

(1) ORIGEM DOS CORDADOS E DOS VERTEBRADOS

Os cordados têm um ancestral comum com algum **outro** grupo de invertebrados (vale lembrar que os cordados basais também são invertebrados). Este é um fato inquestionável. Por outro lado, sabe-se também que estes grupos (outros invertebrados e cordados) se diversificaram a mais de **500 m.a.** Este fato é responsável por gerar dificuldade no reconhecimento do grupo irmão dos Cordados; pois, **faltam muitos fósseis** intermediários, e as **formas viventes** são altamente **derivadas** (dado o longo tempo evolutivo). Assim, é natural que diversas hipóteses surjam ao longo do tempo.

Hipóteses sobre origem do Filo Chordata:

Abaixo apresento algumas das **hipóteses** da origem dos cordados, mas temos que ter em mente que virtualmente **todos grupos de invertebrados** já foram sugeridos como grupos irmãos dos Chordata, inclusive protozoários! Na primeira filogenia conhecida que inclui os vertebrados, **Lamarck** (1809) evidencia **anelídeos** e **moluscos** como grupos irmãos de vertebrados. Cabe ressaltar que qualquer grupo de invertebrados que escolhermos, não pode ser convertido diretamente da sua forma moderna para um cordado sem uma **reorganização drástica**. **Consultamos os grupos atuais** para buscar **pistas** sobre seus **ancestrais**.

Atualmente usamos até **técnicas moleculares** para **reconstrução filogenética**, mas mesmo estas **variam** de acordo com o **método** e são também consideradas **hipóteses dinâmicas, puramente descritivas**. Isto é, não informam sobre *como* e *porque* as mudanças ocorreram, o que seria interessante, visto que as **hipóteses** devem se **basear** em novidades/mudanças morfológicas com **valor adaptativo**.

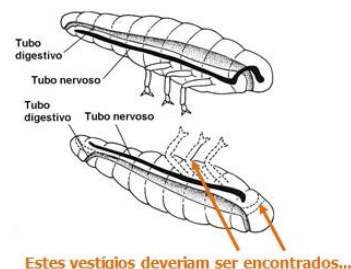
- 1) Annelida e/ou Artropoda (**prós**: Saint-Hilaire 1822 (lagostas); Gaskell & Patten 1912 (ambos grupos); **contras**: Cuvier 1830): **Hipótese da inversão**

Prós	Contras
Segmentação	A segmentação dos artrópodes faz parte do exoesqueleto ao invés da segmentação em miótomos dos cordados; foi visto também que ela surgiu múltiplas vezes na filogenia
	Exoesqueleto ao invés de endosqueleto
Tubos similares, invertidos	Tubos similares, torcidos
	Posição usual da boca e do ânus dos cordados é ventral (ao inverter se voltaria para o alto, necessitando migração ventral), não há vestígios embriológicos nos cordados deste evento
Regionalização do cérebro (prosencefalo e mesencefalo)	Tubo neural oco (Chordata) x sólido – e sua embriologia é distinta.
Sistema excretor similar (Annelida)	Clivagem radial (Chordata) x espiral
	Deuterostômios (Chordata) x protostômios

(1) ORIGEM DOS CORDADOS E DOS VERTEBRADOS

Constatou-se que esta primeira hipótese se baseia em semelhanças **análogas e não homólogas**.

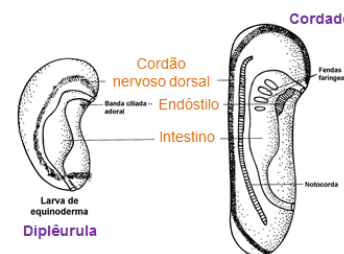
Lovtrup (1977) coloca novamente **artrópodes** como grupo irmão dos Chordata, ignora embriologia (protostômios), morfologia e o registro fóssil. Baseia-se em **fisiologia, química e histologia**: para ele, estes caracteres eram mais **conservativos (estáveis)** do que a morfologia; assim, se dois animais possuíssem mais substâncias químicas em comum, mais relacionados estariam. Mas, sabemos hoje que a fisiologia dos animais é muito plástica e evolui mais rápido que a morfologia. Assim, foi logo desconsiderada.



2) Ambulacraria / Echinodermata (Garstang ~ 1900): chamada de **hipótese Auriculária** (nome da larva dos pepinos-do-mar).

Prós	Contras
Simetria bilateral	Musculatura caudal não segmentada (larva de Acídia)
Deuterostômios	Intestino (larvas de acídias) se abre no átrium (= não homólogo)
Presença de fendas faríngeas, ajudando a alimentação de suspensão	
Surgimento da notocorda ajudando a locomoção muscular	
Cordão nervoso dorsal	

À primeira vista parecia forçado que um ancestral como uma estrela ou pepino do mar seriam relacionados aos cordados (**pés tubulares, placas de carbonato de cálcio, simetria pentarradial**), mas... as larvas são bastante similares com de um cordado (**simetria bilateral, e posições das partes internas**). **Faixa ciliada circum-oral** deu origem ao **cordão nervoso**; a **faixa ciliada adoral** deu origem ao **Endóstilo**.



Da larva **dipléurula** (ancestral hipotético), teriam surgido também a **notocorda e a musculatura segmentar**. O sistema nervoso rudimentar serviria basicamente para controlar a natação. **Natação** é uma **pré-adaptação ao aumento do corpo** (relação superfície/volume – os cílios não dariam conta de uma natação eficiente, pois o animal teria o mesmo número de cílios, ou os cílios teriam que fazer mais força para mover o animal). Isto pode ter sido altamente **adaptativo**. Os **cílios adorais** (não ajudariam na dieta de um animal maior que nada ativamente com a boca aberta) **transformados em Endóstilo** teriam mais valor adaptativo.

No entanto, essa **hipótese** se **baseia em outra hipótese**, para explicar a origem dos vertebrados. Que em dado momento as larvas de Urocordados (ascídias), considerado até então como grupo irmão de Chordata, sofrem **pedomorfose*** (por **pedogênese*** provavelmente) e atinjam a maturidade sexual como larvas livre-natantes e não como organismos sésseis (como a maioria das Ascídias). Essa possibilidade enfrenta **argumentação contrária** por alguns, pois a **fase larval** tende a ser **breve** para evitar intensa **pressão de predação**.

(1) ORIGEM DOS CORDADOS E DOS VERTEBRADOS

*Pedomorfose:

Presença de caracteres dos juvenis (ou formas larvais) nos adultos. Pode ocorrer por diferentes processos como *neotenia* (crescimento somático retardado) ou *pedogênese* (desenvolvimento sexual acelerado).

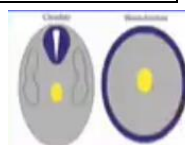
Apesar disto, com o estudo da embriologia é marcante as semelhanças entre as larvas. Uma boa prática seria comparar as larvas de anfioxos (Cephalochordata) com feiticeiras (Ptromyzontida). Os estudos do desenvolvimento embrionário também forneceram fortes evidências para o agrupamento dos vertebrados como demonstrado em trabalhos de Ernst Haeckel (1874; ver adiante).

Inicialmente Garstang considerava os **Hemicordata** como **intermediários** entre **Equinodermos** e **Cordados**. Todavia, atualmente os Hemicordados são considerados grupo irmão de equinodermos e o seu respectivo ancestral deveria ser comum aos cordados. Isto na verdade só **corroborar com sua hipótese**, torando-a mais simples, visto que necessita de um passo a menos de explicação.

De fato até existiu também a **Hipótese dos hemicordados** (Bateson, 1886; Gogdwin, 1917):

Prós	Contras
Simetria bilateral	
Deuterostômios	
Presença de fendas faríngeas	
Estomocorda (similar à notocorda) [outrora chamada de Hemicorda]	Analogia e não homologia (estomocorda tem desenvolvimento embrionário distinto e não tem colágeno = estrutura distinta)
Cordão nervoso dorsal	Em 2003 (Marc Kirschner) descobriu-se que não era dorsal, e sim uma rede difusa por todo o corpo, inclusive ventralmente.
Por outro lado encontraram muitos Hox genes homólogos aos de vertebrados, codificando as mesmas partes	

Independente de serem **Hemicordados** ou **Echinodermata** agora eles são grupos irmãos e seu ancestral é comum aos dois grupos (**Ambulacraria** e **Chordata**). **Quando** a descentralização do sistema nervoso ocorreu? **Ou** é o modo ancestral dos cordados? São perguntas que podemos fazer e ainda não foram respondidas.



Northcutt & Gans (1983) adotam um ponto de vista **funcional** e evidenciam que a grande irradiação entre cordados e Craniata é a **mudança na alimentação**: filtração para predação. O interessante dessa hipótese foi que sugeriram os passos evolutivos entre protocordados (EchiHemicUrocCepha: EHUC) e os Chordata. Alimentação por filtração – respiração faríngea + predação – eletorrecepção – capacidade de morder. Para isso sugerem um grupo de “pré-vertebrados”, mas que não existem fósseis ainda.

Jeffries (1986) complementa as propostas anteriores sugerindo alguns grupos fósseis como intermediários/ancestrais [novidade], os grupos de “Calcichordata” (atualmente inseridos em Echinodermata).

(1) ORIGEM DOS CORDADOS E DOS VERTEBRADOS

Tanto a hipótese de **Jeffries** como a de **Northcutt & Gans** não envolvem transformação pedomórfica – que para muitos é demasiadamente especulativa. Todavia, nem essas nem mesmo a hipótese de **Garstang** podem ser falseadas. As hipóteses de **Jeffries** e **Northcutt & Gans** são contraditórias em certo ponto: no primeiro caso o que foi definitivo para a origem dos Craniata foi o **alongamento do tronco** dos Calcichordata, ao passo que para **Northcutt & Gans** teria sido a **cabeça diferenciada** o fator crítico para a origem dos Craniata.

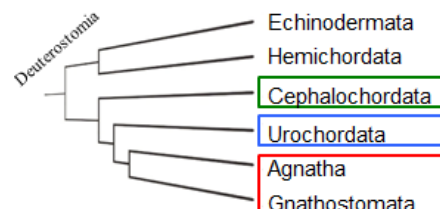
Atualmente digo que a inclusão de mais terminais geralmente melhora as filogenias. Mas, este não é o caso nessa história. A inclusão dos **Conodontes** só alimentou as discussões, pois foram colocados ora entre Agnatha e Gnatha ou ainda dentro dos Gnathostomata ou ancestral aos Craniata.

A **hipótese Auriculária** é uma das **mais aceitas** atualmente (ou uma das mais conhecidas), mas a **confusão não para por aí**. Mesmo dentro dos Chordata existe uma longa discussão.

Para saber mais: ler Kardong / Pough

Hipóteses sobre relação entre os Chordata:

Os Chordata podem ser divididos em 3 grupos: Urochordata (Tunicados / Ascídias), Cephalochordata (Anfioxo) e Craniata (Vertebrados). Entre 1928 até hoje diversas árvores foram propostas com todos arranjos possíveis. Mas, baseado em uma análise molecular complexa em 2006 os Tunicados são colocados como grupo irmão dos Craniata. Em 2008 um novo estudo molecular coloca os Cephalocordados como grupo irmão (realmente Cephalochordata tem mais semelhanças). Em 2009 voltam a colocar os Tunicados como irmão. Assim, vejam que a situação ainda não está definida. Em uma análise recente (2008) sobre filogenia funcional (levando-se em consideração não só a morfologia, mas também a função das estruturas – algo que tem se mostrado mais preciso do que a fenética tradicional), Tunicata e Acrania (= Cephalochordata) são grupos irmãos e seu ancestral comum divergiu de Craniota (Craniata).



Independente de quem é o grupo irmão de quem, é importante conhecermos todos, pois o grupo irmão dos vertebrados nos ajuda a entender a origem dos vertebrados e o grupo que ficar mais basal na filogenia (e os anfioxos estão sendo os mais cotados para assumir essa posição), nos ajuda a compreender a origem dos Chordata. Além disso, todos sendo cordados devem compartilhar semelhanças (caracteres derivados exclusivos). São as famosas 05 sinapomorfias:

- i. Presença de Notocorda (em ao menos uma fase da vida)
- ii. Cordão nervoso dorsal oco
- iii. Cauda pós-anal (em ao menos uma fase da vida)
- iv. Fendas faríngeas (em ao menos uma fase da vida): usada para filtragem de alimentos em não vertebrados e primariamente como órgão respiratório em vertebrados aquáticos (peixes). Mas essa estrutura também é observada em outros deutereostomios (grupo que compreende Chordata), assim, deve ser uma plesiomorfia e não uma sinapomorfia!!!! – cuidado com

(1) ORIGEM DOS CORDADOS E DOS VERTEBRADOS

seu livro texto... Função das fenestras branquiais é primariamente para alimentação... Respiração é uma função secundária... Derivada.

v. Endóstilo {sulco ciliado da faringe dos Tunicados, Anfioxos e larvas de Lampreias [nos adultos de lampreias se metamorfoseia na tireoide (glândula endócrina responsável por regular o metabolismo dos animais, associado ao metabolismo do iodo), que é homóloga nos demais Vertebrata], dotado de cílios e de células secretoras de muco para capturar alimento durante a filtração}

Sobre a relação dos Craniata (Vertebrata):

Assim, chegamos aos vertebrados propriamente ditos. Dentre as sinapomorfias do grupo, são destacadas na literatura:

- i. Presença de vértebra? Feiticeiras (**Agnatha**) não possuem; Lampreias (**Agnatha**) apenas rudimentos cartilagosos; Alguns **peixes** retêm notocorda até adultos.
- ii. Presença de Crânio (cartilaginoso ou ósseo)
- iii. Presença de crista neural: tecido embrionário que dá origem ao sistema nervoso complexo dos vertebrados
- iv. Presença de alguns genes homeóticos (genes Hox com regiões Homeobox – ca. de 180 pb) descobertos nos 1980's: cada região homeobox controla a expressão de milhares de outros genes relacionados ao desenvolvimento embrionário; permitem que os segmentos do corpo mantenham a sua identidade e expressem adequadamente as suas características. Também encontrados em fungos e plantas, nos vertebrados a estrutura básica é compartilhada e diferente dos demais seres vivos. Não é uma sinapomorfia também.

Vejam que estou me referindo a sinapomorfias o tempo todo para mostrar o relacionamento entre os animais. Contudo, de onde vem essa filosofia?

- a) Lineu foi o último a querer descrever toda diversidade do mundo e na época descreveu 4400 animais (sendo metade insetos). Isto é, Lineu descreveu menos de 2000 vertebrados e ele acreditava ter feito um trabalho quase completo na época. Atualmente 60 mil espécies (quase 30 mil peixes), mas isso = 1/100 do que já viveu (60 milhões). Isso implica que estamos aumentando o conhecimento dos animais – o que pode contribuir para o caso.

Como Lineu organizava os animais?

Como chegamos a usar sinapomorfias?

Histórico:

- a) **Aristóteles** (350 a.C.) já tenta organizar os animais entre “superiores” (animais com sangue) e “inferiores” (animais sem sangue); separando assim os vertebrados (com sangue vermelho) dos invertebrados (sem sangue vermelho). Também já iniciava a organização dos grupos animais em *genos* (corresponde a todas as combinações de um grau superior) e *eidos* (diz respeito à forma individual do animal: cão, cavalo, girafa, etc...). Este é considerado um marco na sistemática dos vertebrados, sendo que o próximo momento importante aconteceu 2000 anos depois.

(1) ORIGEM DOS CORDADOS E DOS VERTEBRADOS

- b) **Lineu** (1750's) estabeleceu o método de nomenclatura binomial adotado atualmente (existiam outros métodos na época) e foi o último a querer descrever toda diversidade do mundo e na época descreveu 4400 animais (sendo metade insetos). Isto é, Lineu descreveu menos de 2000 vertebrados e ele acreditava ter feito um trabalho completo na época.
- c) Até então, a visão do mundo se baseava em criacionismo, até que **Wallace, Darwin e Lamarck** publicam seus trabalhos (entre 1800's e 1830's). São nestes trabalhos que vemos de forma clara as primeiras evidências de evolução e as primeiras filogenias conhecidas. A primeira de Lamarck (1809), já incluindo os vertebrados. Lamarck era feneticista, ou seja, organizava os animais por caracteres morfológicos. Por exemplo, agrupou Monotremados e Aves num mesmo grupo (por terem bico e colocarem ovos), e anelídeos e moluscos como grupo ancestral de vertebrados, casos que sabemos hoje serem inverídicos.
- d) **Ernst Haeckel** (1860's - 1870's) também publica algumas filogenias, já mais elaboradas com base em embriologia evolutiva, separando os **amniota** dos **anamnia** e colocando já as aves próximas dos répteis (grupo ora considerado mais próximo a anfíbios). Por outro lado, sempre coloca o Homem como topo das árvores, uma visão antropocêntrica que pode ser observada até hoje em livros escolares.
- e) Somente nos anos 1940's é que **Huxley** une os trabalhos de **Lamarck, Darwin, Haeckel e Mendel**, dando nome ao neo-darwinismo. Teoria unificadora que compreende melhor a transmissão de informação genética entre gerações, sendo fundamental para a sistemática filogenética moderna (ou cladística) – cunhada por **Willi Hennig** (1960's). Para Hennig, devemos adotar as sinapomorfias (caracteres compartilhados exclusivos pelos membros do clado e pelo seu ancestral comum mais recente, que por sua vez possui um ancestral que não possui tal caractere) como base para as reconstruções de árvores filogenéticas, e não simplesmente qualquer semelhança (morfológica ou genética). Assim, devemos adotar somente grupos monofiléticos. Este conceito quando aplicado à concepção anterior da sistemática dos vertebrados tem alterado continuamente a organização dos grupos.

Escolas de Sistemática

- a) **Sistemática evolutiva ou gradista** (Huxley, Mayr, Simpson)
- Critérios: descontinuidade morfológica: se é pronunciada os táxons são classificados em grupos diferentes (e.g., Aves x Répteis)
- Monofilia mínima: devem descender do mesmo ancestral, mas não necessariamente compreendendo todos os descendentes. (aceita parafilia)
- b) **Sistemática fenética** (Sokal, Cain, Sneath, Camin)
- Bases: utilização do máximo de caracteres para classificações baseadas no grau de semelhança (como fazia Aristóteles): técnicas matemáticas com tratamento pela informática (em parte utilizada pela Sistemática Filogenética)
- c) **Sistemática Filogenética ou Cladística** (Hennig)
- Objetivo: reconstruir a história da vida, baseando-se somente em homologias, sinapomorfias (necessidade de polarização dos caracteres e/ou seus estados).
- Produto final: hipótese de parentesco de diferentes táxons organizados em cladogramas ou linhagens evolutivas.