSC) e pequena (SSC). Observe a localização dos genes *rbcL*, *atpB* e *matK*.

Relativamente poucos estudos utilizaram genes mitocondriais ou nucleares para o estudo da sistemática molecular das plantas. Alguns genes nucleares, como o que codifica a álcool desidrogenase, estão sendo utilizados mais frequentemente.

### O código de barras de DNA é um meio de identificação rápida de espécies

O código de barras de DNA, uma criação de Paul Hebert, um geneticista da University of Guelph

(Ontario), fundamenta-se no Universal Product Code, o conhecido código de barras encontrado em muitos produtos comerciais (Figura 12.7). Para a identificação de espécies animais, Hebert sugeriu a análise de um pequeno segmento do gene da citocromo oxidase mitocondrial 1, denominado gene *cox1* ou *COI*, que é encontrado nas mitocôndrias de todos os animais, e o seu uso como um código de barras de DNA universal. Esse pequeno segmento do gene *COI* habitualmente possibilita a identificação bem definida da espécie animal. Embora haja uma grande variação entre as espécies, a variação é mínima de um indivíduo para outro.



**12.7 Código de barras de *Fritillaria meleagris* (Liliaceae).** Cada uma das quatro bases do DNA – adenina, timina, guanina e citosina – é representada por uma linha de coloração diferente nesse código de barras (baseado no gene *rbcL*).

Todavia, a região padrão de *COI* não é adequada como código de barras de DNA para a maioria das plantas porque seus genes mitocondriais evoluem muito lentamente e não permitem a diferenciação acurada das espécies. Duas regiões codificadoras de plastídios, *rbcL* e *matK*, foram recomendadas como código de barras primordial pelo Plant Working Group of the Consortium for the Barcode of Life. Essas duas regiões podem ser suplementadas por outros marcadores conforme a necessidade. Embora o código de barras baseado em *rbcL* e *matK* seja melhor para algumas plantas

do que para outras, os estudos mostraram que identificou corretamente 72% de todas as espécies, na média e agrupou 100% das plantas no gênero correto.

O código de barras de DNA deve ajudar bastante na identificação e na classificação de organismos, além de mapear a magnitude da diversidade biológica. Até recentemente, os taxonomistas precisavam das flores ou frutos de uma planta para identificá-la, mas eles estão disponíveis apenas em determinadas épocas do ano. O código de barras de DNA possibilita que qualquer parte da planta em qualquer estágio de desenvolvimento seja usada para esse propósito.

## Principais grupos de organismos | Bacteria, Archaea e Eukarya

No tempo de Lineu, como já mencionamos, três reinos eram reconhecidos – animais, plantas e minerais – e, até relativamente pouco tempo, era comum classificar todo ser vivo como animal ou planta. O reino Animalia incluía aqueles organismos que se mexiam, comiam coisas e cujos corpos cresciam até um certo tamanho e depois paravam de crescer. O reino Plantae compreendia todos os seres vivos que não se mexiam nem comiam e que cresciam indefinidamente. Assim os fungos, as algas e as bactérias ou procariotos eram agrupados com as plantas, e os protozoários – os organismos de uma célula que comiam e se mexiam – eram classificados como animais. Jean Baptiste de Lamarck, Georges Cuvier e a maior parte dos outros biólogos dos séculos 18 e 19 continuaram a pôr todos os organismos em um ou outro desses reinos. Essa velha divisão entre plantas e animais ainda se reflete na organização dos livros-texto universitários, inclusive este. Por esse motivo, além de plantas, incluímos algas, fungos e procariotos neste texto.

No século 20, novos dados começaram a surgir. Isso foi em parte graças aos aperfeiçoamentos no microscópio de luz e ao subsequente desenvolvimento do microscópio eletrônico. Também se deveu à aplicação de técnicas bioquímicas para estudos sobre as diferenças e as similaridades entre os organismos. Como resultado, o número de grupos reconhecidos como constituintes de reinos diferentes aumentou. As novas técnicas revelaram, por exemplo, as diferenças fundamentais entre as células procarióticas e as eucarióticas. Essas diferenças eram suficientemente grandes para justificar que os organismos procarióticos fossem alojados em um reino separado, Monera. Na década de 1970, a análise de RNA ribossomial por Carl Woese na University of Illinois forneceu a primeira evidência de que o mundo está dividido em três grupos ou domínios – *Bacteria*, *Archaea* e *Eukarya* (Figuras 12.8 e 12.9). Os domínios Bacteria (bactérias) e Archaea (arqueas) são procariotos. O domínio Eukarya engloba todos os eucariotos. A Tabela 12.3 resume algumas das principais diferenças entre os três domínios.



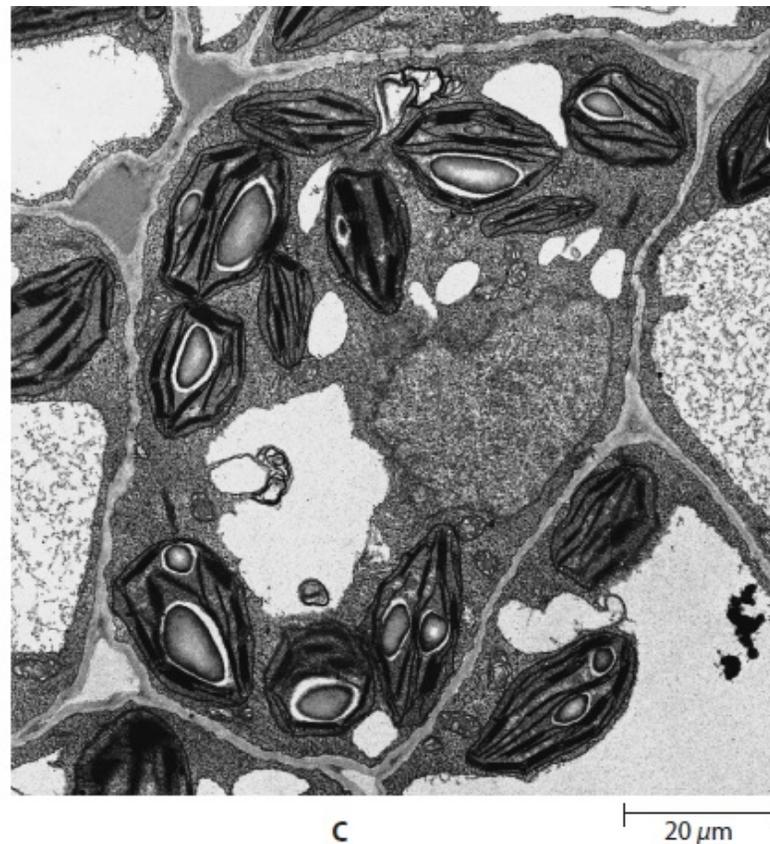
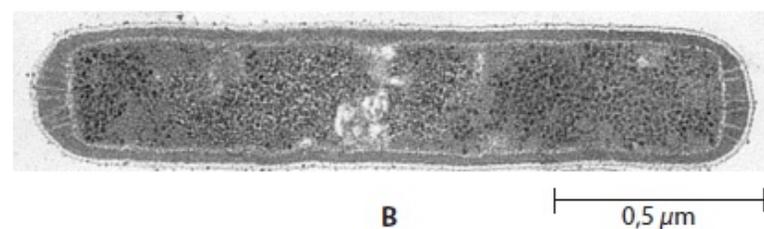
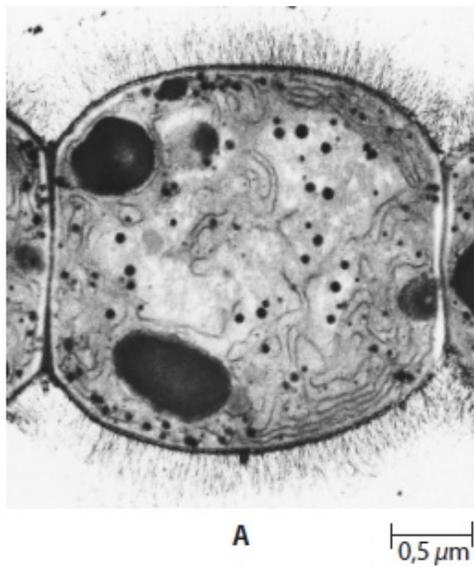
**12.8 Correlações evolutivas dos três domínios da vida.** Como se vê nesse diagrama, todos os seres vivos

compartilham um ancestral procariótico muito antigo e os domínios Archaea e Eukarya compartilham um ancestral mais recente entre si, e não com o domínio Bacteria.

Inicialmente, o domínio Eukarya consistia em quatro reinos: Protista, Fungi, Animalia e Plantae. Todavia, com o aparecimento da sistemática molecular e da comparação das sequências de DNA, além da comparação das características celulares, constatou-se que os protistas não constituíam um grupo monofilético. Mais recentemente, os pesquisadores aventaram que os eucariotos consistem em sete grupos, denominados supergrupos (Figura 12.10). Um *supergrupo* seria um intermediário entre um domínio e um reino. Todos os supergrupos incluem filos de protistas. A maioria é totalmente constituída por protistas. Os reinos Fungi (fungos) e Animalia (animais) e seus “parentes” unicelulares estão no supergrupo Opisthokonta. O reino Plantae (plantas terrestres), com suas algas correlatas, pertence a um supergrupo sem uma denominação oficial. As denominações sugeridas para esse supergrupo foram contestadas por vários estudos filogenômicos recentes. A divisão dos eucariotos em supergrupos ainda está sendo investigada e deve ser considerada um projeto em andamento.

## Origem dos eucariotos

Uma das séries de eventos mais notáveis que ocorreram na evolução da vida na Terra foi a transformação de células procarióticas relativamente simples em células eucarióticas com organização complexa. Você deve se lembrar, do Capítulo 3, de que as células eucarióticas são tipicamente muito maiores do que as procarióticas e que seu DNA, que é muito mais estruturado, está contido dentro do envoltório nuclear. Além de ter um citoesqueleto interno, células eucarióticas diferem ainda mais das procarióticas por possuírem mitocôndrias e, em plantas e algas, cloroplastos, que têm mais ou menos o tamanho de uma célula procariótica.

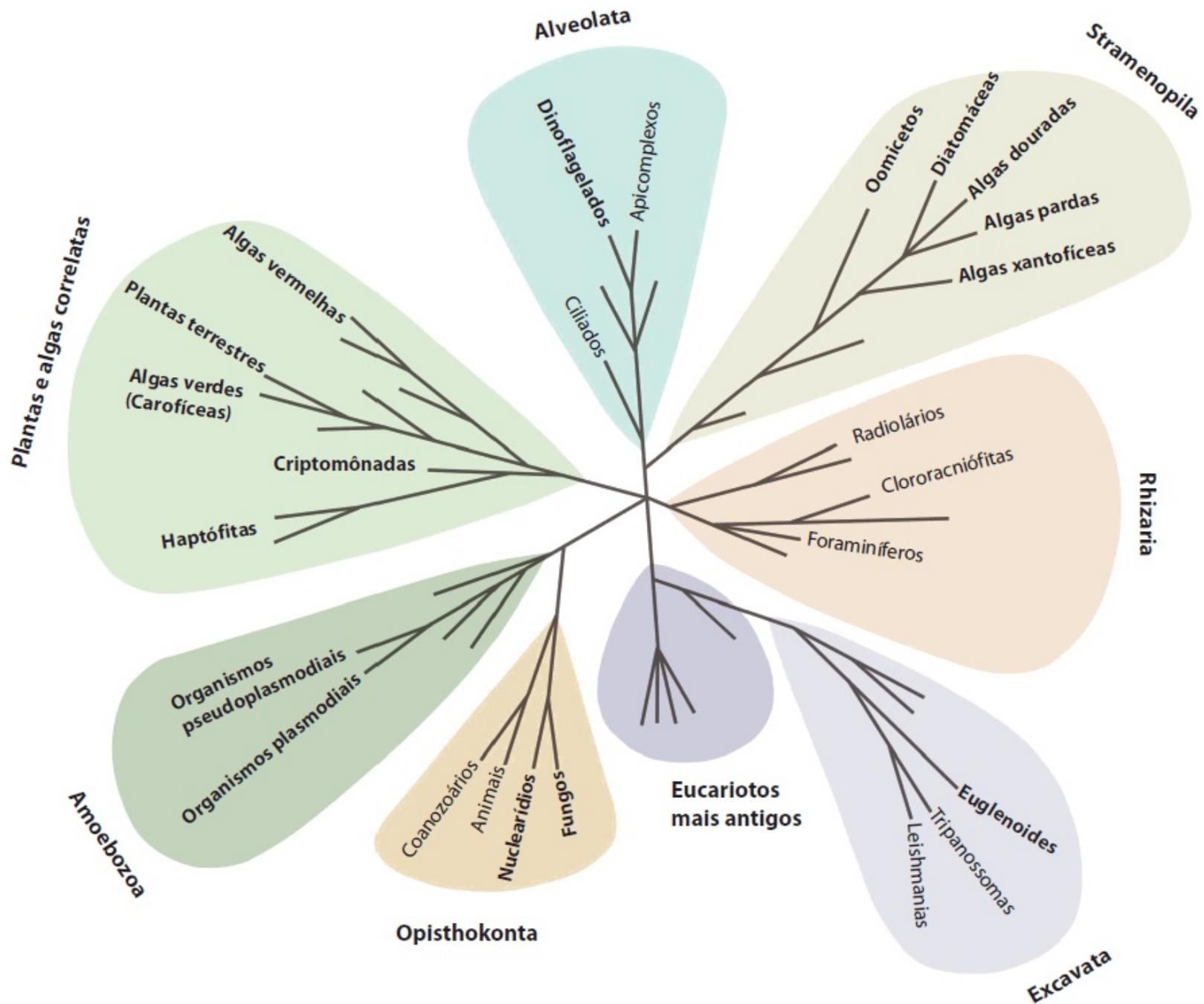


**12.9 Representantes dos três domínios.** Micrografias eletrônicas de **(A)** um procarioto, a cianobactéria *Anabaena* (domínio Bacteria); **(B)** outro procarioto, *Methanothermus fervidus* (domínio Archaea); e **(C)** uma célula eucariótica, da folha de beterraba (*Beta vulgaris*) (domínio Eukarya). A cianobactéria é um habitante comum de lagoas, enquanto *Methanothermus*, adaptada a altas temperaturas, cresce melhor entre 83 e 88°C. Repare na maior complexidade da célula eucariótica, com seus conspícuos núcleo e cloroplastos, além de seu tamanho muito maior (observe as escalas).

**Tabela 12.3** Algumas das principais características que distinguem os três domínios de organismos.\*

Característica	Bacteria	Archaea	Eukarya
Tipo de célula	Procariótica	Procariótica	Eucariótica
Envoltório nuclear	Ausente	Ausente	Presente
Número de cromossomos	1	1	Mais de 1
Configuração cromossômica	Circular	Circular	Linear
Organelas (mitocôndrias e plastídios)	Ausente	Ausente	Presente
Citoesqueleto	Ausente	Ausente	Presente
Fotossíntese baseada em clorofila	Presente	Ausente	Presente

\*Repare que algumas das características listadas se aplicam a somente alguns representantes de um domínio particular.



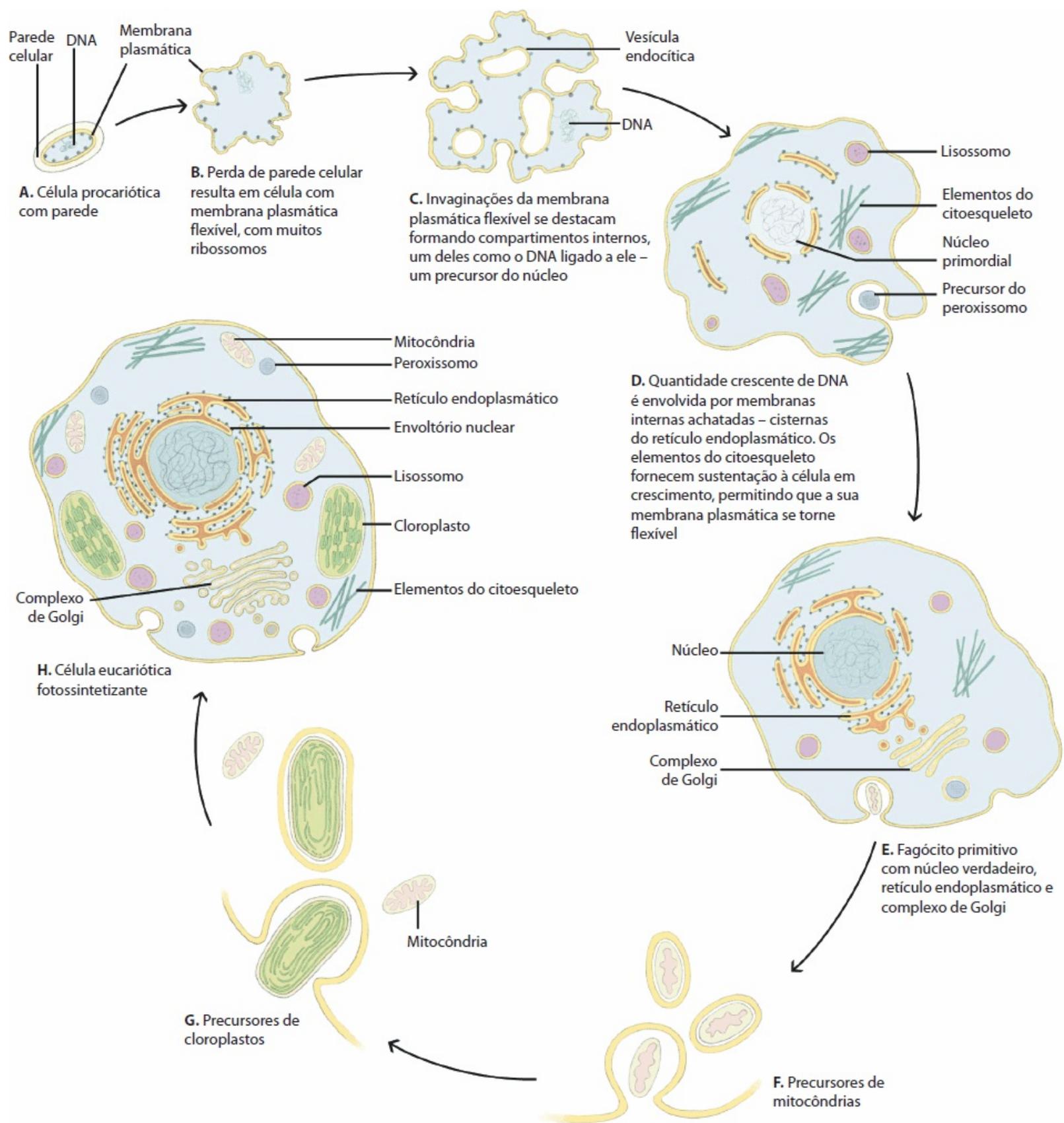
**12.10 Principais linhagens de eucariotos.** No modelo mostrado aqui, os eucariotos são distribuídos em sete supergrupos (Opisthokonta, Amoebozoa, Plantae e algas correlatas, Alveolata, Stramenopila, Rhizaria e Excavata). Subgrupos selecionados foram arrolados para cada supergrupo; aqueles em negrito são descritos neste livro. Apenas três reinos sobreviveram das classificações anteriores: Plantae (plantas terrestres), Fungi (fungos) e Animalia (animais). Todos os outros eucariotos são protistas. Evidências recentes indicam que Stramenopila, Alveolata e Rhizaria podem ser reunidos, formando o clado SAR.

## A teoria da endossimbiose sequencial fornece uma hipótese para a origem de mitocôndrias e cloroplastos

Acredita-se que tanto mitocôndrias quanto cloroplastos sejam descendentes de bactérias que foram capturadas e adotadas por uma *célula hospedeira* ancestral. Esse conceito para a origem de mitocôndrias e cloroplastos é conhecido como *teoria da endossimbiose sequencial*, em que os *endossimbiontes* são os ancestrais procarióticos de mitocôndrias e cloroplastos. Um endossimbionte é um organismo que vive dentro de outro organismo, que é diferente. O processo pelo qual as células

eucarióticas surgiram é chamado endossimbiose *sequencial* porque os eventos não aconteceram simultaneamente – as mitocôndrias definitivamente apareceram antes dos cloroplastos.

**Acredita-se que o sistema de endomembranas tenha surgido a partir de partes da membrana plasmática.** A endossimbiose teve uma profunda influência sobre a diversificação dos eucariotos. A maioria dos especialistas acredita que o processo que estabeleceu uma relação endossimbiótica foi precedido pela transformação de alguma célula hospedeira procariótica em um *fagócito* (o que quer dizer “célula comedora”) primitivo – uma célula capaz de envolver partículas tão grandes quanto bactérias (Figura 12.11). É provável que a célula hospedeira ancestral tenha sido um heterótrofo, sem parede, vivendo em um ambiente que lhe fornecesse alimento. Tais células precisariam de uma membrana plasmática flexível capaz de envolver grandes partículas alimentares mediante a formação de invaginações. Neste cenário, a endocitose era seguida pela quebra das partículas alimentares dentro de vacúolos derivados da membrana plasmática. A membrana plasmática tornou-se flexível pela incorporação de esteróis, e o desenvolvimento de um citoesqueleto (sobretudo microtúbulos) forneceu o mecanismo necessário para capturar comida ou presas e carregá-las para dentro por endocitose. Os lisossomos da célula hospedeira (vesículas delimitadas por membrana que contêm enzimas para a degradação) fundiram-se com os vacúolos digestivos, fragmentando seu conteúdo em compostos orgânicos utilizáveis. As membranas intracelulares derivadas da membrana plasmática gradualmente compartimentalizaram as células hospedeiras, formando o que é conhecido como o sistema de endomembranas da célula eucariótica (Capítulo 3).



**12.11 Origem de uma célula eucariótica fotossintetizante a partir de um procarionte heterotrófico.** **A.** A maior parte dos procariotos contém uma parede celular rígida, então é provável que um passo inicial na transformação de um procarioto em célula eucariótica tenha sido a perda da capacidade do procarioto de formar uma parede celular. **B, C.** Essa forma nua e de vida livre tornou-se capaz de aumentar de tamanho, mudar de forma e envolver objetos extracelulares pela invaginação de sua membrana plasmática (endocitose), resultando na formação de vesículas endocíticas. **D, E.** A internalização de um trecho da membrana plasmática ao qual o DNA estava aderido foi o provável precursor do núcleo. O fagócito primitivo finalmente adquiriu um núcleo verdadeiro contendo uma quantidade aumentada de DNA. Um citoesqueleto pode também ter se desenvolvido a fim de fornecer sustentação interna para a célula sem parede e para promover o

movimento, tanto da célula em si quanto de seus componentes internos. **F.** As mitocôndrias da célula eucariótica tiveram sua origem como endossimbiontes bacterianos, que acabaram por transferir a maior parte de seu DNA para o núcleo do hospedeiro. **G.** Os cloroplastos também são descendentes de bactérias. Eles também acabaram por transferir a maior parte de seu DNA para o núcleo do hospedeiro. **H.** A célula eucariótica fotossintetizante contém um sistema de endomembranas complexo e uma variedade de outras estruturas internas, como os peroxissomos, as mitocôndrias e os cloroplastos mostrados aqui.

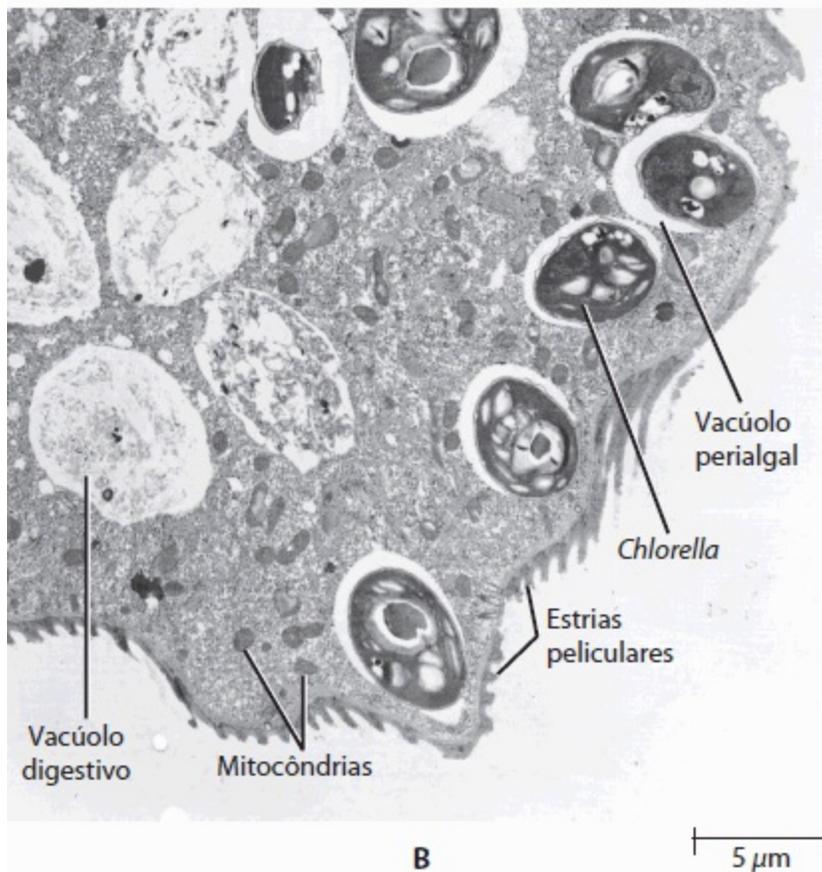
A gênese do núcleo – a principal característica das células eucarióticas – também poderia ter se iniciado por invaginação da membrana plasmática. Em procariotos, a molécula circular de DNA ou cromossomo procariótico é ligada à membrana plasmática. A invaginação dessa porção da membrana plasmática poderia ter resultado no encapsulamento do DNA em um saco intracelular, o núcleo primordial (Figura 12.11).

**Acredita-se que as mitocôndrias e os cloroplastos tenham evoluído a partir de bactérias que foram fagocitadas.** Parte do “caminho” está localizado. Agora existe um fagócito que pode preda bactérias, mas o fagócito ainda não tem mitocôndrias. O próximo passo para o fagócito é não digerir os precursores bacterianos das mitocôndrias (ou cloroplastos), mas adotá-los estabelecendo uma relação simbiótica (“vivendo juntos”).

A *Vorticella* de coloração verde mostrada na Figura 12.12 é um exemplo de protista moderno que estabelece endossimbioses com certas espécies da alga verde *Chlorella*. As células da alga permanecem intactas dentro das células hospedeiras como endossimbiontes, fornecendo produtos fotossintéticos úteis ao hospedeiro heterotrófico. Em troca, a alga recebe do hospedeiro nutrientes minerais essenciais. Há muitos exemplos de endossimbiontes procarióticos (bacterianos) e eucarióticos em outros protistas, assim como nas células de uns 150 gêneros de animais invertebrados de água doce e salgada. Endossimbiontes algais, inclusive aqueles que ocorrem nos pólipos de corais que formam recifes, aumentam a produtividade e a sobrevivência do hospedeiro (ver Capítulo 15).



A



B

5  $\mu\text{m}$

**12.12 Endossimbiose em *Vorticella*.** **A.** Cada célula em forma de sino do protozoário *Vorticella* contém numerosas células da alga autotrófica e endossimbiótica *Chlorella*. **B.** Micrografia eletrônica de uma *Vorticella* contendo células de *Chlorella*. Cada célula da alga se encontra em um vacúolo separado (vacúolo perialgal), formado por uma única membrana. O protozoário dá à alga proteção e nutrientes minerais, enquanto a alga produz carboidratos que servem como alimento para a célula do hospedeiro heterotrófico.

A transformação de um endossimbionte em uma organela em geral envolveu a perda da parede

celular do endossimbionte (se houvesse uma), além de outras estruturas desnecessárias. Ao longo da evolução, o DNA do endossimbionte e muitas de suas funções foram gradualmente sendo transferidas para o núcleo do hospedeiro. Por isso, os genomas das mitocôndrias e dos cloroplastos modernos são pequenos se comparados ao genoma nuclear. Embora a mitocôndria ou o cloroplasto não possa viver fora de uma célula eucariótica, ambos são organelas que se autorreplicam e retiveram muitas das características de seus ancestrais procarióticos.

Existe um consenso de que as mitocôndrias evoluíram a partir de uma alfa-proteobactéria em um ancestral comum de todos os eucariotos existentes atualmente. Em contrapartida, existe uma crença universal de que os cloroplastos das algas (ver Capítulo 15) evoluíram a partir de cianobactérias endossimbiontes por três tipos principais de endossimbiose. As plantas terrestres, por sua vez, herdaram seus cloroplastos de algas verdes.

Os três tipos de endossimbiose envolvidos na origem evolutiva dos plastídios de algas são designados como endossimbiose primária, secundária e terciária. Na *endossimbiose primária*, as cianobactérias ingeridas pelo hospedeiro eucariótico evoluíram para plastídios primários, cada um deles delimitado por um envoltório constituído por duas membranas (Figura 12.13A). Os plastídios primários são encontrados em algas vermelhas e verdes e nas glaucófitas (um pequeno grupo de algas de água doce que contêm plastídios azul-esverdeados semelhantes às cianobactérias). Há controvérsia quanto aos plastídios primários terem se originado mais de uma vez; contudo, muitos especialistas acreditam na existência de um ancestral comum.

Na *endossimbiose secundária*, as células eucarióticas contendo plastídios são englobadas por outra célula eucariótica e evoluem para plastídios secundários (Figura 12.13B). Esses plastídios se caracterizam pela existência de três ou quatro membranas. Das linhagens de algas comentadas neste livro, os plastídios secundários são encontrados em haptófitas, na maioria dos criptófitas (ou criptomônadas) e em muitos euglenoides, dinoflagelados e estramenópilos.

Na *endossimbiose terciária*, as células eucarióticas apresentam um plastídio derivado de um endossimbionte com um plastídio secundário. O envoltório dos plastídios terciários é constituído por mais de duas membranas. Os plastídios terciários derivam independentemente de endossimbiontes de criptomônadas, haptófitos ou diatomáceas com plastídios secundários sendo encontrados em várias espécies de dinoflagelados.

## Protistas e reinos dos eucariotos

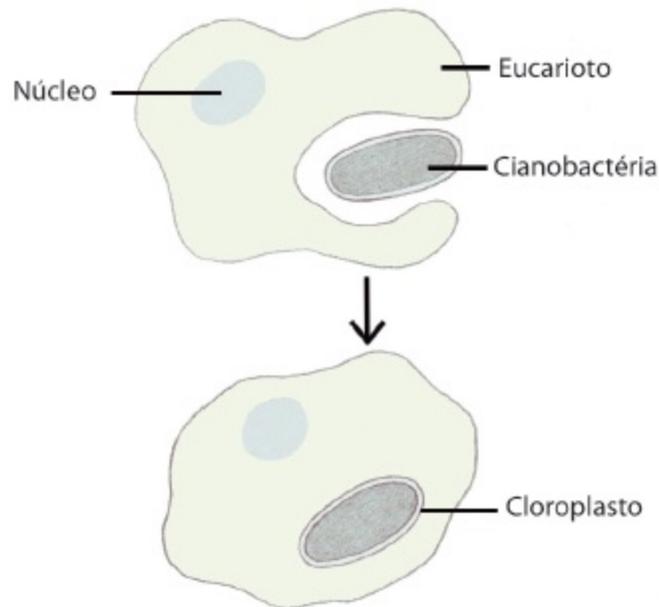
A seguir apresentaremos uma sinopse dos protistas e dos três reinos incluídos no domínio Eukarya (ver Tabela 12.4, que não inclui o reino Animalia).

### O reino Fungi inclui eucariotos multicelulares absorvedores

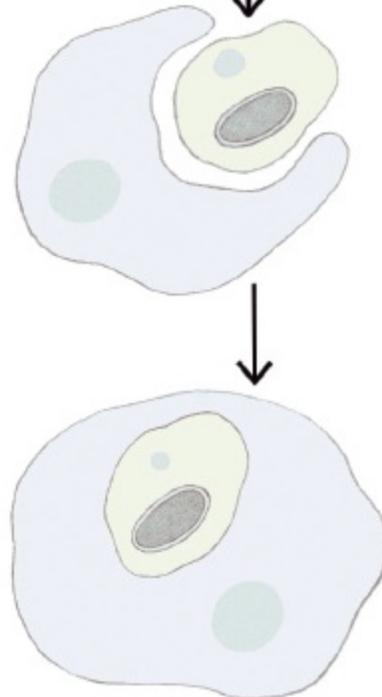
Os membros do reino Fungi (fungos), que são eucariotos filamentosos, sésseis e sem plastídios ou pigmentos fotossintéticos, absorvem seus nutrientes tanto de organismos mortos quanto vivos (Figura 12.14). Os fungos tradicionalmente foram agrupados com as plantas, mas não resta mais dúvida de que os fungos são uma linhagem evolutiva independente. Além disso, as comparações de sequências de RNA ribossômico indicam que os fungos têm parentesco mais próximo com animais do que com as plantas. Aparentemente, animais e fungos divergiram há 1,5 milhão de anos, com os fungos se

originando de protistas muito próximos ao gênero moderno *Nuclearia*. Além de seu hábito de crescimento filamentoso, os fungos pouco têm em comum com qualquer um dos grupos protistas que foram classificados como algas. Por exemplo, as paredes celulares de fungos incluem, caracteristicamente, uma matriz de quitina. As estruturas nas quais os fungos formam seus esporos são frequentemente complexas. Os ciclos reprodutivos dos fungos, que também podem ser bastante complexos, tipicamente envolvem tanto os processos sexuais quanto os assexuais. Os fungos são discutidos no Capítulo 14.

**A. Endossimbiose primária**



**B. Endossimbiose secundária**



**12.13 Endossimbiose e a origem dos cloroplastos.** **A.** Na endossimbiose primária, uma cianobactéria de vida livre é absorvida por uma célula eucariótica, mas não é digerida. A cianobactéria acaba se transformando em um cloroplasto. **B.** Na endossimbiose secundária, uma célula eucariótica que já havia adquirido um cloroplasto por endocitose primária é capturada por uma segunda célula eucariótica.

**Tabela 12.4** Classificação de organismos vivos incluí dos neste livro.

---

**Domínios procarióticos**

Bacteria (bactérias)

Archaea (arqueas)

---

**Domínio eucariótico**

Eukarya (eucariotos)

Reino Fungi (fungos)

Filo Microsporidia (microsporídios)

Chytrids (critídios)

Zygomycetes (zigomicetos)

Filo Glomeromycota (glomeromicetos)

Filo Ascomycota (ascomicetos)

Filo Basidiomycota (basidiomicetos)

Protistas

Algas

Euglenoides

Filo Cryptophyta (criptófitas)

Filo Haptophyta (haptófitas)

Dinoflagelados

Classe Bacillariophyceae (diatomáceas)\*

Classe Chrysophyceae (algas douradas)\*

Classe Xanthophyceae (algas amarelo-esverdeadas)\*

Classe Phaeophyceae (algas pardas)\*

Filo Rhodophyta (algas vermelhas)

Algas verdes

Protistas heterotróficos

Filo Oomycota (oomicetos)+

Filo Myxomycota (organismos plasmódiais)

Filo Dictyosteliomycota (organismos pseudoplasmodiais)

## Reino Plantae

### Briófitas

Filo Marchantiophyta (hepáticas)

Filo Bryophyta (musgos)

Filo Anthocerotophyta (antóceros)

### Plantas vasculares

Plantas vasculares sem sementes

Filo Lycopodiophyta (licófitas)

Filo Monilophyta (samambaias e cavalinhas)

### Plantas com sementes

Filo Coniferophyta (coníferas)

Filo Cycadophyta (cicas)

Filo Ginkgophyta (ginkgo)

Filo Gnetophyta (gnetófitas)

Filo Anthophyta (angiospermas)

\*Essas algas são conhecidas como estramenópilos fotossintéticos.  
+Os oomicetos são heterotróficos ou sem plastídios, estramenópilos.

## O reino Animalia inclui eucariotos multicelulares que ingerem alimentos

Os animais são organismos multicelulares com células eucarióticas sem paredes celulares, plastídios ou pigmentos fotossintéticos. A nutrição é sobretudo por ingestão – o alimento é consumido por meio de uma boca ou outra abertura – com digestão que ocorre em uma cavidade interna. Em algumas formas, contudo, a nutrição se dá por absorção, e alguns grupos não possuem cavidade digestiva interna. O nível de organização e de diferenciação dos tecidos em animais complexos excede em muito aquele dos outros reinos, sobretudo com a evolução de sistemas sensoriais e neuromotores. A mobilidade do organismo ou de suas partes componentes, em formas sésseis, é baseada em fibrilas contráteis. A reprodução é predominantemente sexuada. Não discutiremos os animais neste livro, a não ser algumas de suas interações com plantas e outros organismos.

## Os protistas incluem eucariotos unicelulares, coloniais e multicelulares simples

Os protistas (Figura 12.15) compreendem todos os organismos tradicionalmente vistos como protozoários (“animais” de uma célula), que são heterótrofos, assim como as algas, que são autótrofos. Também estão entre os protistas alguns conjuntos de organismos heterotróficos, que tradicionalmente foram agrupados com os fungos – inclusive os oomicetos (filo Oomycota), os organismos plasmodiais (filo Myxomycota) e os organismos pseudoplasmodiais (filo Dictyosteliomycota).

Os ciclos reprodutivos de protistas são variados, mas tipicamente envolvem tanto a divisão celular quanto a reprodução sexuada. Os protistas podem locomover-se por meio de flagelos (9+2) (ver Figura 3.28) ou cílios, ou por movimento ameboide; alguns podem não ter mobilidade. Um grupo de protistas, as algas verdes, é claramente muito relacionado com as briófitas e as plantas vasculares, e com certeza é o grupo ancestral a partir do qual estas derivaram. Neste livro, consideramos as briófitas e as plantas vasculares, adaptadas para a vida terrestre, as integrantes do reino Plantae. Alguns biólogos que estudam a evolução das plantas, no entanto, reúnem algas verdes, briófitas e plantas vasculares em um clado chamado *plantas verdes* ou *viridófitas*. As briófitas e as plantas vasculares são nesse caso chamadas “plantas terrestres”.

Em resumo, os protistas são parafiléticos e incluem um conjunto muito heterogêneo de eucariotos unicelulares, coloniais e multicelulares, que não possuem as características distintivas de fungos, animais ou plantas (briófitas e plantas vasculares). Os protistas serão discutidos no Capítulo 15.

## O reino Plantae inclui eucariotos fotossintetizantes e multicelulares

As plantas – com três filos de briófitas (hepáticas, musgos e antóceros) e os sete filos atuais de plantas vasculares – constituem um reino com organismos fotossintetizantes adaptados à vida no ambiente terrestre (Figura 12.16). Todas as plantas são multicelulares e compostas de células eucarióticas que contêm vacúolos e são envoltas por paredes celulares constituídas por celulose. Sua principal forma de nutrição é a fotossíntese, embora algumas plantas se tenham tornado heterótrofas. A diferenciação estrutural ocorreu durante a evolução das plantas no ambiente terrestre, com tendências em direção à evolução de órgãos especializados para a fotossíntese, fixação e sustentação. Em plantas mais complexas, tal organização produziu tecidos fotossintetizantes, vasculares e de revestimento especializados. A reprodução em plantas é sobretudo sexuada, com ciclos de alternância de gerações haploides e diploides. Nos membros mais avançados do reino, a geração haploide (o gametófito) foi reduzida durante o curso da evolução. A característica unificadora de Plantae é a presença de um embrião durante a fase esporofítica do ciclo de vida. Por isso, o termo “embriófita” tornou-se sinônimo de “planta”. As briófitas serão discutidas no Capítulo 16 e as plantas vasculares, nos Capítulos 17 a 20.



A



B



C



D

**12.14 Fungos.** **A.** Líquen vermelho esbranquiçado, *Herpothallon sanguineum*, crescendo em um tronco de árvore no Corkscrew Swamp Sanctuary na Flórida (EUA). **B.** Fungo conhecido popularmente como coral-branco da família Clavariaceae. **C.** Cogumelos (gênero provável *Mycena*), com gotas de orvalho, crescendo em uma floresta tropical no Peru. **D.** Fungo bolota-da-terra, *Scleroderma aurantium*.

## Ciclos de vida e diploidia

Os primeiros organismos eucarióticos eram provavelmente haploides e assexuados, mas, uma vez que a reprodução sexuada foi estabelecida entre eles, o caminho estava aberto para a evolução da

diploidia. Parece provável que essa condição tenha surgido pela primeira vez quando duas células haploides se uniram para formar um zigoto diploide; tal evento provavelmente se deu várias vezes. É provável que o zigoto então se tenha dividido imediatamente por meiose (*meiose zigótica*), desta maneira restaurando a condição haploide (Figura 12.17A). Em organismos com esse tipo simples de ciclo de vida – os fungos e algumas algas, incluindo *Chlamydomonas* – o zigoto é a única célula diploide.

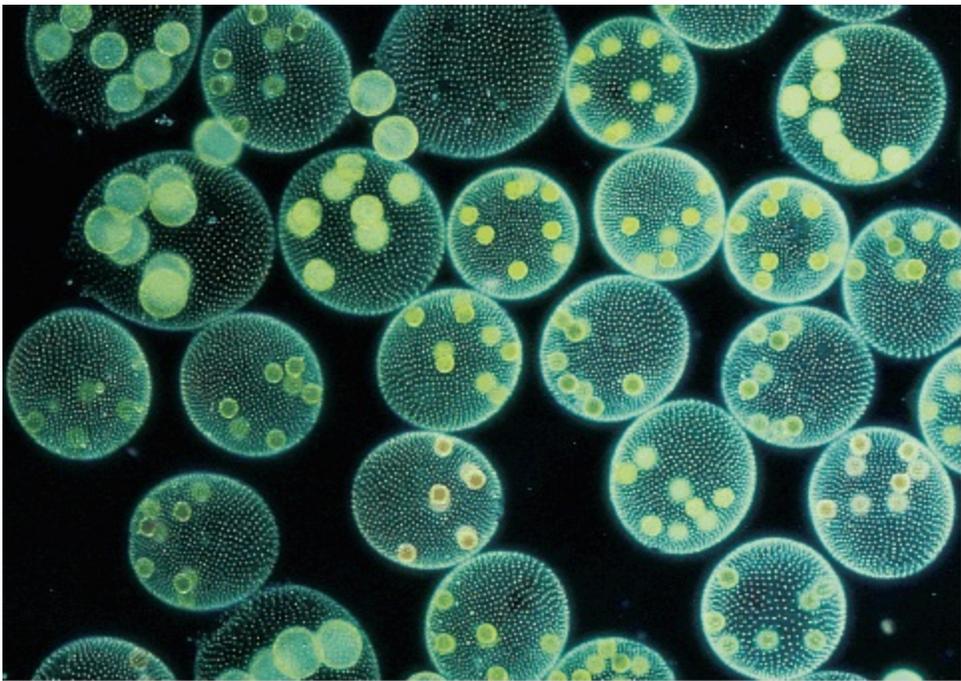
Por “acidente” – que ocorreu em diversas linhagens evolutivas isoladamente – alguns desses zigotos se dividiram de forma mitótica em vez de meiótica e, como consequência, produziram um organismo que era composto de células diploides, com a meiose acontecendo posteriormente. Essa meiose que foi retardada (*meiose gamética*) resulta na produção de gametas e é característica da maior parte dos animais e de alguns protistas (Oomycota, os oomicetos), assim como de algumas algas verdes e pardas (p. ex., *Fucus*, uma alga parda). Esses gametas, ao se encontrarem, fundem-se, um evento que imediatamente restaura o estado diploide (Figura 12.17B). Em animais, como nós mesmos, gametas (óvulos e espermatozoides) são as únicas células haploides. De fato, para todos os organismos que passam por meiose gamética, os gametas são o único estágio haploide.



A



B



C



D



E

**12.15 Protistas.** **A.** Plasmódio de um organismo plasmodial *Physarum* (filo Myxomycota), crescendo sobre uma folha. **B.** *Postelsia palmaeformis*, uma alga parda popularmente conhecida como “palmeirado-mar” (classe Phaeophyceae), crescendo sobre pedras expostas da zona entre marés perto da Ilha de Vancouver, na Colúmbia Britânica (Canadá). **C.** *Volvox*, uma alga verde colonial móvel (classe Chlorophyceae). **D.** *Callophyllis flabellulata*, uma alga vermelha (filo Rhodophyta), fotografada em rochas expostas durante a maré baixa, ao longo da costa central da Califórnia (EUA). **E.** Uma diatomácea em forma de pena (classe

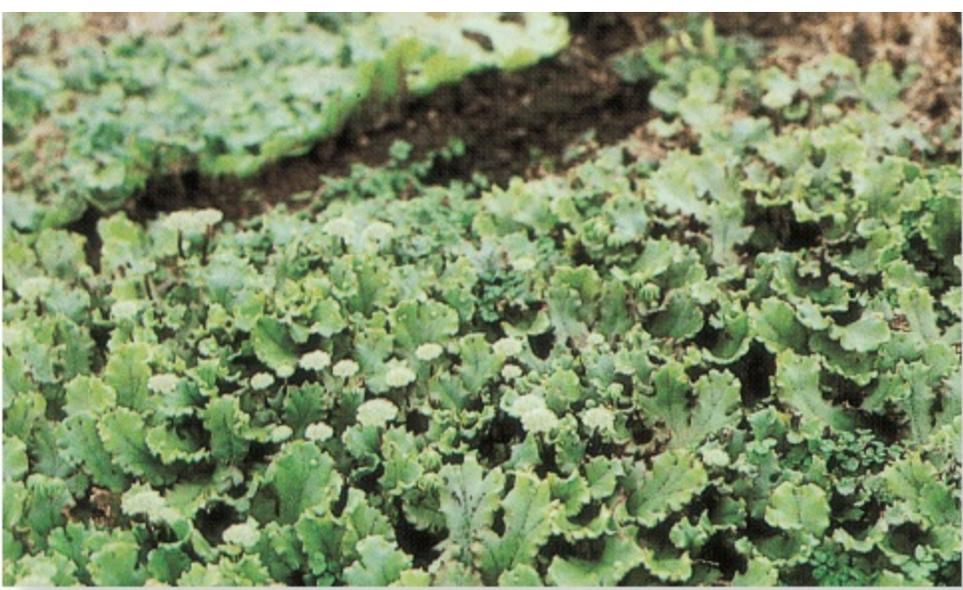
Bacillariophyceae), mostrando a frústula com padrões intrincados característica desse grupo.

Em plantas, a meiose (*meiose esporica*) resulta na produção de esporos, não gametas. Os esporos são células que podem dividir-se diretamente por mitose para produzir um organismo haploide multicelular; isso difere dos gametas, que só podem desenvolver-se após a fusão com outro gameta. Os organismos haploides multicelulares que aparecem em alternância com as formas diploides são encontrados em plantas, assim como em algumas algas pardas, vermelhas e verdes (e em dois gêneros muito relacionados de quitrídios e em um ou mais grupos de protistas não discutidos neste livro). Tais organismos exibem o fenômeno conhecido como *alternância de gerações* (Figura 12.17C). Entre as plantas, a geração haploide e produtora de gametas é chamada *gametófito*, enquanto a geração diploide e produtora de esporos é chamada *esporófito*. Essa mesma terminologia é usada para as algas e algumas vezes para outros grupos também.

Em algumas algas – a maior parte das algas vermelhas, algumas das algas verdes e algumas das algas pardas – as formas haploides e diploides são iguais em aparência externa. Diz-se que tais tipos de ciclo de vida exibem uma alternância de gerações *isomórficas*. Há alguns ciclos de vida, entretanto, em que as formas haploide e diploide não são idênticas. Durante a história desses grupos ocorreram mutações que foram expressas somente em uma geração, embora os alelos estivessem presentes, obviamente, tanto na geração haploide quanto na diploide. Nos ciclos de vida desse tipo, o gametófito e o esporófito tornaram-se notavelmente diferentes um do outro, e uma alternância de gerações *heteromórficas* se originou. Tais ciclos de vida são característicos de plantas e de algumas algas pardas e vermelhas.



A



B



C



D



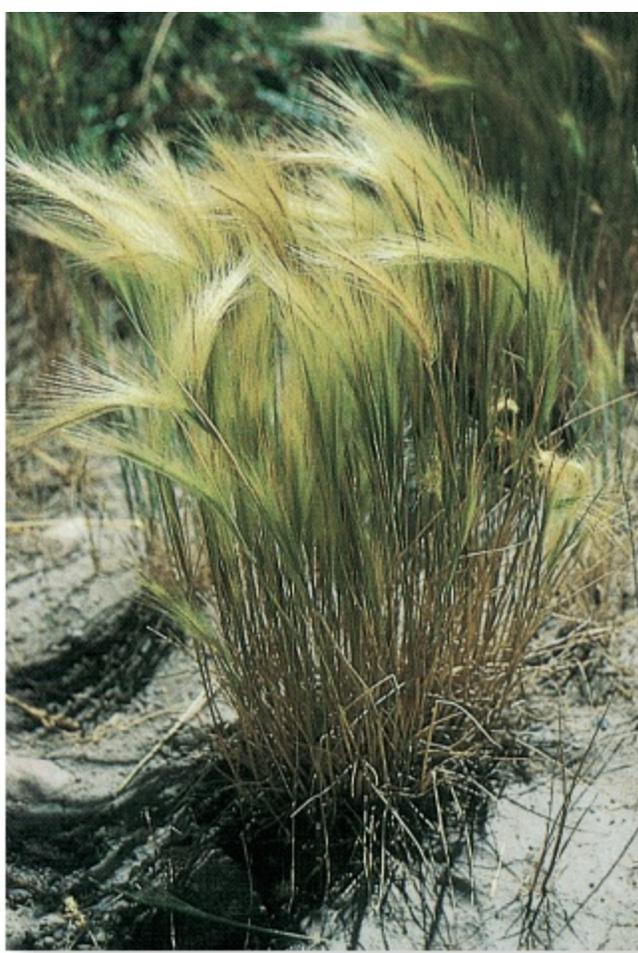
E



F



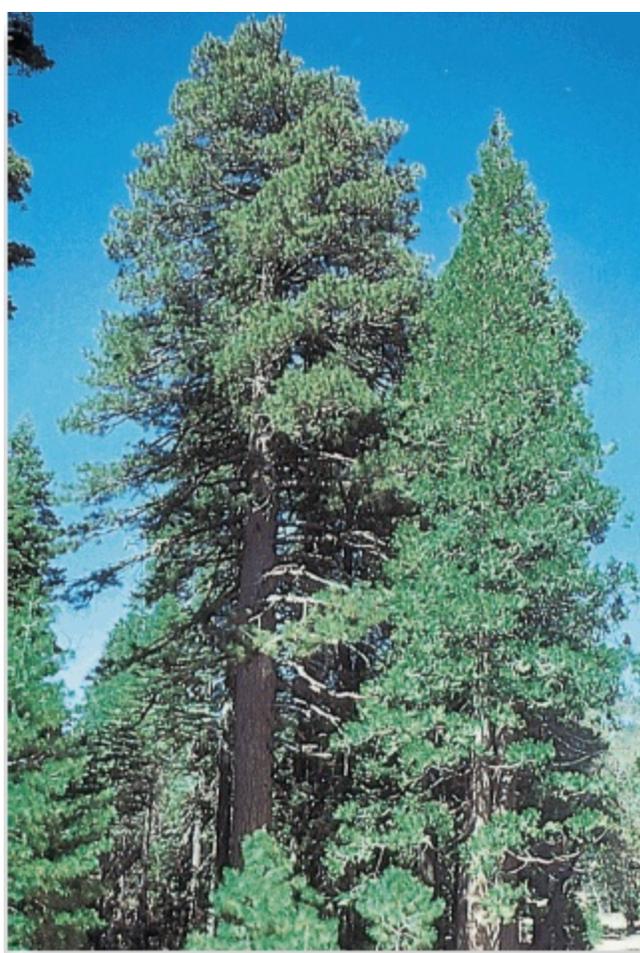
G



H



I

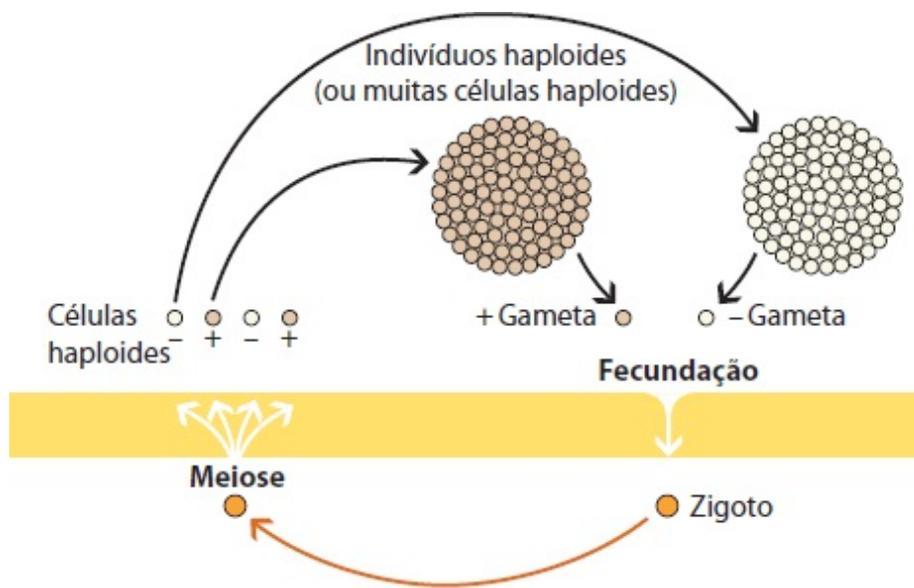


J

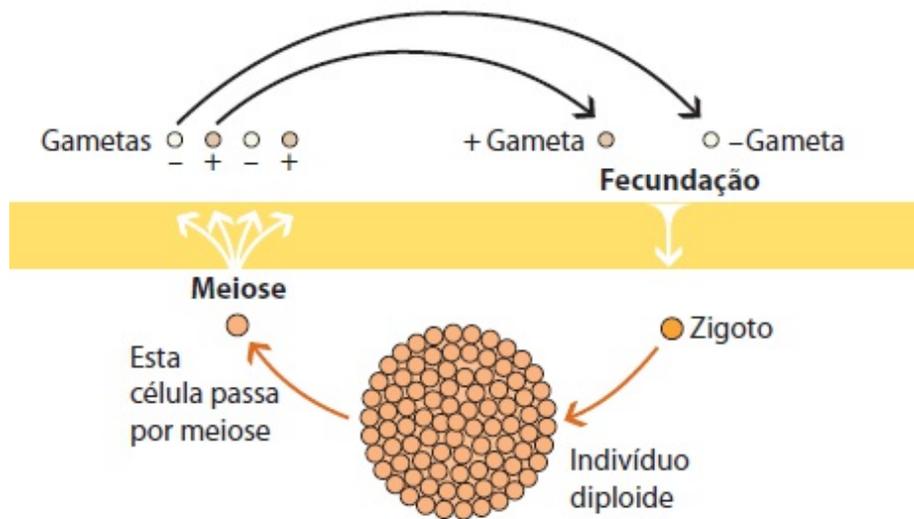
**12.16 Plantas.** **A.** *Sphagnum*, o musgo-do-brejo (filo Bryophyta), forma extensas coberturas em solos encharcados de regiões frias e temperadas do mundo. **B.** *Marchantia* é de longe a mais conhecida dentre as hepáticas talosas (filo Marchantiophyta). É um gênero terrestre de ampla ocorrência, crescendo em solo e rochas úmidas. **C.** *Diphasiastrum digitatum*, um uma licófito (filo Lycopodiophyta). **D.** *Equisetum sylvaticum*, a cavalinha-do-bosque (filo Monilophyta). **E.** *Athyrium filix-femina*, a avenca-do-canadá (filo Monilophyta). **F.** *Taraxacum officinale*, o dente-de-leão, e (**G**) *Echinocereus stramineus*, um cacto, são eudicotiledôneas (filo Anthophyta). **H.** *Hordeum jubatum*, um tipo de cevada (cevada vulpino), e (**I**) *Cymbidium hamsey* × *musita*, uma orquídea, são monocotiledôneas (filo Anthophyta). **J.** *Pinus lambertiana*, o pinheiro (à esquerda) e *Calocedrus decurrens*, o cedro-do-incenso (à direita), são ambos coníferas (filo Coniferophyta).

Nas briófitas (hepáticas, musgos e antóceros), o gametófito é nutricionalmente independente do esporófito e, em geral, maior do que ele, podendo ser estruturalmente mais complexo. Nas plantas vasculares, por outro lado, o esporófito é muito maior e mais complexo do que o gametófito, que depende nutricionalmente do esporófito em quase todos os grupos.

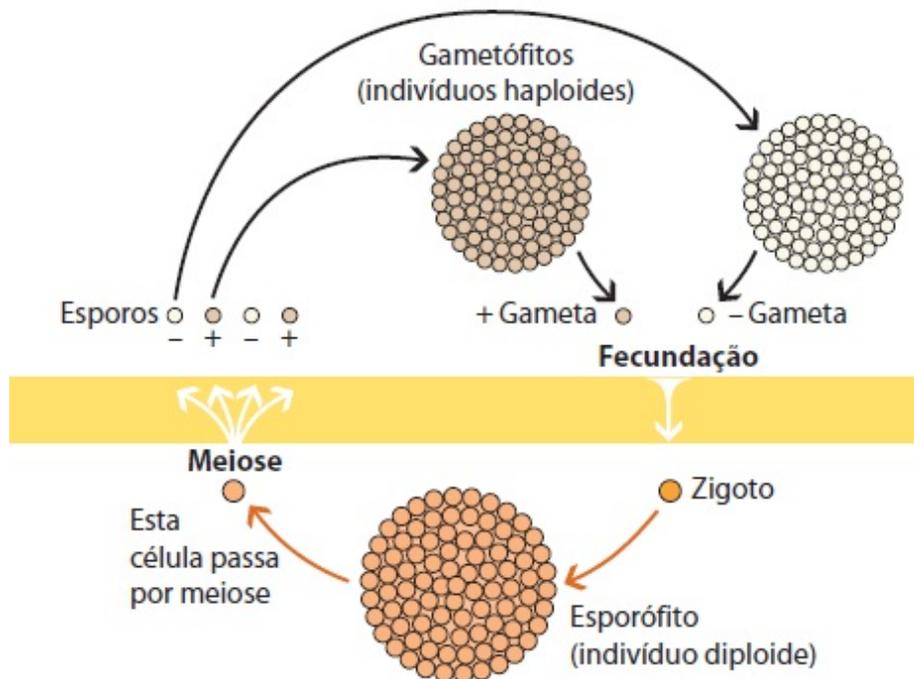
A diploidia permite o armazenamento de mais informação genética e, portanto, talvez possibilite uma expressão mais sutil da base genética do organismo durante o desenvolvimento. Esse pode ser o motivo pela qual o esporófito é a geração grande, complexa e nutricionalmente independente em plantas vasculares. Uma das tendências evolutivas mais claras nesse grupo, que predomina na maior parte dos *habitats* terrestres, é a “dominância” crescente do esporófito e a “supressão” do gametófito. Entre as plantas floríferas, o gametófito feminino é um corpo microscópico que tipicamente consiste em somente sete células, e o gametófito masculino consiste em somente três células. Ambos esses gametófitos são nutricionalmente dependentes do esporófito.



**A. Meiose zigótica** – fungos, algumas algas



**B. Meiose gamética** – animais, alguns protistas e algas



**C. Meiose esporádica ou alternância de gerações** – plantas, muitas algas

**12.17 Principais tipos de ciclos de vida.** Nesses diagramas, a fase diploide do ciclo se dá abaixo da barra amarela e a fase haploide ocorre acima dela. As quatro setas brancas significam os produtos da meiose; a seta branca única representa a fecundação e a formação do zigoto. **A.** Na meiose zigótica, o zigoto divide-se por meiose para formar quatro células haploides. Cada uma dessas células se divide por mitose para produzir ainda mais células haploides ou um indivíduo multicelular haploide que então dá origem a gametas por diferenciação. Esse tipo de ciclo de vida é encontrado em várias algas e nos fungos. **B.** Na meiose gamética, os gametas haploides são formados por meiose em um indivíduo diploide e se fundem para formar um zigoto diploide que se divide para produzir outro indivíduo diploide. Esse tipo de ciclo de vida é característico da maior parte dos animais e de alguns protistas, assim como algumas algas verdes e pardas. **C.** Na meiose esporica, o esporófito ou indivíduo diploide produz esporos haploides como resultado de meiose. Em vez de funcionar como gametas, esses esporos passam por divisão mitótica. Isso dá origem a indivíduos multicelulares haploides (gametófitos), que ao fim produzem gametas que se fundem para formar os zigotos diploides. Esses zigotos, por sua vez, se diferenciam em indivíduos diploides. Esse tipo de ciclo de vida, conhecido como alternância de gerações, é característico das plantas e de muitas algas.

---

## RESUMO

A sistemática, estudo científico da diversidade biológica, abrange tanto a taxonomia – identificação, denominação e classificação das espécies – quanto a filogenética, que demarca as inter-relações evolutivas dos organismos.

### **Os organismos são denominados por um binômio e agrupados em categorias taxonômicas dispostas em uma hierarquia**

Os organismos são designados cientificamente por um nome que consiste em duas palavras – um binômio. A primeira palavra do binômio é o nome do gênero e a segunda palavra, o epíteto específico, que, combinada com o nome do gênero, completa o nome da espécie. As espécies são às vezes subdivididas em subespécies ou variedades. Os gêneros são agrupados em famílias, as famílias em ordens, as ordens em classes, as classes em filos, os filos em reinos e os reinos em domínios. Já foi aventada a hipótese de que os eucariotos englobam sete supergrupos. Um supergrupo é um intermediário entre um domínio e um reino.

### **Os organismos são classificados filogeneticamente com base em características de homologia, em vez de analogia**

Ao classificar os organismos nas categorias desde gênero até domínio, os sistematas buscam agrupar os organismos de modo a refletir sua filogenia (história evolutiva). Em um sistema filogenético, cada táxon deveria ser monofilético – ou seja, isso deve incluir cada táxon de um ancestral e todos os seus descendentes. Um princípio fundamental de tal classificação é que as similaridades empregadas na elaboração do sistema deveriam ser homólogas – ou seja, resultado de uma ancestralidade comum –, em vez de resultado de evolução convergente.

Os antigos métodos tradicionais – essencialmente intuitivos – para classificar organismos têm sido em grande parte substituídos por métodos cladísticos mais explícitos. A análise cladística tenta entender as sequências de ramificações (genealogia) com base na presença de caracteres derivados compartilhados. Isso resulta em uma representação gráfica, ou cladograma, que é um modelo de trabalho das relações filogenéticas de um grupo de organismos.

### **Uma comparação da composição molecular dos organismos pode ser usada para prever suas relações filogenéticas**

As novas técnicas em sistemática molecular estão fornecendo um método relativamente objetivo e explícito de comparar organismos no nível mais básico de todos, o gene. Esses estudos têm como foco o sequenciamento de nucleotídeos, em especial, no caso de plantas, do DNA de cloroplasto e dos genes codificadores das subunidades do RNA ribossomal. Como resultado, valiosas contribuições foram feitas para esquemas de classificação mais acurados que refletem maior compreensão da diversidade biológica e de sua história evolutiva.

### **Os organismos são classificados em dois domínios procarióticos e um eucariótico, o qual consiste em três reinos e os protistas**

Neste texto, os organismos vivos são agrupados, com base sobretudo em dados obtidos a partir do sequenciamento do RNA da subunidade menor do ribossomo, nos três domínios – Bacteria (bactérias), Archaea (arqueas) e Eukarya (eucariotos). Bacteria e Archaea são duas linhagens distintas de organismos procarióticos. Os Archaea são mais relacionados com o domínio Eukarya, que consistem inteiramente em eucariotos, do que com Bacteria. Os protistas e os reinos Fungi (fungos), Plantae (plantas) e Animalia (animais) ocorrem dentro de Eukarya. Os protistas e o reino Fungi incluem os absorvedores multicelulares e sem mobilidade; o reino Animalia consiste sobretudo em multicelulares que ingerem alimentos; e o reino Plantae inclui os multicelulares fotossintetizantes. Os protistas são um grupo parafilético que abriga um conjunto muito heterogêneo de unicelulares, coloniais e organismos multicelulares simples que carecem dos traços distintivos de fungos, plantas ou animais.

### **Há três tipos principais de ciclos de vida que envolvem a reprodução sexuada**

Em eucariotos primitivos e todos os fungos, o zigoto formado por fecundação se divide imediatamente por meiose (meiose zigótica). Na maior parte dos animais e em alguns grupos de protistas, a meiose resulta na formação de gametas (meiose gamética), que então se fundem para dar origem a um indivíduo diploide. Em plantas e muitas algas, o esporófito diploide produz esporos haploides (meiose espórica). Os esporos dividem-se por mitose e dão origem a um gametófito haploide, que termina por produzir gametas. Esse tipo de ciclo de vida é conhecido como alternância de gerações. Se o gametófito e o esporófito de um ciclo de vida em particular são aproximadamente iguais em tamanho e complexidade, a alternância de gerações é dita isomórfica; se eles diferem amplamente em tamanho e complexidade, tem-se um ciclo de vida heteromórfico.

---

## **Autoavaliação**

1. Diferencie os seguintes termos: categoria e táxon; monofilético, polifilético e parafilético; hospedeiro e endossimbionte.
2. Identifique quais são categorias e quais são táxons dentre os seguintes grupos: alunos de graduação; a faculdade de uma universidade; um time de futebol americano; times de beisebol da liga principal; os fuzileiros navais de um país; a família Robinson.
3. Uma pergunta fundamental em sistemática é a origem de uma similaridade ou de uma diferença. Explique.
4. Explique as vantagens das técnicas moleculares em relação à anatomia e à morfologia comparativas na avaliação das correlações filogenéticas.

5. Descreva o papel da endossimbiose na origem de células eucarióticas.
6. O ciclo de vida de organismos que passam por meiose espórica é chamado alternância de gerações. Explique.