

Entendendo a História Evolutiva:

Uma Introdução ao “Pensamento em Árvore”

Laura R. Novick
Vanderbilt University

Kefyn M. Catley
Western Carolina University
versão 1 © fevereiro, 2009
versão 2 © fevereiro, 2010
versão 3.1 © agosto, 2010
versão 3.2 © agosto, 2012

Emily G. Schreiber
Vanderbilt University

Adaptado de: <http://www.vanderbilt.edu/peabody/novick/UG%20tree-thinking%20booklet%208-12.pdf>

Conceitos Básicos

Introdução

Imagine as relações evolutivas entre tudo o que já viveu sendo mostradas em um único diagrama. Se a vida evoluiu apenas uma vez (e não há evidências contrárias a isso) e se aceitarmos o princípio da “descendência com modificação” (Darwin, 1859), então esse diagrama é teoricamente possível. Esse diagrama—uma *árvore evolutiva*—seria incrivelmente grande e conteria uma quantidade inimaginável de informações que seriam de um valor sem precedentes para a ciência. Essa árvore mostraria a história evolutiva de todo tipo de coisa viva. Como é impossível saber todas as coisas que viveram no passado, e muito menos as relações precisas entre elas, a ciência desenvolveu uma metodologia chamada **Cladística**, que pode ser usada para reconstruir a história evolutiva dos **táxons** com base em evidências empíricas, observáveis e testáveis (Hennig, 1966; Thanukos, 2009). Um **táxon** é qualquer categoria taxonômica que varia de uma espécie (por exemplo, os sabiás-laranjeiras) a um grupo de ordem superior (p. ex., aves, amniotas, vertebrados).

É comum na vida cotidiana agrupar coisas que são semelhantes de alguma forma. Claro, existem muitas maneiras de determinar se duas coisas são semelhantes. Por exemplo, uma pessoa pode dizer que um corvo é semelhante a um morcego porque ambos são negros e podem voar ou que um golfinho e um tubarão são semelhantes porque ambos vivem no oceano. Outra pessoa pode dizer que um corvo é semelhante a um avestruz e um beija-flor porque todos têm penas e DNA de aves, mesmo que eles não se pareçam muito um com o outro; ou ainda que um golfinho é semelhante a um morcego e a um leão porque todos têm um ovo amniótico e amamentam seus filhotes. A Cladística propõe agrupar os táxons com base em um tipo especial de similaridade chamado **sinapomorfia**, que é uma característica compartilhada e derivada. Considera-se que uma característica é **compartilhada** se dois ou mais táxons herdaram-na de seu ancestral comum hipotético mais recente e **derivada** se o ancestral desse ancestral não possuía essa característica¹, ou seja, se a característica apareceu pela primeira vez no ancestral comum hipotético mais recente dos táxons em questão. Por exemplo, ter crânio é uma sinapomorfia que define tubarões, anfíbios, répteis e mamíferos como pertencentes a um único grupo, rotulado Craniata. Esse caráter era novo ao ancestral comum hipotético mais recente destes táxons: o ancestral comum hipotético mais recente do grupo de Craniata mais os equinodermos (estrelas-do-mar, ouriços-do-mar, etc.) não teve um crânio. Novamente, a diferença crítica entre uma sinapomorfia e a noção mais geral de similaridade é o conceito de um caráter não apenas sendo compartilhado, mas também derivado. Esta técnica simples para definir grupos biologicamente significativos mostrou-se uma poderosa ferramenta organizadora e preditiva na biologia moderna (p. ex., Thanukos, 2009).

¹Na biologia comparativa, o termo “caráter” (plural: “caracteres”) se refere a uma estrutura ou a uma característica. Dessa forma, a simetria bilateral, um nariz mais claro, o cuidado parental e o diâmetro das pupilas são todos exemplos de caracteres.

Estrutura de um Cladograma

Usando os princípios da cladística, os biólogos descrevem relações evolutivas entre táxons em um tipo de diagrama ramificado hierárquico chamado **cladograma**. Em um cladograma, os táxons são agrupados em níveis baseados na ancestralidade comum mais recente. A Figura 1 mostra um cladograma muito simples envolvendo apenas três táxons: lagartos, lontras e gatos. Cladogramas podem ser lidos dos terminais para a raiz (contrariamente à passagem do tempo) ou da raiz para os terminais (de acordo com a passagem do tempo). Na Figura 1, a seta mostra o tempo histórico correndo da raiz do cladograma para os terminais.

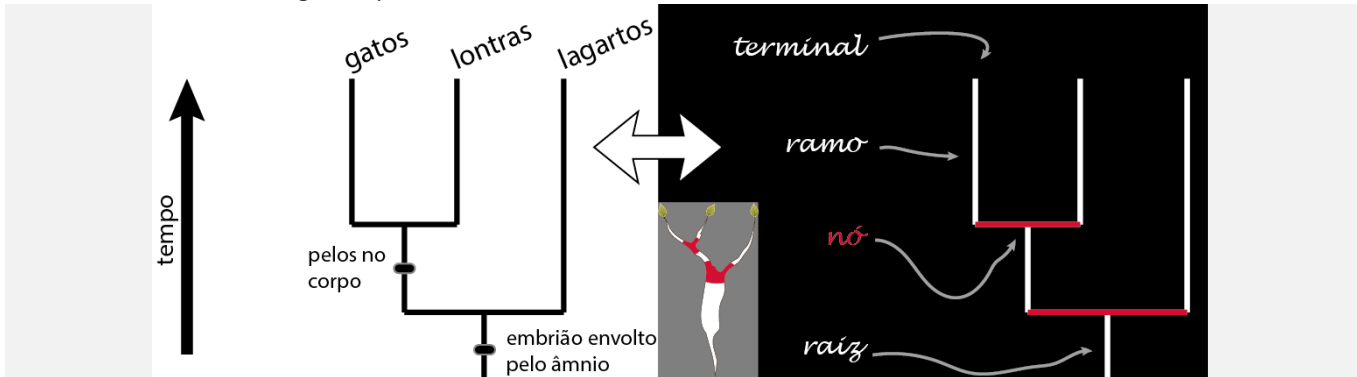


Figura 1—Cladograma ilustrando o parentesco entre gatos, lontras e lagartos. À direita, uma referência aos termos comuns empregados para se referir a partes de um cladograma. Ao centro, uma ilustração que representa a ideia geral de “árvore evolutiva”: compare-a com o cladograma.

No passado, os cientistas se baseavam simplesmente na similaridade observada (características compartilhadas) como base para o agrupamento de táxons. “Similaridade era similaridade”, e não havia nenhuma maneira de determinar se era o resultado da evolução independente ou de um **ancestral comum hipotético mais recente (ACHMR)** compartilhado. Com evolução independente, múltiplos táxons compartilham um caráter porque esse caráter evoluiu separadamente várias vezes. Em contrapartida, quando o caráter compartilhado é o resultado de um ACHMR compartilhado, o caráter evoluiu apenas uma vez no ACHMR dos táxons em questão, fornecendo assim evidência sólida para apoiar o agrupamento desses táxons. Conforme observado anteriormente, a abordagem cladística agrupa táxons somente se seus caracteres compartilhados forem sinapomorfias, isto é, se resultam de um ACHMR.

O cladograma na Figura 1 agrupa lontras e gatos porque compartilham um ACHMR que possui o caráter novo (derivado) de ter pelos no corpo. Assim, o pelo corporal é uma sinapomorfia que define o grupo que consiste em lontras e gatos (mamíferos, nesse caso). Os lagartos não têm pelo no corpo porque esse caráter foi derivado recentemente no ACHMR das lontras e dos gatos. Mais antigamente, entretanto, lagartos, lontras e gatos compartilham um ACHMR, um que desenvolveu o novo caráter de manter os embriões envolvidos por uma membrana chamada de âmnio. Assim, estes três táxons todos têm âmnio porque compartilham um ancestral comum hipotético mais recente neste ponto (veja a Figura 1). O ovo amniótico é uma sinapomorfia que define o grupo constituído por lagartos, lontras e gatos (os biólogos chamam este grupo de Amniota). Esses níveis aninhados de ancestrais comuns mais recentes implicam uma sequência de tempo que vai de mais antigo no tempo histórico, na parte inferior do cladograma, para tempos históricos mais recentes, em direção ao topo do cladograma, como mostrado na Figura 1.

É muito importante diferenciar um **ancestral comum** de dois ou mais táxons e o **ancestral comum hipotético mais recente (ACHMR)** desses táxons. Dizer que dois táxons compartilham um ancestral comum não fornece informação útil sobre as similaridades entre esses táxons, porque todos os seres vivos compartilham, no fim das contas, algum ancestral comum. Ou seja, se voltarmos suficientemente no tempo evolutivo, encontraremos pelo menos um ancestral comum entre quaisquer táxons. Assim, os ancestrais comuns por si só não são informativos quando se tenta reconstruir a história evolutiva de um grupo de táxons. Os ACHMRs, por outro lado, são altamente informativos porque contêm exatamente as informações que os biólogos precisam para reconstruir a árvore da vida. Os ACHMRs, definidos por suas sinapomorfias, fornecem as evidências necessárias para criar a estrutura hierárquica da árvore da vida. O padrão da ancestralidade mais recente entre um conjunto de táxons define a estrutura do cladograma que descreve as relações evolutivas entre eles.

Um princípio importante para a compreensão da estrutura de um cladograma é a **sentença-de-três-táxons**. Este princípio afirma que, dado um conjunto de três táxons, dois deles devem ser mais aparentados um com o outro do que qualquer um deles com o terceiro táxon. O cladograma da Figura 1 mostra que lontras e gatos são mais intimamente aparentados uns com os outros do que qualquer destes dois táxons é com os lagartos. Portanto, usando a notação parentética², agrupamos lontras e gatos juntos, primeiro, escrevendo **(gatos + lontras)**. A sentença-de-três-táxons completa, então, pode ser escrita entre parênteses como **((gatos + lontras) + lagartos)**.

O cladograma da Figura 1 mostra relações evolutivas entre apenas três táxons. Como você poderia esperar da discussão anterior de toda a árvore da vida, cladogramas podem ser construídos para descrever tais relações entre qualquer número de táxons. Estes cladogramas maiores são compilados a partir de uma série de sentenças-de-três-táxons e seus ACHMRs de apoio. É por isso que a sentença-de-três-táxons é crítica para a compreensão da estrutura do cladograma. Isso é ilustrado na Figura 2. Cada nova sentença-de-três-táxons está colorida em vermelho nos cladogramas. O cladograma da Figura 2b acrescenta a sentença-de-três-táxons **((gatos/lontras + lagartos) + sardinhas)** à sentença-de-três-táxons original **((gatos + lontras) + lagartos)** mostrada no cladograma da Figura 2a. No cladograma da Figura 2c, os gatos são divididos em jaguatiricas e onças, o que produz a nova sentença-de-três-táxons **((jaguatiricas + onças) + lontras)**. A Figura 2d adiciona essas duas informações à sentença-de-três-táxons original para criar um cladograma descrevendo relações evolutivas entre cinco táxons. Os números e as barras pretas nos cladogramas da Figura 2 representam sinapomorfias. Observe que cada sinapomorfia é encontrada na mesma posição em todos os quatro cladogramas e suporta um grupo contendo o ACHMR e todos os táxons acima dele.

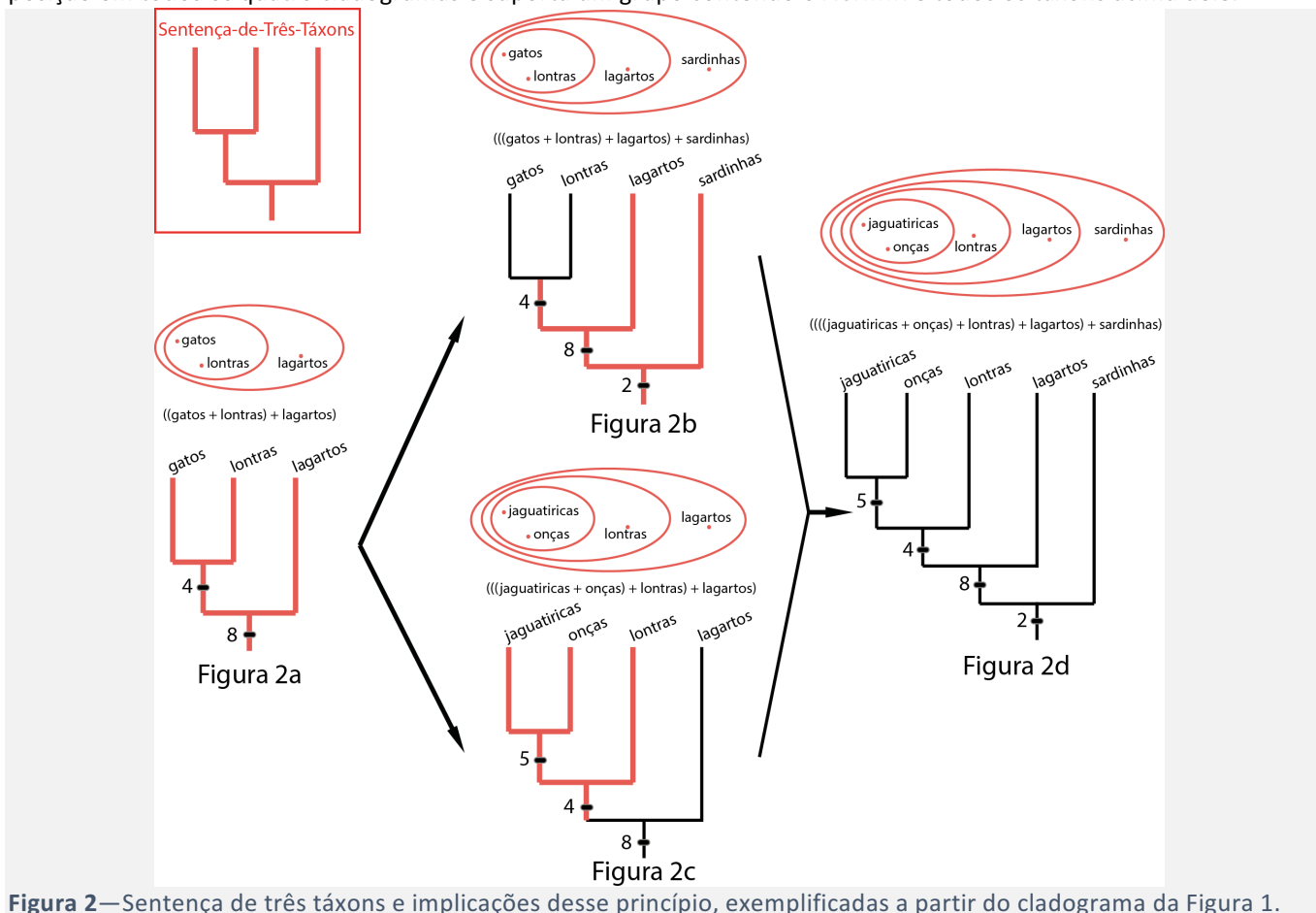


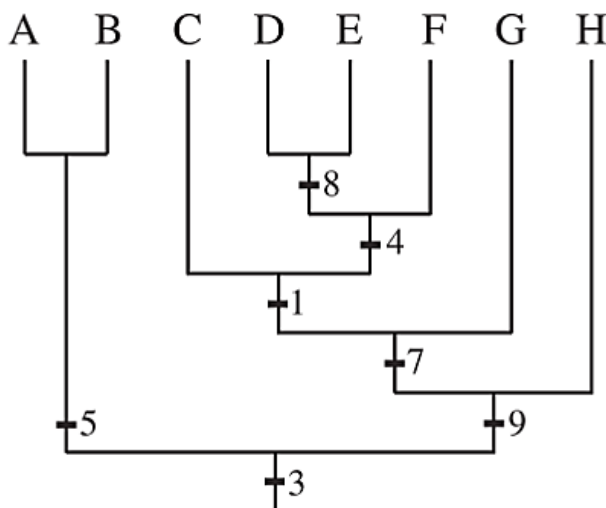
Figura 2—Sentença de três táxons e implicações desse princípio, exemplificadas a partir do cladograma da Figura 1.

²A notação parentética (ou seja, com parênteses) segue a mesma lógica organizacional empregada por diagramas circulares na Teoria dos Conjuntos.

Confira o que entendeu #1

Responda às perguntas abaixo sem consultar as páginas anteriores. Depois de concluir os problemas, você terá a oportunidade de comparar suas respostas com as respostas corretas. Se algo ainda não está claro neste ponto, você pode retornar às páginas anteriores para revisar algum tópico.

Responda às questões com base no cladograma a seguir.



1. O táxon **A** está mais aparentado ao o táxon **C** do que ao táxon **B**. _____ Verdadeiro/Falso
2. O táxon **D** está mais aparentado ao o táxon **F** do que ao táxon **C**. _____ Verdadeiro/Falso
3. O táxon **G** está mais aparentado ao o táxon **H** do que ao táxon **E**. _____ Verdadeiro/Falso
4. O táxon **C** está mais aparentado ao o táxon **F** do que ao táxon **H**. _____ Verdadeiro/Falso
5. **(D + (E + F))** é uma sentença-de-três-táxons válida? Se não, escreva a sentença correta. _____ Sim/Não
6. **(C + (D/E + F))** é uma sentença-de-três-táxons válida? Se não, escreva a sentença correta. _____ Sim/Não
7. Que caráter numerado era possuído pelo ACHMR do táxon **D** e do táxon **E**, mas não pelo táxon **F**? _____
8. Que caráter numerado era possuído pelo ACHMR dos táxons **C**, **E**, e **G**, mas não pelo táxon **H**? _____
9. Que caráter numerado era possuído pelo ACHMR do táxon **A** e do táxon **G**? _____

PARE!

**NÃO VIRE A PÁGINA ATÉ QUE TENHA TERMINADO O
“CONFIRA O QUE ENTENDEU #1”**

Clados e Estrutura Hierárquica Aninhada

Um **clado** (ou grupo natural, ou grupo monofilético) é um grupo de táxons que inclui o ACHMR do grupo e todos os descendentes desse ancestral. Os grupos que não incluem o ACHMR ou que incluem apenas alguns dos descendentes do ancestral não são clados. Por exemplo, a categoria coloquial “aves” não é um clado porque não inclui o ACHMR de todas as aves, que é entendido como um dinossauro terópode. Por esta razão, “aves” não é considerado um grupo natural, isto é, um grupo que reflete a história evolutiva real que o criou.

A Figura 3 ilustra que um cladograma é composto de conjuntos aninhados de clados³, cada um definido pelo seu ACHMR com sua sinapomorfia associada. Primeiro, jaguatiricas e onças compreendem um clado, que é mostrado pelo colchete azul que cerca esses dois táxons no topo do cladograma. Lontras, jaguatiricas e onças também compreendem um clado, assim como cobras e lagartos. Finalmente, serpentes, lagartos, lontras, jaguatiricas e onças constituem um clado. Observe que os clados formam níveis aninhados no cladograma, refletindo os níveis aninhados de ancestralidade comum mais recente, conforme indicado pelos colchetes aninhados na parte superior da figura. A Cladística nos diz que os clados são os grupos significativos (ou seja, válidos, apoiados por evidências evolutivas) de seres vivos.

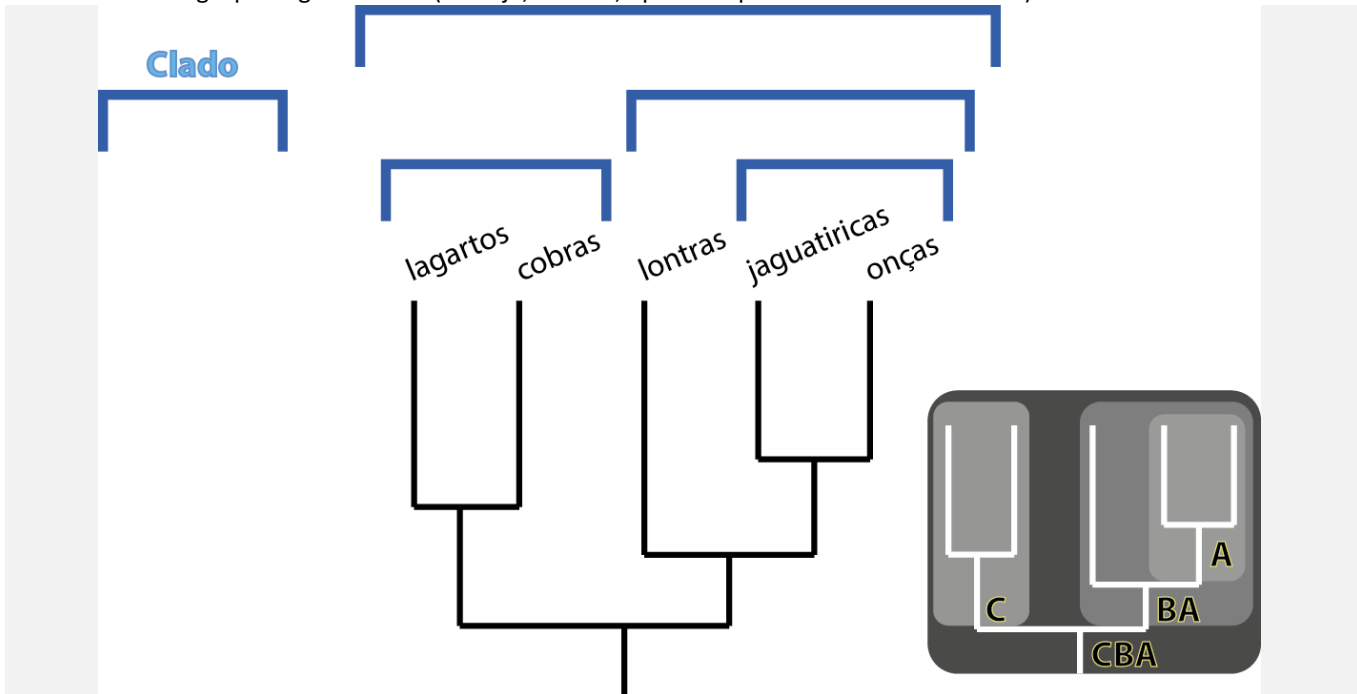


Figura 3—Quatro clados: exemplos e representações com colchetes e, no destaque, conjuntos (com os clados A, BA, C e CBA). De qualquer forma, cada clado inclui, necessariamente, seu respectivo ACHMRs.

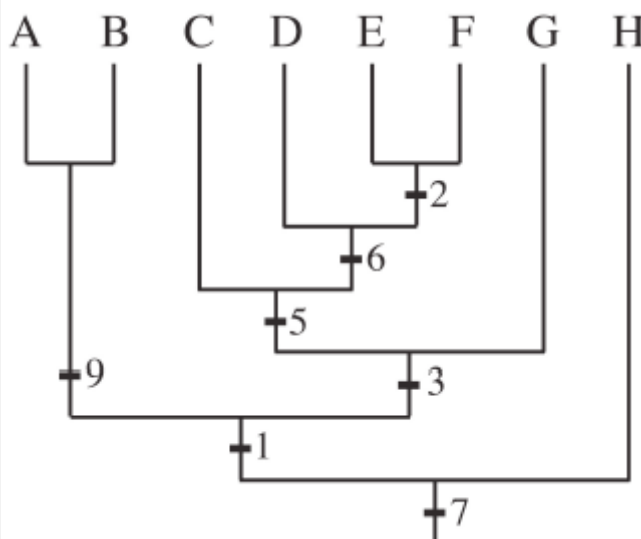
Observe que lontras e jaguatiricas no cladograma da Figura 3 não constituem um clado mesmo que esses táxons apareçam próximos um do outro, horizontalmente. Embora esses dois táxons compartilhem um ACHMR, as onças também descendem desse ancestral. Lembre-se: para ser válido, um clado deve incluir o ACHMR e todos os seus descendentes. Da mesma forma, cobras, lagartos, jaguatiricas e onças, nesse cladograma, não constituem um clado porque as lontras, que descendem do mesmo ACHMR, não estão incluídos no grupo. Quando um clado consiste em apenas dois táxons, um é considerado **grupo-irmão** do outro. No cladograma da Figura 3, cobras são um grupo-irmão de lagartos, assim como jaguatiricas e onças são irmãos. No cladograma da Figura 1, lontras e gatos são irmãos entre si. Considere novamente a ideia da vasta árvore da vida. Ao desmembrar este enorme e impossivelmente complexo conjunto de relacionamentos em grupos significativos (clados), os biólogos podem então tentar reconstituir os grupos que são bem apoiados por evidências em uma síntese que se propõe a refletir a história da vida na Terra.

³Os tais “conjuntos aninhados” são nada mais que hierarquias de inclusão totalmente coincidentes.

Confira o que entendeu #2

Responda às perguntas abaixo sem consultar as páginas anteriores. Depois de concluir os problemas, você terá a oportunidade de comparar suas respostas com as respostas corretas. Se algo ainda não está claro neste ponto, você pode retornar às páginas anteriores para revisar algum tópico.

Responda às questões com base no cladograma a seguir.



1. Os táxons **C, D, E e F** formam um clado. _____ Sim/Não
2. Os táxons **F, G e H** e seu ACHMR formam um clado? _____ Sim/Não
3. O táxon **A**, o táxon **B** e seu ACHMR formam um clado? _____ Sim/Não
4. Os táxons **A, B, C, D, E, F** e seu ACHMR formam um clado? _____ Sim/Não
5. O táxon **G** e o táxon **H** são grupos-irmãos? _____ Sim/Não
6. O táxon **E** e o táxon **F** são grupos-irmãos? _____ Sim/Não
7. O ACHMR que possui o carácter 3 constitui um clado? _____ Sim/Não
8. Quais táxons pertencem ao clado definido pelo ACHMR que possuía o carácter 5? _____
9. Quais táxons pertencem ao clado definido pelo ACHMR que possuía o carácter 3? _____

PARE!
NÃO VIRE A PÁGINA ATÉ QUE TENHA TERMINADO O
“CONFIRA O QUE ENTENDEU #2”

Uma compreensão mais profunda das árvores evolutivas

A base para a determinação do parentesco evolutivo

Ancestral comum hipotético mais recente. Muitas vezes os cientistas se referem a um determinado táxon como sendo mais estreitamente aparentado a um táxon do que a outro. Por exemplo, as onças estão mais intimamente aparentadas com as lontras do que com os macacos, apesar de todos os três táxons pertencerem ao clado dos mamíferos. Nesta seção, consideramos a base para tal declaração.

Primeiro explicamos a base correta para determinar o **parentesco evolutivo**, o que biólogos usam. Em seguida, discutimos dois métodos incorretos que os alunos costumam usar em seu lugar. Como parte dessa discussão, explicaremos por que esses métodos alternativos estão incorretos.

Como seria de se esperar, a base correta para determinar o parentesco evolutivo é a ancestralidade comum mais recente e não apenas a ancestralidade comum. Táxons que compartilham um ancestral comum hipotético mais recente estão mais intimamente aparentados que os táxons cujo ACHMR evoluiu menos recentemente. Considere o cladograma mostrado na Figura 4a. De acordo com a estrutura descrita, os lagartos são mais aparentados às lontras do que aos ouriços-do-mar. Isto é porque os lagartos compartilham um ancestral comum hipotético mais recente com as lontras (marcado pela sinapomorfia 3) do que com os ouriços-do-mar (marcado pela sinapomorfia 8).

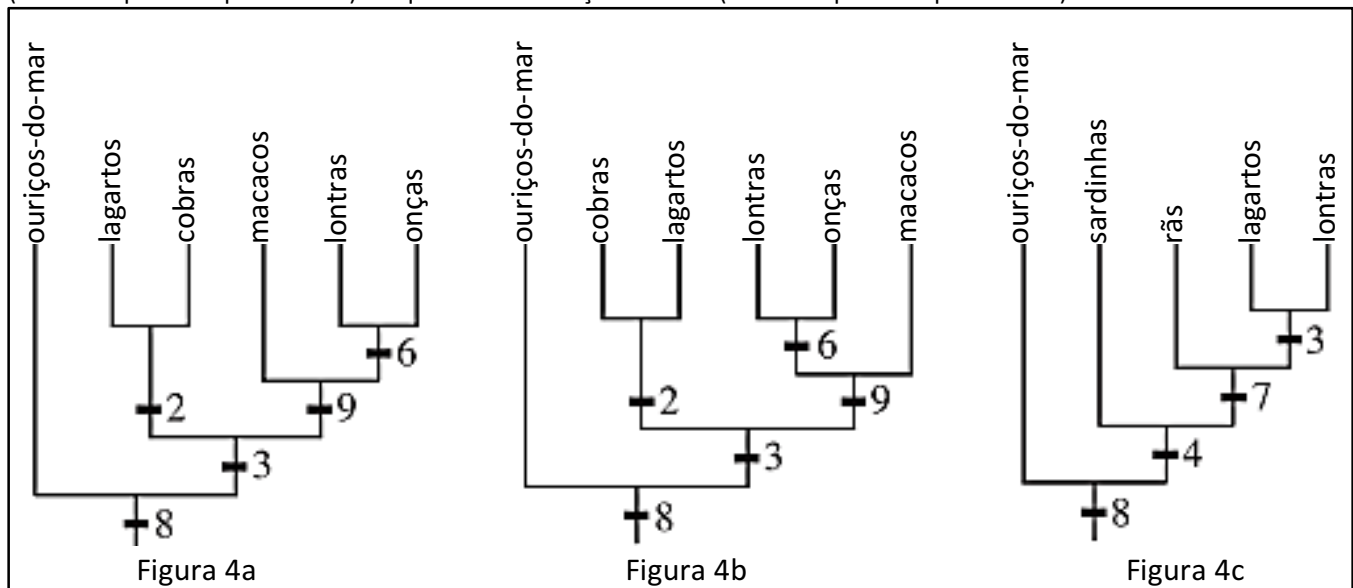


Figura 4—Três cladogramas expressando as relações de parentesco entre alguns grupos de animais.

ERRO: Distância horizontal. Um equívoco comum entre os estudantes é que a distância horizontal entre os táxons no topo do cladograma é importante para determinar o parentesco evolutivo. De fato, a distância horizontal entre os táxons não tem influência no parentesco evolutivo. Embora os lagartos estejam mais próximos dos ouriços-do-mar do que das lontras no espaço horizontal no cladograma mostrado na Figura 4a, eles são, na verdade, mais aparentados às lontras. Você pode ver isso por causa do eixo inerente de tempo relativo que transcorre da raiz para os terminais do cladograma. O ancestral mais recente compartilhado por lagartos e lontras é mais recente do que o ancestral mais recente compartilhado por lagartos e ouriços-do-mar.

Uma razão pela qual a distância horizontal é irrelevante é que os cladogramas são como móveis. Imagine virar o cladograma da Figura 4a de cabeça para baixo e pendurá-lo no teto. Se as linhas horizontais são cavilhas de madeira e as linhas verticais são pedaços de corda, então o cladograma girará com a brisa. À medida que gira, as conexões entre os vários clados permanecerão as mesmas, mas os táxons que estão lateralmente próximos uns dos outros mudarão. O cladograma da Figura 4b mostra uma possível rotação do cladograma na Figura 4a. Observe que todos os táxons estão conectados exatamente da mesma maneira (verifique as sinapomorfias), mas agora eles têm diferentes vizinhos horizontais. Nesta representação, os lagartos estão agora ao lado de lontras ao invés de ouriços-do-mar, ouriços-do-mar estão ao lado de cobras, e macacos estão ao lado de onças. Os cladogramas da Figura 4a e da Figura 4b são idênticos em termos das relações evolutivas que comunicam (isto é, representam os mesmos conjuntos aninhados de clados); eles são simplesmente rotações um do outro. Assim, as relações entre lagartos, lontras e ouriços-do-mar, os três táxons que temos considerado, é a mesma nos cladogramas mostrados na Figura 4a e na Figura 4b: os lagartos estão mais intimamente aparentados com as lontras do que com os ouriços-do-mar.

ERRO: Número de etapas. Outro equívoco comum é que a maneira de determinar o parentesco evolutivo é contando o número de etapas entre os táxons em questão. De fato, o número de passos não tem relação com o parentesco evolutivo. Embora haja menos “etapas evolutivas” (nós) entre lagartos e ouriços-do-mar do que entre lagartos e lontras (ver os cladogramas da Figura 4a e da Figura 4b), os lagartos, como vimos, estão mais aparentados às lontras. A razão pela qual o número de nós é irrelevante é que qualquer cladograma com qual um biólogo evolutivo possa trabalhar é apenas uma pequena porção da árvore completa da vida. Um cladograma completo para animais incluiria todos os táxons animais conhecidos por biólogos evolutivos—aproximadamente 3–30 milhões de espécies! Um biólogo sozinho, portanto, só estuda um subconjunto muito pequeno desses táxons. Quando um cladograma inclui apenas um subconjunto de táxons (como sempre acontece), o número de passos entre qualquer par de táxons depende de quais táxons particulares estejam incluídos no cladograma.

Considere agora o cladograma mostrado na Figura 4c, que inclui lagartos, lontras e ouriços-do-mar no contexto de sardinhas e rãs em vez de cobras, macacos e onças. Nesse cladograma, agora há menos passos entre lagartos e lontras (eles são grupo-irmão um do outro!) do que entre lagartos e ouriços-do-mar. Isto é porque os táxons “entre” lagartos e lontras foram removidos, e dois táxons novos foram adicionados “entre” lagartos e ouriços-do-mar. Com um pouco de reflexão, deve ser óbvio que o parentesco evolutivo relativo entre pares de táxons depende de sua história evolutiva, e não de quais outros táxons calharam de ser incluídos no cladograma. A única medida que é consistente entre os cladogramas da Figura 4a e da Figura 4b e o cladograma da Figura 4c são os níveis de ancestralidade comum. Independentemente dos outros táxons que estão incluídos no cladograma, podemos ver que os lagartos compartilham um ancestral comum hipotético mais recente com lontras do que com ouriços-do-mar. Por esta razão, de qualquer forma, os lagartos estão mais intimamente aparentados com as lontras do que com os ouriços-do-mar.

Compreendendo as politomias

Todos os cladogramas que você viu até agora estavam *resolvidos*. Ou seja, nunca houve mais de dois ramos provenientes de cada ACHMR. No entanto, os biólogos muitas vezes constroem cladogramas que não estão completamente resolvidos; em vez disso, eles contêm politomias. Nossa pesquisa mostra que os alunos têm mais dificuldade em entender as relações evolutivas entre táxons quando os cladogramas contêm uma politomia (p. ex., Novick & Catley, 2007).

Uma **politomia** é um grupo não resolvido de três ou mais táxons. Por exemplo, no cladograma mostrado na Figura 5, pulgas, moscas e moscas-escorpião formam uma politomia. Esta relação é destacada em roxo na figura. Estes três táxons compartilham um ancestral comum hipotético mais recente um com o outro do que com qualquer outro táxon no cladograma. No entanto, como não existem evidências suficientes para saber quais dois destes três táxons compartilham um ACHMR em relação ao terceiro, eles não podem ser referenciados com uma sentença-de-três-táxons. Os biólogos evolucionistas dizem que as relações entre esses táxons não estão resolvidas, dadas as evidências científicas atuais. O aparecimento de uma politomia em um cladograma indica para os cientistas onde mais dados são necessários para desvendar as relações de parentesco.

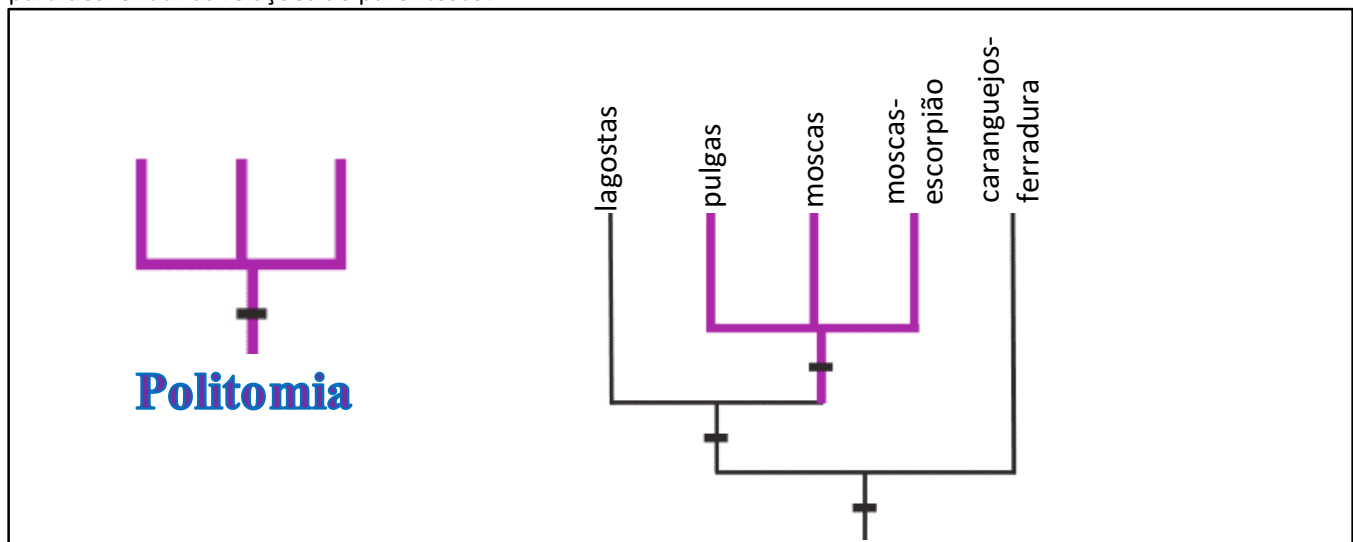


Figura 5—Exemplo de politomia⁴.

Porque (i) todos os membros de uma politomia têm o mesmo ancestral comum hipotético mais recente (dado o presente estado de evidências científicas) e (ii) as relações entre os membros da politomia não podem ser explicadas numa sentença-de-três-táxons, todos os membros de uma politomia são considerados igualmente estreitamente aparentados entre si. Isto é muito importante: **todos os táxons que emanam de ramos que formam uma politomia estão igualmente aparentados uns com os outros**. Lembre-se, a única maneira de determinar se o táxon **A** é mais aparentado com o táxon **B** ou com o táxon **C**, ou se esses táxons estão todos igualmente aparentados entre si, é olhar para os níveis de ancestralidade comum mais recente. Se o nível de ancestralidade comum mais recente difere, então o parentesco evolutivo também difere.

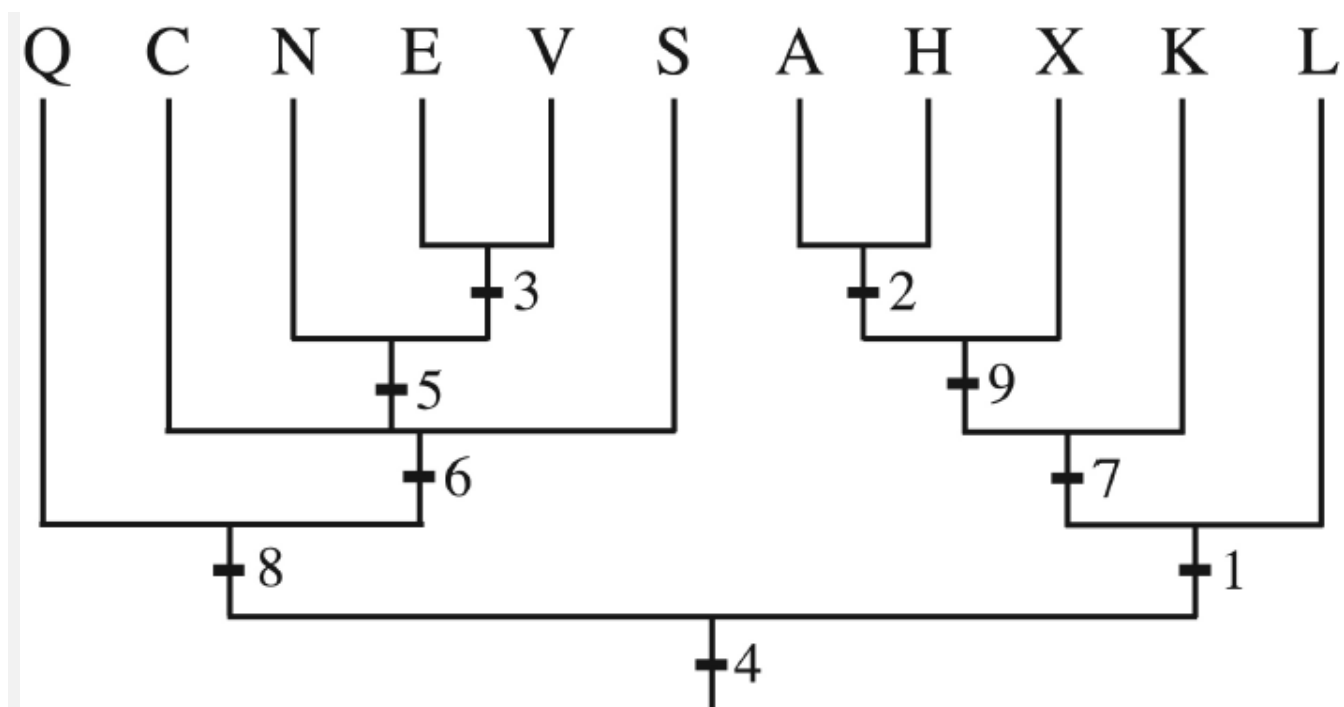
Da mesma forma, se um conjunto de táxons tiver o mesmo ACHMR e nenhum ancestral mais recente tiver originado um subconjunto *dos táxons em questão*, então eles estarão igualmente aparentados entre si. Considere, por exemplo, que muitas espécies estão incluídas no grupo “moscas” no cladograma mostrado na Figura 5 (por exemplo, moscas-das-flores e moscas-domésticas). Dado este cladograma, então, dir-se-iam que as pulgas, as moscas-escorpião e qualquer outro táxon no grupo “moscas” (p. ex., moscas-domésticas) estão igualmente aparentados uns aos outros: eles partilham o mesmo ACHMR e nenhum destes três táxons partilha um mais ancestral comum mais recente com um dos outros dois táxons em consideração.

⁴Não se deixe levar pelos nomes populares: moscas-escorpião não fazem parte do táxon Diptera e caranguejos-ferradura não pertencem ao táxon Decapoda.

Confira o que entendeu #3

Responda às perguntas abaixo sem consultar as páginas anteriores. Depois de concluir os problemas, você terá a oportunidade de comparar suas respostas com as respostas corretas. Se algo ainda não está claro neste ponto, você pode retornar às páginas anteriores para revisar algum tópico.

Responda às questões com base no cladograma a seguir.



1. Quais táxons são mais intimamente aparentados: C e V ou C e Q? _____
2. Qual(is) táxon(s) é(são) o(s) mais aparentado(s) com A? _____
3. Qual táxon, Q ou H, é mais intimamente aparentado com V? _____
4. Quais táxons estão mais intimamente aparentados: C e E ou C e S? _____
5. Qual táxon, H ou L, está mais intimamente aparentado com K? _____
6. Qual(is) táxon(s) é(são) o(s) mais aparentado(s) com L? _____

PARE!
NÃO VIRE A PÁGINA ATÉ QUE TENHA TERMINADO O
“CONFIRA O QUE ENTENDEU #3”

Pensando em Subconjuntos da Árvore Completa da Vida

É importante entender que cada cladograma é (i) necessariamente apenas uma parte restrita da vasta árvore teórica da vida e que (ii) uma hipótese empírica e, segundo alguns epistemólogos, até testável, que reflete a melhor explicação para os dados atualmente disponíveis. Por serem hipóteses, topologias de árvore (isto é, padrões de arranjos de táxons) podem e mudam à medida em que novas técnicas e a descoberta de novos táxons (existentes ou fósseis) fornecem mais dados. Essa suposta testabilidade é uma das grandes forças da ciência. Embora a inserção de táxons principais (por exemplo, Mammalia) não costume mudar, as relações evolutivas entre os táxons dentro de alguns grupos (p. ex., Arthropoda) ainda são bastante discutidas.

Porque a árvore da vida completa teria milhões de táxons, biólogos sozinhos apenas conseguem estudar um subconjunto muito pequeno desses táxons. É necessário, portanto, ser capaz de (i) construir cladogramas que descrevem relações evolutivas entre o subconjunto relevante de táxons da (teórica) árvore completa da vida e (ii) combinar evidências de cladogramas menores em um cladograma maior que descreve as relações entre todos os táxons incluídos nos cladogramas separados.

Para reiterar, um cladograma particular descreve relações evolutivas entre o conjunto de táxons que o pesquisador está estudando ou um conjunto de táxons sobre o qual um biólogo ou professor deseja comentar. Por exemplo, selecionamos táxons particulares para os cladogramas desta apostila para ajudar a esclarecer certos conceitos. Porque, na prática, qualquer cladograma descreve relações entre apenas um subconjunto de táxons, deve ficar claro que dois táxons mostrados como grupos-irmãos em um cladograma particular podem não ser grupos-irmãos reais na árvore completa da vida; pode haver muitos outros táxons (vivos e extintos) que sejam mais aparentados a algum deles. Os cladogramas da Figura 4 fornecem uma simples ilustração deste fato.

Um cladograma que retrata relações evolutivas entre um subconjunto de táxons pode ser construído pela remoção de táxons desnecessários de uma árvore maior e pelo colapso de táxons de nível inferior em táxons de nível mais alto (por exemplo, beija-flores, sabiás-laranjeiras e pinguins podem ser recolhidos na categoria “aves”; moscas-de-flores e moscas-domésticas podem ser colapsadas na categoria “moscas”). Às vezes, os biólogos precisam remover táxons das árvores (podá-las) porque a evidência mais nova sugere que não são parte do grupo na pergunta afinal e precisam ser colocados, por exemplo, em outra família. Outras vezes, os biólogos podam táxons que não são de interesse atual; eles querem se concentrar nas relações entre certos outros táxons. Além disso, os biólogos às vezes colapsam um conjunto de táxons compreendendo um clado em um grupo maior suportado pelo ACHMR de todos eles. Ainda, você poderia imaginar que um único táxon em uma árvore (digamos, ratos, em uma árvore com outros mamíferos) poderia representar todos os táxons de mesmo tipo (como os roedores no exemplo anterior). Finalmente, é lógico que se a árvore maior pode ser reduzida a versões menores por esses métodos, então árvores menores, sobrepostas, propostas por diferentes cientistas estudando subconjuntos sobrepostos de táxons podem ser fundidas em uma árvore maior, combinada. O restante desta apostila ilustra esses conceitos de poda e colapso de táxons e fusão de árvores.

Encolhendo “Cladogramões”

Podar um táxon de uma árvore simplesmente remove esse táxon de um cladograma específico. Isto é ilustrado na Figura 6. Se nós podarmos as sardinhas do cladograma na Figura 6a, o cladograma fica tal qual é mostrado na Figura 6b. Se, em vez disso, podarmos os lagartos do cladograma da Figura 6a, obtemos o cladograma mostrado na Figura 6c. Finalmente, se nós podarmos as lontras, nós ficamos com o cladograma mostrado na Figura 6d. Observe que em todos os casos o cladograma podado mostra as mesmas relações evolutivas entre os táxons restantes que foram retratados no cladograma original. Isto é muito importante e pode ser testado pela conferência das sinapomorfias, que correspondem aos cladogramas original e podado. Por exemplo, a relação entre lagartos e gatos é suportada pela sinapomorfia 1 nos três cladogramas (Figuras 6a, 6b e 6d) que incluem ambos os táxons.

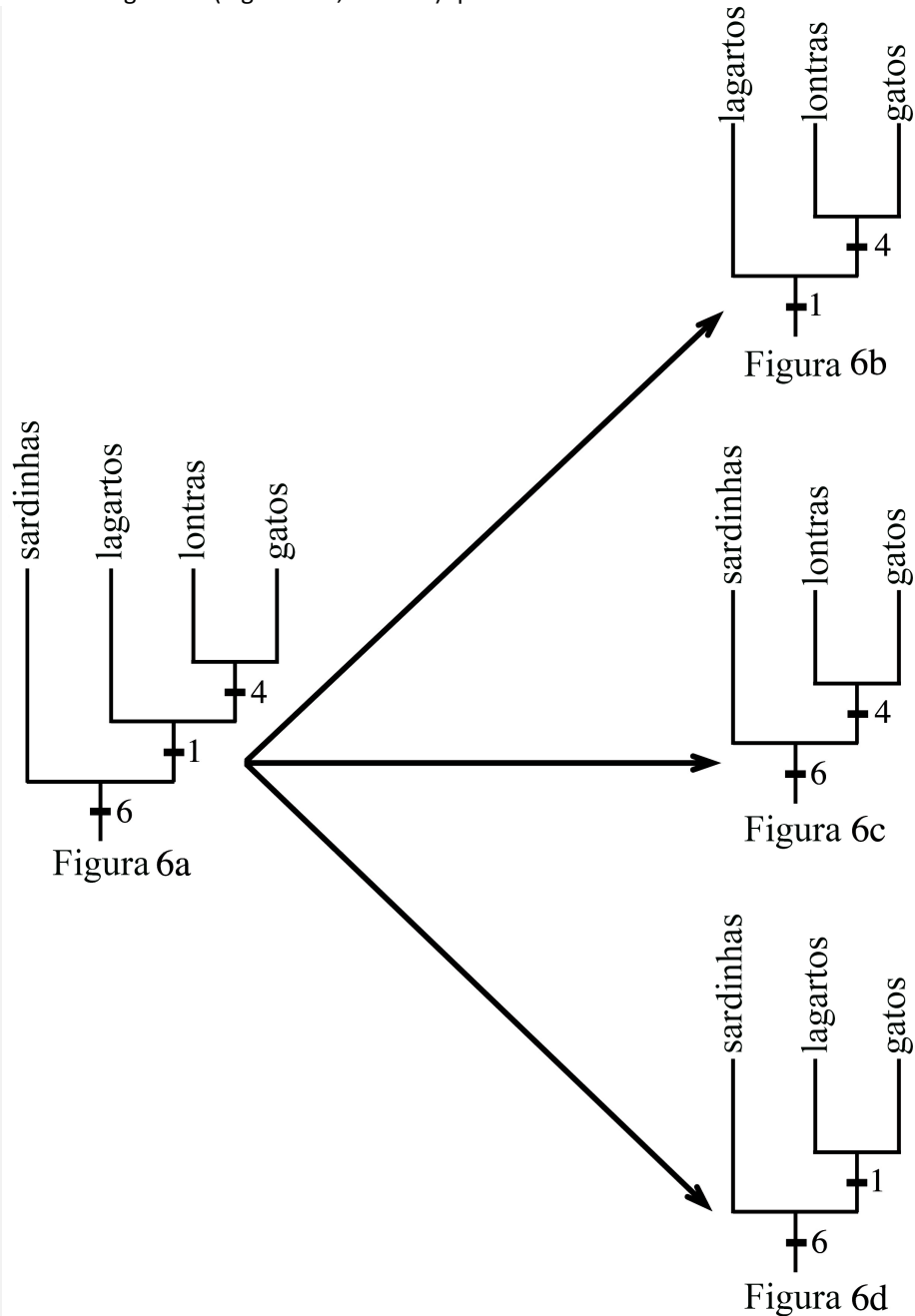


Figura 6—Cladogramas resultantes do processo de poda. Perceba que as relações de parentesco são mantidas nas variações das sentenças-de-três-táxons.

Ao podar, o táxon em questão é simplesmente removido do cladograma. Ao colapsar, dois ou mais táxons de nível inferior que compõem um clado são combinados em um único táxon de nível mais alto. Isso é importante: não se colapsa um conjunto qualquer de táxons: eles têm de compreender um clado suportado por um ACHMR. Além disso, a relação do novo táxon de nível superior com o restante dos táxons no cladograma deve permanecer a mesma. Isto é ilustrado com os táxons destacados em laranja na Figura 7. O clado (lontras + gatos) no cladograma mostrado na Figura 7a pode ser colapsado no táxon dos mamíferos, produzindo o cladograma mostrado na Figura 7b. Observe que em ambos os cladogramas na Figura 7, a relação entre lagartos e mamíferos é suportada pelo caráter 8.

Perceba também que o caráter 5, que era uma sinapomorfia do clado (lontras + gatos) na Figura 7a, tornou-se uma **autapomorfia** no cladograma da Figura 7b. Uma autapomorfia⁵ é uma característica derivada que se encontra em um único táxon.

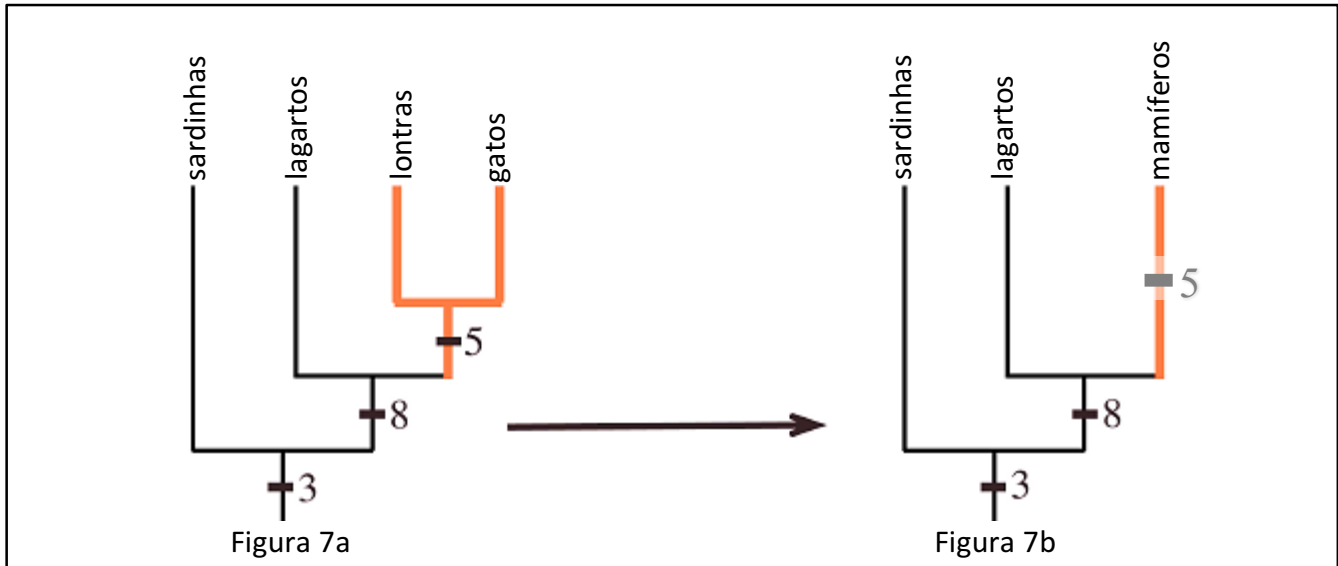


Figura 7—Colapso de um clado. Perceba que, nesse processo, um caráter que era uma sinapomorfia pode aparecer como autapomorfia de um táxon.

⁵Do grego: *aut(o)*, próprio; *apo*, derivado; *morfo*, forma. Opõe-se à sinapomorfia porque essas, diferentes daquelas, denotam uma característica derivada compartilhada (do grego: *sin*, união), não se aplicando a um único táxon.

Mesclando vários cladogramas menores em um único cladograma combinado

Quando dois pesquisadores diferentes investigam conjuntos sobrepostos de táxons, eles podem construir cladogramas que se sobrepõem parcialmente. Estes cladogramas podem ser combinados, ou fundidos, em um único cladograma que (i) inclui todos os táxons investigados por ambos os pesquisadores e (ii) preserva as relações evolutivas apresentadas nos cladogramas mais pequenos. Para fundir dois cladogramas, deve-se encontrar táxons e clados sobrepostos nos cladogramas separados e colocá-los juntos de modo a preservar as relações especificadas pelos ACHMRs. Isto é ilustrado na Figura 8, com as cores e sinapomorfias numeradas entre os diferentes cladogramas indicando as relações preservadas. No cladograma da Figura 8a, três táxons são suportados pelo caráter 9: lagartos, lontras e gatos (isto é, o caráter 9 é a sinapomorfia que define o ACHMR destes três táxons). No cladograma da Figura 8b, há quatro táxons suportados por esse caráter: lagartos, cobras, lontras e gatos. Este cladograma mostra que as cobras são um grupo-irmão para lagartos (apoiado pelo caráter 6). O cladograma mesclado na Figura 8c deve incluir todos os quatro táxons, e ainda deve preservar as relações entre os táxons que são mostrados nos cladogramas na Figura 8a e na Figura 8b. Finalmente, o cladograma da Figura 8a também mostra que as sardinhas são um grupo-irmão do clado que consiste em (lagartos + (lontras + gatos)). Esta relação também deve ser preservada no cladograma mesclado, conforme a Figura 8c.

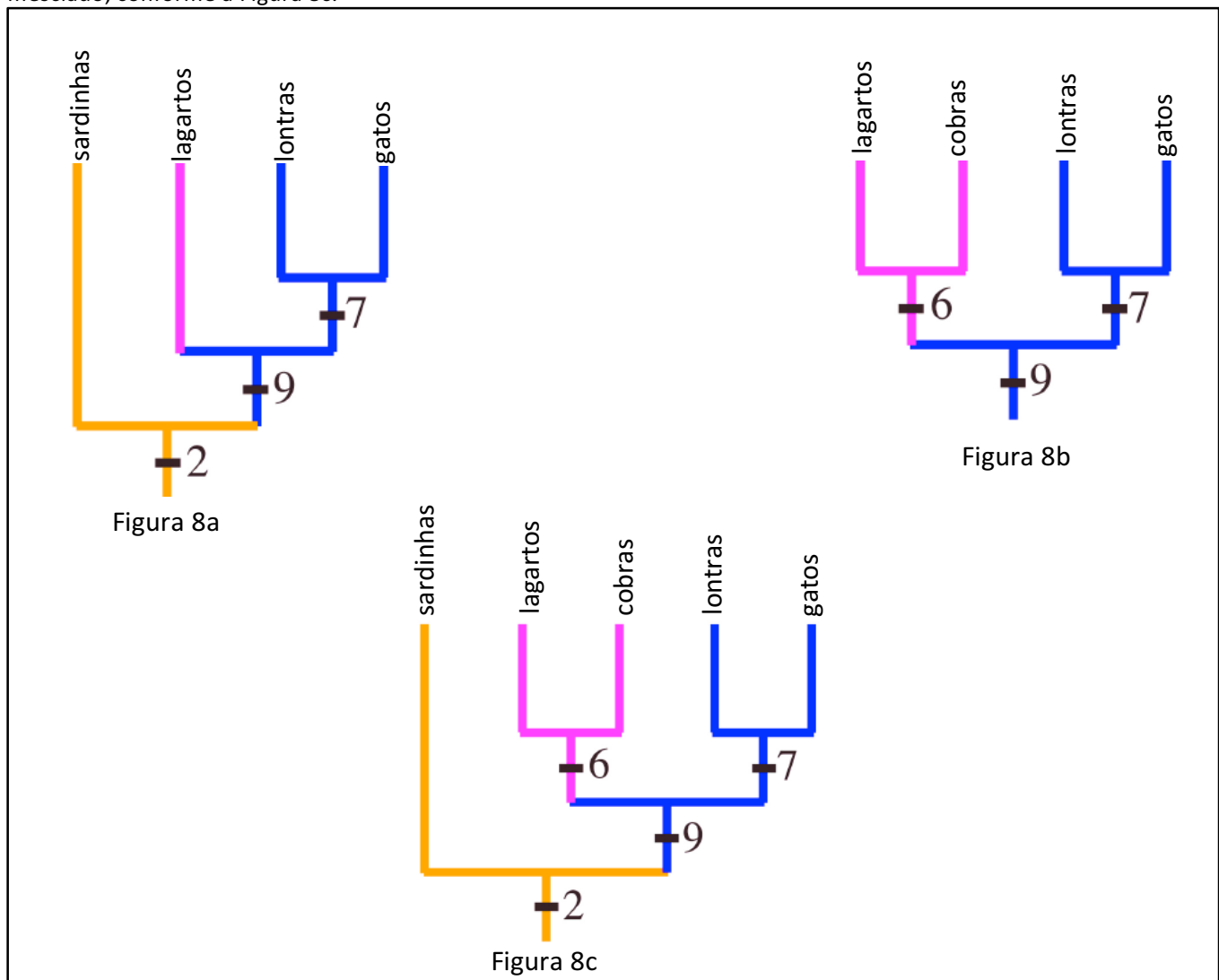


Figura 8—Mescla de cladogramas.

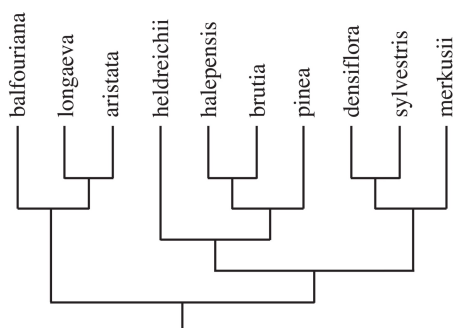
Confira o que entendeu #4

Responda às perguntas abaixo sem consultar as páginas anteriores. Depois de concluir os problemas, você terá a oportunidade de comparar suas respostas com as respostas corretas. Se algo ainda não está claro neste ponto, você pode retornar às páginas anteriores para revisar algum tópico.

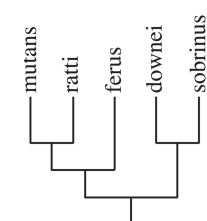
1. O cladograma abaixo⁶ mostra as relações evolutivas entre espécies de pinheiros. Redefina este cladograma no espaço à direita, fazendo as seguintes mudanças:

1) Podar *Pinus balfouriana* e *P. sylvestris*.

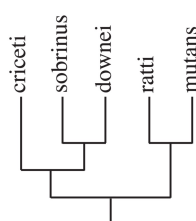
2) Recolher os seguintes táxons de *Pinus*: *P. heldreichii*, *P. halepensis*, *P. brutia* e *P. pinea* num único grupo marcado como *Pinaster* (um subgênero, digamos).



2. O pesquisador 3 está interessado nas relações evolutivas entre espécies particulares de bactérias *Streptococcus* que foram estudadas pelos pesquisadores 1 e 2. Esses dois pesquisadores estudaram alguns dos mesmos táxons, mas também alguns táxons diferentes. O pesquisador 1 desenhou o cladograma abaixo à esquerda para descrever as relações evolutivas entre os cinco táxons de *Streptococcus* que estudou. O pesquisador 2 desenhou o cladograma abaixo à direita para descrever as relações evolutivas entre os cinco táxons de *Streptococcus* que estudou. Desenhe um cladograma único para o Pesquisador 3 que retrate as relações evolutivas entre todas as seis espécies de *Streptococcus* estudadas pelos pesquisadores 1 e 2. Certifique-se de que o cladograma que você desenhar preserve todas as relações apresentadas nos dois cladogramas menores.



Pesquisador 1



Pesquisador 2

Pesquisador 3 (você)

PARE!

**NÃO VIRE A PÁGINA ATÉ QUE TENHA TERMINADO O
“CONFIRA O QUE ENTENDEU #4”**

⁶Nos cladogramas desta página, os nomes das espécies estão representados apenas por seu epíteto específico por motivos de simplicidade analítica e didática. A rigor, todo nome de espécie é, invariavelmente, composto por duas palavras em latim e destacadas do texto (em geral, em itálico): a primeira denotando o gênero (com inicial maiúscula) e a segunda, o epíteto específico, numa combinação que se aproxima de substantivo e adjetivo. Nessa aproximação veja que, embora a expressão “planta fina” identifique e se refira a uma entidade no universo, a palavra “fina”, sozinha, não o faz.

Conclusão

Você chegou ao final da apostila instrutiva sobre a compreensão de árvores evolutivas conhecidas como cladogramas. Nós tentamos ensinar-lhe um pouco daquilo a que os biólogos se referem como o “pensamento em árvore”⁷ (por exemplo, Baum, Smith, & Donovan, 2005; Catley, 2006; O’Hara, 1988). Os cladogramas são uma ferramenta vital nas ciências biológicas, porque representam e organizam o conhecimento existente sobre espécies e táxons de hierarquia superior. Usando conjuntos aninhados de clados apoiados por sinapomorfias para sistematizar a história de 3,5 bilhões de anos de vida na Terra, os cladogramas permitem a inferência baseada em evidências e fornecem uma estrutura conceitual para as biologias básica e aplicada (Futuyma, 2004; Nickels & Nelson, 2005; Yates, Salazar-Bravo & Dragoo, 2004).

Os cladogramas refletem a estrutura subjacente de um domínio (arqueias, bactérias ou eucariontes), ou seja, as relações evolutivas entre os táxons, e as inferências baseadas neles são, além de informativas, propensas a terem valor prático. Por exemplo, inferir qual antídoto usar para neutralizar a mordida de uma serpente urutu baseada em sua proximidade evolutiva com as jararacas é mais provável que surta efeito (sobrevivência!) do que basear a escolha do antídoto na semelhança da coloração entre uma urutu e uma cascavel (Freeman, 2005).

Um relatório recente do National Research Council (2009) concluiu que o enorme potencial da biologia para resolver numerosos problemas do mundo moderno baseia-se no conceito unificador da evolução. Muitas destas soluções necessitarão de análises filogenéticas (p. ex., Futuyma, 2004; Yates *et al.*, 2004). De fato, a Cladística passou a desempenhar um papel cada vez mais importante nas pesquisas relacionadas às ciências da vida. Tais pesquisas tiveram e continuarão tendo importantes implicações na sociedade. Por exemplo, análises cladísticas foram responsáveis pela identificação do vírus do Nilo Ocidental como agente patológico responsável por doença e morte no surto inicial em 1999; tais análises também forneceram às autoridades de saúde informações necessárias para tratar eficazmente o surto, bem como para fazer previsões sobre a propagação da doença (Yates *et al.*, 2004). Para dar outro exemplo, dado que os eucariontes unicelulares chamados “microsporidianos” foram recentemente classificados dentro do clado dos fungos, os pesquisadores estão agora testando se os fungicidas podem curar infecções por microsporidianos em colônias de abelhas (Freeman, 2011). Estas infecções são um problema significativo para a agricultura mundial e, portanto, para combater a fome no mundo, porque muitas colheitas dependem das abelhas para a polinização. Na verdade, a cada três coisas que comemos, uma é um resultado direto da polinização das abelhas. Em suma, como observou O’Hara (1988), responder a quase todas as perguntas evolutivas do tipo “por quê” requer uma compreensão dos cladogramas—isto é, da capacidade de se engajar no “pensamento em árvore”.

⁷*Tree thinking*, em inglês.

Referências

- Baum, D. A., Smith, S. D., & Donovan, S. S. (2005). The tree thinking challenge. *Science*, 310, 979–980.
- Catley, K. M. (2006). Darwin's missing link: a new paradigm for evolution education. *Science Education*, 90, 767–783.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection* (Primeira Edição). London: John Murray.
- Freeman, S. (2005). *Biological Science* (2ª ed.). Upper Saddle River (NJ): Prentice Hall.
- Freeman, S. (2011). *Biological Science: Evolution, Diversity, & Ecology* (vol. 2; 4ª ed.). Boston, MA: Benjamin Cummings.
- Futuyma, D. J. (2004). *The fruit of the tree of life*. In J. Cracraft & M. J. Donoghue (Eds.), *Assembling the tree of life* (pp. 25–39). New York, NY: Oxford University Press.
- Hennig, W. (1966). *Phylogenetic Systematics*. Urbana, IL: University of Illinois Press.
- National Research Council. (2009). *A new biology for the 21st century: Ensuring the United States leads the coming biology revolution*. Washington, DC: National Academies Press.
- Nickels, M. K., & Nelson, C. E. (2005). Beware of nuts & bolts: Putting evolution into the teaching of biological classification. *The American Biology Teacher*, 67, 283–289.
- Novick, L. R., & Catley, K. M. (2007). Understanding phylogenies in biology: The influence of a Gestalt perceptual principle. *Journal of Experimental Psychology: Applied*, 13, 197–223.
- O'Hara, R. J. (1988). Homage to Clio, or, toward an historical philosophy for evolutionary biology. *Systematic Zoology*, 37, 142–155.
- Thanukos, A. (2009). A name by any other tree. *Evolution: Education and Outreach*, 2, 303–309.
- Yates, T. L., Salazar-Bravo, J., & Dragoo, J.W. (2004). *The importance of the tree of life to society*. In J. Cracraft & M. J. Donoghue (Eds.), *Assembling the tree of life* (pp. 7–17). New York: Oxford University Press.

Agradecimentos

O desenvolvimento deste folheto de instrução foi apoiado pelo Institute of Educational Sciences, Department of Education dos EUA, através da verba R305A080621 à Universidade de Vanderbilt (L. R. Novick, investigadora principal, K. M. Catley, co-investigadora). As opiniões expressas são as das autoras e não representam pontos de vista do instituto ou do Department of Education dos Estados Unidos.

Nota sobre a adaptação

A apostila original, em inglês, tem sido usado para pesquisas em ensino de Sistemática Filogenética pelas autoras; já rendeu algumas publicações e pode ser obtida, com livre acesso, no sítio de uma das autoras (http://www.vanderbilt.edu/peabody/novick/evol_diagrams.html).

Esta versão em português busca manter o máximo possível o conteúdo original. Porém, alguns pontos foram alterados para maior adequação ao contexto da biota neotropical e para favorecer a compreensão sobre os tópicos abordados.

Peterson Lásaro Lopes

Professor Doutor do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de São Paulo