

HISTÓRIA, BIOGEOGRAFIA E ANÁLISE FILOGENÉTICA DOS XENARTHROS (MAMMALIA)

Lorena Cardoso Rezende¹, Murilo Pompeu e Silva², Dayane Alcântara¹, Maria Angélica Miglino³

1. Pós-graduanda em Ciências da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil (lorisvete@yahoo.com.br)

2. Graduando em Medicina Veterinária da Faculdade de Medicina Veterinária da Universidade de Santo Amaro, São Paulo, Brasil

3. Professora Doutora da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil

RESUMO

A inconstância climática que existiu durante as glaciações, alternou ciclos de vida no gelo e nas florestas. Em razão disto, a fauna e a flora sofreram alterações de forma e função. A literatura sustenta que os Xenarthros com sua longa e isolada existência, podem ser a luz para entender a evolução do desenho corporal dos mamíferos. A superordem Xenarthra agrupa animais de morfologia, comportamento e habitats completamente diferentes. Cada linhagem divergiu da outra numa taxa que permitiu a especiação, formatando diferenças fenotípicas. A evolução morfológica ocorre em taxas altamente variáveis, sendo explicadas adequadamente pela teoria da genética de populações. Há uma correspondência entre evolução morfológica e especiação. A história da diversidade biológica sustenta que evolução é sinônimo de adaptação, e não de complexidade morfológica.

PALAVRAS-CHAVE: Filogenia, biodiversidade, conservação, evolução

HISTORY, BIOGEOGRAPHY AND PHYLOGENETIC ANALYSIS OF THE XENARTHROS (MAMMALIA)

ABSTRACT

The climate inconstancy that existed during the ice ages alternated the life cycles on the ice and forests. Because of this, fauna and flora have changed in form and function. The literature claims that Xenarthra with its long and isolated existence can be the light to understand the evolution of the body design. The superorder Xenarthra includes animals from completely different morphology, behavior, and habitats. Lineages diverged from each other at a rate that allowed speciation, causing phenotypic differences. Morphological evolution occurs at highly variable rates and is adequately explained by the theory of population genetics. There is correspondence between morphological evolution and speciation. The history of biological diversity argues that evolution is synonymous with adaptation, and not morphological complexity.

KEYWORDS: Phylogeny, biodiversity, conservation, evolution

INTRODUÇÃO

Os processos históricos responsáveis pelas distribuições geográficas dos táxons podem ser inferidos pelo registro dos fósseis, além da inferência filogenética. Atualmente, os pesquisadores utilizam técnicas de biologia molecular, esta ferramenta tem auxiliado bastante para desvendar a nossa história.

Dos quatro principais grupos de mamíferos placentários identificados pelos taxonomistas moleculares: Afrotherios, Xenarthras, Laurasiatérios e Euarchontoglires; os dois ramos mais antigos são os Afrotérios e os Xenarthras (DAWKINS, 2009).

Os Xenarthras representam uma das histórias de sucesso dos mamíferos da América do Sul (POUGH et al., 1993). GARDNER (2005b) dividiu este grupo nas ordens Cingulata, espécimes com corpo recoberto por osteodermos (tatus), e Pilosa, espécimes com corpo recoberto por pêlos (preguiças e tamanduás). Dentre as 38 espécies viventes de preguiças, tamanduás e tatus, existem nove espécies vulneráveis ou em perigo de extinção, de acordo com a International Union for Conservation of Nature 2010 (IUCN).

Os Xenarthras foram um dos poucos grupos que se diversificaram em um espaço geográfico restrito (ENGELMANN, 1985). Muitos estudos procuram desvendar a origem deste grupo e o início do seu isolamento, sugerindo que a sua origem, provavelmente, foi antes da separação da Gondwana. O isolamento geográfico entre os grupos ocorreu durante o Mesozóico, principalmente durante o Cretáceo, com a deriva continental (HEDGES et al., 1996). A divergência entre Xenarthra e os outros mamíferos placentários provavelmente ocorreu no Cretáceo, há aproximadamente 106 milhões de anos (DELSUC et al., 2001). Depois migraram para a América do Sul durante o Plioceno (LARRAZÁBAL, 2004).

Atentado-se para o conceito de que a biogeografia estuda as distribuições geográficas dos organismos, procurando explicar como as espécies e táxons superiores distribuem-se pelo planeta, esta revisão buscou relacionar a história e biogeografia, inferindo uma análise filogenética da superordem Xenarthra.

REVISÃO DE LITERATURA

A inconstância climática que existiu durante as glaciações, alternou ciclos de vida no gelo e nas florestas. Em razão disto, a fauna e a flora sofreram alterações de forma e função. O início da divergência dos animais foi seguido por longo período de isolamento geográfico, por causa da deriva continental, durante o Mesozóico, principalmente durante o Cretáceo (HEDGES et al., 1996), o que possibilitou a evolução convergente de traços similares em diferentes superordens (CARTER, 2001).

Com a extinção dos dinossauros entre o Cretáceo-Terciário seguiu-se uma rápida diversificação dos mamíferos, particularmente dos eutérios (MESS & ZELLER, 2003). Outro fator, foi o resultado de uma antiga movimentação das placas tectônicas, que permitiu a convergência fenotípica, evoluindo os clados descendentes (WILDMAN et al., 2007). Houve uma extensiva especiação que ocorreu dentro das ordens seguindo uma repentina disponibilidade de nichos no início do Terciário (HEDGES et al., 1996).

A divergência entre este grupo e os outros mamíferos placentários deve ter ocorrido há aproximadamente 106 milhões de anos (DELSUC et al., 2001; EIZIRIK

et al., 2001; DELSUC et al., 2004), quando a África, América do Sul, Antártica e Austrália formavam o antigo supercontinente denominado Gondwana.

A América do Sul manteve-se isolada do resto do mundo durante grande parte do período de evolução dos mamíferos, tornando este continente um imenso experimento natural que culminou em uma fauna mamífera única e fascinante (DAWKINS, 2009). A relação e distribuição dos Xenarthras são consistentes com a conexão terrestre entre a América do Sul e a do Norte, que poderia ter existido durante o final do Cretáceo e início do Terciário (ENGELMANN, 1985). Os primeiros Xenarthras apareceram na América do Sul no período Paleoceno (EISENBERG, 1989), se diversificando bastante no Mioceno (POUGH et al., 1993). Já as primeiras preguiças terrestres apareceram no Oligoceno (POUGH et al., 1993).

Os Xenarthras são um dos poucos grupos que se restringiram a uma determinada área geográfica e se isolaram morfologicamente (ENGELMANN, 1985). A explicação convencional da distribuição geográfica dos Xenarthras é que originou-se na América do Sul quando o continente foi isolado de outra grande massa de terra e diversificou neste continente durante todo o Terciário até a emergência do istmo do Panamá no final do Terciário, que permitiu o alastramento de algumas formas adaptadas adequadamente a outras regiões da América (ENGELMANN, 1985). Alguns espécimes, como o *Dasyus novemcinctus*, conhecido popularmente como tatu galinha, dispersaram recentemente para a América do Norte (WILDMAN et al., 2007).

O grupo chave dos eutérios pode ter seu ancestral comum mais recente no hemisfério sul (MURPHY et al., 2001b). As várias características dos Xenarthras, aparentemente primitivas, sugerem que eles podem ser o membro mais primitivo dos mamíferos placentários e um clado irmão de todos os eutérios (ENGELMANN, 1985).

Os Xenarthras são considerados monofiléticos porque apresentam características específicas, como a fusão do sacro com a pelve (GRASSÉ, 1955). A divergência entre Pilosa e Cingulata, possivelmente ocorreu há aproximadamente 65 milhões de anos (DELSUC et al., 2004). SARICH (1985) analisando a precipitação do soro encontrou grande distinção entre as albuminas das espécies de Xenarthras, indicando que as mesmas se separaram, no mínimo, 75-80 milhões de anos atrás. Pelas análises filogenéticas, a preguiça e o tamanduá do novo mundo são classificados na subordem Pilosa, tendo os tatus (subordem Cingulata) como um grupo irmão (MURPHY et al., 2001a).

Árvore filogenética da superordem Xenarthra

Uma árvore filogenética constitui uma hipótese sobre a história evolutiva (FUTUYMA, 1942). A precisa hierarquia dos eventos da divergência ancestral que conduziram para a presente classificação dos modernos mamíferos placentários, apresenta inúmeras controvérsias entre os morfologistas, paleontologistas e evolucionistas moleculares (MURPHY et al., 2001a).

Quando duas populações divergem em composição genética por meio de adaptação a diferentes ambientes, algumas das diferenças genéticas entre elas podem incidentalmente conferir um isolamento reprodutivo quando estas se encontram mais tarde (FUTUYMA, 1942).

Outro agravante são as características de homoplasia em diferentes táxons de mamíferos, ou seja, similaridades moleculares e morfológicas que evoluíram independentemente em diferentes linhagens e não foram herdadas de um ancestral

comum (SPRINGER et al., 2004). Novos questionamentos surgiram, como se a arquitetura genética latente responsável por estas mudanças envolvessem os mesmos ou diferentes genes (SPRINGER et al., 2004).

Com a diversificação biogeográfica após a separação da Gondwana, os mamíferos placentários poderiam ser subdivididos dentro de duas linhagens (SPRINGER et al., 2003 citado por WILDMAN et al., 2007). Este processo dividiu os membros dos clados Boreoeutheria no norte e Atlantogenata do sul (WILDMAN et al., 2007). Além disso, no final do Cretáceo, a separação do continente africano e da América do Sul poderia resultar em vicariância dentro do Atlantogenata (WILDMAN et al., 2007). Esta separação vicariante resultou nos clados Afrotheria na África e Xenarthra na América do Sul (WILDMAN et al., 2007).

As técnicas moleculares ajudam a desvendar a base da árvore dos eutérios e determinar a seqüência da escala evolutiva (VOGEL, 2005).

Estudos de filogenia molecular agruparam os mamíferos placentários dentro de quatro grandes grupos (Xenarthra, Afrotheria, Euarchontoglires e Laurasiatheria), entretanto não se estabeleceu a hierarquia completa das relações interordinais (MURPHY et al., 2001b; CARTER & MESS, 2007). O Laurasiatheria e o Euarchontoglires são táxons irmãos, que podem ser agrupados no chamado clado Boreoeutheria.

Dos quatro principais grupos de mamíferos placentários identificados pelos taxonomistas moleculares, os dois ramos mais antigos são Afrotéria e Xenarthra (MADSEN et al., 2001; MURPHY et al., 2001a; DAWKINS, 2009). Recente evidência molecular (MADSEN et al., 2001; MURPHY et al., 2001a) sustenta fortemente a hipótese que a superordem Xenarthra seja um ancestral, um grupo basal dentro dos mamíferos placentários, originado depois da deriva continental (MADSEN, 2001; MURPHY, 2001a).

Filogeneticistas moleculares sugerem que a origem do Placentalia foi em algum lugar nos continentes do sul (HUNTER & JANIS, 2006). Alguns pesquisadores discutem a hipótese do Afrotheria ser o grupo-irmão dos demais mamíferos placentários, porém, existe a hipótese do Xenarthra ser o grupo-irmão dos demais placentários, ou que ambos formem um clado representando o grupo irmão dos demais mamíferos placentários (MURPHY et al., 2001a; MURPHY et al., 2001b).

WILDMAN et al. (2007) estabeleceram que Afrotheria e Xenarthra formam um grupo irmão (Atlantogenata) para um clado compreendendo Euarchontoglires e Laurasiatheria (Boreoeutheria). Entretanto, MURPHY et al. (2001a) detectaram o clado Afrotheria como irmão de todos os outros mamíferos placentários.

LUCKETT (1993) agrupou as preguiças, tamanduás e tatus baseado na análise cladística das membranas fetais e características crânio-esqueleto. Entretanto, a comparação entre os resultados dos dados morfológicos e moleculares mostram que dentro dos mamíferos existem vários casos de correspondência (SHOSHANI & MCKENNA, 1998).

A partir de 1960, os estudos da ordem Xenarthra têm se apropriado de algumas técnicas bioquímicas e moleculares. Os marcadores moleculares, como o DNA mitocondrial e o DNA nuclear, são de grande importância nos estudos evolutivos, como marcadores de diversidade genética.

O Xenarthra é um clado de mamíferos Sul Americanos com uma mistura intrigante de características primitivas e derivadas (ENGELMANN, 1985; MURPHY et al., 2001b), sugerindo que eles podem ser o membro mais primitivo dos

mamíferos placentários e um clado irmão de todos os outros eutérios (ENGELMANN, 1985).

Xenarthra é provavelmente o clado basal dos extintos mamíferos eutéricos (NOVACEK & WYSS, 1986; SHOSHANI, 1986; NOVACEK, 1993). Entretanto, existe uma forte possibilidade dos Afrotheria e Xenarthra terem se originado no Hemisfério Sul, especificamente na Gondwana (MADSEN et al., 2001; MURPHY et al., 2001b).

A superordem Xenarthra é considerada monofilética por diferentes métodos de análises (VAN DIJK et al., 1999; MADSEN et al., 2001; GAUDIN, 2003). MESS & CARTER (2007) afirmaram que existe uma dicotomia entre os tatus e as preguiças e tamanduás. MURPHY et al. (2001a) juntaram preguiças (*Cloloepus spp.*) e tamanduás (*Myrmecophaga*, *Tamandua*) na subordem Pilosa, tornando-se um grupo irmão dos tatus. Para definir as relações filogenéticas entre preguiça (*Bradypus variegatus*) e tamanduá (*Tamandua mexicana* e *Myrmecophaga tridactyla*), De JONG et al. (1985) isolaram e seqüenciaram os aminoácidos da proteína α -cristalina, encontrando uma origem monofilética.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

É entendimento corrente no meio científico que as pressões das ações antrópicas contribuem para a diminuição do número de espécies. O conhecimento da biologia reprodutiva contribui para a manutenção de espécies no planeta, em seus nichos ecológicos ou em cativeiros. Do ponto de vista evolutivo, o fluxo gênico dos Xenarthras carregam muitas informações do processo de adaptação ao ambiente.

Outro aspecto a ser considerado, é que os desenhos anatômicos mais primitivos, conservam os princípios de construção corporal com maior intensidade, mesmo após ter passado pelos processos filo e ontogenéticos dos quais derivam suas formas.

AGRADECIMENTOS

À FAPESP, CAPES e CNPq pelo auxílio financeiro e concessão das bolsas.

REFERÊNCIAS

CARTER, A. M. Evolution of the placenta and fetal membranes seen in the light of molecular phylogenetics. **Placenta**, v. 22, p. 800-807, 2001.

CARTER, A. M.; CROY, B. A.; DANTZER, V.; ENDERS, A. C.; HAYAKAWA, S.; MESS, A.; SOMA, H. Comparative aspects of placental evolution: a workshop report. **Placenta** 28, Supplement A, Trophoblast Research, v. 21, p. 129-132, 2007.

DAWKINS, R. Xenarthros. In: R. Dawkins (Ed.). **A Grande História da Evolução**. São Paulo: Companhia das Letras, 2009.

JONG, W. W.; ZWEERS, A.; JOYSEY, K. A.; GLEAVES, J. T.; BOULTER, D. **Protein Sequence Analysis Applied to Xenarthran and Pholidote Phylogeny**. In: G. G. Montgomery (Ed.). The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas. Washington and London: Smithsonian Institution Press, 1985, p.65-76

DELSUC, F.; CATZEFLIS, F. M.; STANHOPE, M. J.; DOUZERY, E. J. P. The evolution of armadillos, anteaters, and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: implications for the status of the enigmatic fossil *Eurotamandua*. **The Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences**, v. 268, 2001.

DELSUC, F.; VIZCAINO, S. F.; DOUZERY, E. J. P. Influence of Tertiary paleoenvironmental changes on the diversification of South American mammals: a relaxed molecular clock study within Xenarthrans. **BMC Evolutionary Biology**, v. 4, n. 1, p. 11, 2004.

EISENBERG, J. F. Order Xenarthra (Edentata). In: J. F. Eisenberg (Ed.). **Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics: Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana**. Chicago: The University of Chicago Press, v.1, p.50-67, 1989.

EIZIRIK, E.; MURPHY, W. J.; O'BRIEN, S. J. Molecular dating and biogeography of the early placental mammal radiation. **Journal of Heredity**, v. 92, n. 2, p. 212-219, 2001.

ENGELMANN, G. F. The phylogeny of the Xenarthra. In: G. G. Montgomery (Ed.). **The Evolution and Ecology of Armadillo, Sloths, and Vermilinguas**. Washington: Smithsonian Institution Press, p.51-64, 1985.

FUTUYMA, D. J. **Biologia Evolutiva**. Ribeirão Preto: FUNPEC-RP, 631 p., 1942.

GARDNER, A. L. Order Pilosa. In: D. E. Wilson e D. M. Reeder (Ed.). **Mammal Species of the World**. Baltimore: Johns Hopkins University Press, v.1, p.100-103, 2005b

GAUDIN, T. J. Phylogeny of the Xenarthra. **Senckenbergiana Biologica**, v. 83, n. 1, p. 27-40, 2003.

GRASSÉ, P. Ordre des Édentés. In: P. Grassé (Ed.). **Traité de Zoologie**. Paris: Masson et Cie Éditeurs, v.Tome XVII. Mamifères. Les Ordres: Anatomie, Éthologie, Systématique, p.1182-1266, 1955.

HEDGES, S. B.; PARKER, P. H.; SIBLEY, C. G.; KUMAR, S. Continental breakup and the ordinal diversification of birds and mammals. **Nature**, v. 381, p. 226-229, 1996.

HUNTER, J. P.; JANIS, C. M. Spiny norman in the garden of eden? Dispersal and early biogeography of placentalia. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 13, p. 89-123, 2006.

LARRAZÁBAL, L. B. Crianza en cautiverio de perezoso de dos dedos (*Choloepus didactylus*). **Edentata**, v. 6, p. 30-36, 2004.

LUCKETT, W. P. Uses and limitations of mammalian fetal membranes and placenta for phylogenetic reconstruction. **Journal of Experimental Zoology**, v. 266, n. 6, p. 514-527, 1993.

MADSEN, O.; SCALLY, M.; DOUADY, C. J.; KAO, D. J.; DEBRY, R. W.; ADKINS, R.; AMRINE, H. M.; STANHOPE, M. J.; DE JONG, W. W.; SPRINGER, M. S. Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. **Nature**, v. 409, n. 6820, p. 610-614, 2001.

MESS, A.; CARTER, A. M. Evolution of the placenta during the early radiation of placental mammals. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. Part A 148, p. 769-779, 2007.

MESS, A.; ZELLER, D. G. B. U. Evolutionary transformations of fetal membranes and reproductive strategies. **Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology**, v. 299A, n. 1, p. 3-12, 2003.

MURPHY, W. J.; EIZIRIK, E.; JOHNSON, W. E.; ZHANG, Y. P.; RYDER, O. A.; O'BRIEN, S. J. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. **Nature**, v. 409, n. 6820, p. 614-618, 2001a.

MURPHY, W. J.; EIZIRIK, E.; O'BRIEN, S. J.; MADSEN, O.; SCALLY, M.; DOUADY, C. J.; TEELING, E.; RYDER, O. A.; STANHOPE, M. J.; DE JONG, W. W.; SPRINGER, M. S. Resolution of the early placental mammal radiation using bayesian phylogenetics. **Science**, v. 294, n. 5550, p. 2348-2351, 2001b.

NOVACEK, M. J. Reflections on higher mammalian phylogenetics. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 1, n. 1, p. 3-30, 1993.

NOVACEK, M. J.; WYSS, A. R. Higher-level relationships of the recent eutherian orders: morphological evidence. **Cladistics**, v. 2, n. 4, p. 257-287, 1986.

POUGH, F. H.; HEISER, J. B.; MCFARLAND, W. N. **A Vida dos Vertebrados**. São Paulo: Atheneu, 1993.

SARICH, V. M. Xenarthran systematics: albumin immunological evidence. In: G. G. Montgomery (Ed.). **The Evolution and Ecology of Armadillo, Sloths, and Vermilinguas**. Washington and London: Smithsonian Institution Press, p.77-81, 1985.

SHOSHANI, J. Mammalian phylogeny: comparison of morphological and molecular results. **Molecular Biology and Evolution**, v. 3, n. 3, p. 222-242, 1986.

SHOSHANI, J.; MCKENNA, M. C. Higher taxonomic relationships among extant mammals based on morphology, with selected comparisons of results from molecular data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 9, n. 3, p. 572-584, 1998.

SPRINGER, M. S.; STANHOPE, M. J.; MADSEN, O.; JONG, W. W. Molecules consolidate the placental mammal tree. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 19, n. 8, p. 430-438, 2004.

VAN DIJK, M. A. M.; PARADIS, E.; CATZEFLIS, F.; JONG, W. W. The virtues of gaps: Xenarthran (Edentate) monophyly supported by a unique deletion in A-crystallin. **Systematic Biology**, v. 48, n. 1, p. 94-106, 1999.

VOGEL, P. The current molecular phylogeny of eutherian mammals challenges previous interpretations of placental evolution. **Placenta**, v. 26, p. 591-596, 2005.

WILDMAN, D. E.; UDDIN, M.; OPAZO, J. C.; LIU, G.; LEFORT, V.; GUINDON, S.; GASCUEL, O.; GROSSMAN, L. I.; ROMERO, R.; GOODMAN, M. Genomics, biogeography, and the diversification of placental mammals. **PNAS**, v. 104, n. 36, p. 14395-14400, 2007.