

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

Dissertação de Mestrado

**Dispersão na última fronteira: A biogeografia de ilhas em escala
interplanetária**

Maico Stochero Fiedler

Porto Alegre, fevereiro de 2019

Dispersão na última fronteira: A biogeografia de ilhas em escala interplanetária

Maico Stochero Fiedler

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

ORIENTADOR: Prof. Dr. Milton de Souza Mendonça Jr.

Comissão examinadora

Prof. Dr. Renan Maestri (UFRGS)

Prof. Dra. Amanda Gonçalves Bendia (USP)

Prof. Dr. Jorge Alberto Quillfeldt (UFRGS)

Porto Alegre, fevereiro de 2019

“The Earth is a very small stage in a vast cosmic arena”

Pale Blue Dot - Carl Sagan (1994)

CIP - Catalogação na Publicação

Stochero Fiedler, Maico
Dispersão na última fronteira: A biogeografia de
ilhas em escala interplanetária / Maico Stochero
Fiedler. -- 2019.
49 f.
Orientador: Milton de Souza Mendonça Júnior.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do
Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Programa
de Pós-Graduação em Ecologia, Porto Alegre, BR-RS,
2019.

1. astrobiologia. 2. biogeografia de ilhas. 3.
litopanspermia. 4. dispersão. 5. ecologia planetária.
I. de Souza Mendonça Júnior, Milton, orient. II.
Título.

Elaborada pelo Sistema de Geração Automática de Ficha Catalográfica da UFRGS com
os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao PPG Ecologia e seus professores por todo conhecimento transmitido e, por me terem feito gostar muito de ecologia, a CAPES pela bolsa, sem dúvida eu não teria me mantido na pós-graduação sem ela. E principalmente ao meu orientador, Prof. Dr. Milton de Souza Mendonça Jr, por todo auxílio, ideias e sugestões, mas também por me apresentar e fazer gostar de uma área que pouco tinha ouvido falar. Sem dúvidas a astrobiologia continuará estando em meus PDFs. Contudo, não posso esquecer de todos os professores, que de algum modo me fizeram chegar até aqui. Deixo meu agradecimento a todos, de 1999 até o dia de hoje.

Também agradeço a Alexandra Elbakyan pelo *Sci-Hub* e todos artigos que consegui ler graças a esse repositório. Sou grato também ao canal *Space Today* do *Youtube* que sempre traz as últimas novidades do mundo da astrobiologia, com os artigos comentados. Acredito que devemos consumir mais esse tipo de informação, afinal o Brasil precisa de mais divulgação científica.

Meus mais sinceros agradecimentos ao grupo da estatística (Carolina Prauchner, Murilo Zanini David e Pedro Peixoto Nitschke) ao grupo do ciclismo na orla (Ricardo Spaniol, Paula Rubira e Lucas Porto), que sem dúvida serviram como formas de me tirar um pouco da rotina do mestrado ou do tédio, o que convenhamos é fundamental para manter a saúde mental.

Aos meus amigos de graduação, Bárbara, Thuani, Bida, Vacão, Rafael, Pâmela, pelo apoio e lembranças de momentos divertidos e nostálgicos dos tempos de graduação. Também ao professor Daniel Graichen e a Dr^a Marícia Fantinel por todo suporte principalmente durante a graduação, que me permitiram chegar até aqui.

Finalmente, meus agradecimentos à minha família, pai, mãe, *in memoriam*, irmão, gatos e cachorros, que sempre que posso fujo de Porto Alegre para descansar na

paz do interior. Também agradeço a todo suporte, do psicológico ao financeiro, que me proporcionaram. Enfim, como disse uma vez Carl Sagan, diante da vastidão do tempo e da imensidão do Universo, é um prazer para mim dividir um planeta e uma época com vocês.

SUMÁRIO

RESUMO	7
LISTA DE FIGURAS	9
LISTA DE TABELAS	11
INTRODUÇÃO GERAL	12
Dispersão	12
Dispersão interplanetária	13
Objetivo e estrutura da dissertação	16
Referências	17
DISPERSÃO NA ÚLTIMA FRONTEIRA: A BIOGEOGRAFIA DE ILHAS EM ESCALA INTERPLANETÁRIA	20
Resumo	20
Abstract	21
Introdução	22
Filtros dispersivos: Um enfoque na dispersão interplanetária	24
<i>Ejeção</i>	24
<i>Trânsito</i>	25
<i>Reentrada</i>	27
Processos ecológicos internos às ilhas/biosferas e suas implicações para dispersão	29
<i>Tipos de habitats e diversidade dos propágulos</i>	29
<i>Estabelecimento dos propágulos</i>	30
<i>Habitabilidade e capacidade de suporte: Um paralelo entre ilhas e planetas na escala temporal</i>	32
Dinâmica de colonização, extinção e especiação	37
Conclusão	44
Referências	44

RESUMO

A dispersão é um evento que afeta processos ecológicos e evolutivos. Um desses processos ecológicos é a teoria de biogeografia de ilhas, que prediz através de taxas de colonização/dispersão (isolamento da ilha) e extinção (área da ilha) o número de espécies em ilhas. Adicionando a escala temporal, introduzimos um terceiro parâmetro, a especiação, que ocorre principalmente em ilhas pouco conectadas, acarretando no alto número de espécies endêmicas. A astrobiologia busca entender como a vida surge, evolui e se distribui pelo Cosmos. Dentre suas investigações, a litopanspermia defende a ideia da dispersão de vida (aqui adotamos o termo dispersão para transferência de propágulos entre corpos planetários) de um corpo planetário a outro a bordo de rochas ejetadas por impacto de meteoro ou asteroide. Experimentos demonstram que a litopanspermia é uma hipótese viável, com extremófilos sendo capazes de sobreviver a processo similares a ejeção, trânsito entre planetas e reentrada na atmosfera. Recentemente sugeriu-se que dispersão interplanetária possa ser uma expansão da biogeografia de ilhas de MacArthur e Wilson, com planetas atuando como ilhas conectadas em uma matriz de espaço interplanetário. Contudo, tal ideia não sofreu maiores aprofundamentos teóricos sobre como a biogeografia se comporta em sistemas planetários. Na presente dissertação demonstramos como a teoria de MacArthur e Wilson, e suas atualizações, como Whittaker et al, podem ser expandidas para o espaço, com seus processos e dinâmicas conceitualmente explicados para uma nova escala. A biogeografia de ilhas interplanetária pode se comportar como em sistemas de ilhas colonizadas por *long-distance dispersal*, com raros mas importantes eventos dispersivos, podendo gerar biotas altamente endêmicas em cada corpo planetário. Ademais, as condições abióticas dos planetas, tanto de origem quanto de destino do propágulo, podem ser também decisivas para a efetiva colonização, já que planetas

diferentes podem apresentar condições muito dissimilares (e.g. incidência de radiação, temperatura, composição atmosférica) que impossibilitam o estabelecimento de propágulos recém chegados. Futuros estudos envolvendo simulações do tempo de trânsito, número de rochas ejetadas e a probabilidade de sobrevivência dos propágulos durante a dispersão, bem como conhecer as condições ambientais dos planetas envolvidos nos ajudariam a compreender melhor as possibilidades da litopanspermia. Esse pode ser um campo fértil de pesquisas onde biólogos, incluindo ecólogos, podem se inserir.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Similaridade dos filtros dispersivos em biogeografia de ilhas e biogeografia de ilhas interplanetária. (a) ejeção da atmosfera, (b) trânsito pela matriz, (c) reentrada na atmosfera (d) filtros bióticos e abióticos do novo hábitat. Acima; filtros abióticos à dispersão por litopanspermia, com o trânsito pelo espaço (matriz) exercendo filtro mais intenso à dispersão que a ejeção ou reentrada. Modificado de Cockell (2008). Abaixo os filtros a dispersão entre ilhas, a intensidade do filtro da matriz é positivamente correlacionada com a distância entre as ilhas (claro para o escuro). Em ambos cenários o novo hábitat pode exercer um forte ou mais fraco poder restritivo ao estabelecimento das novas espécies (ver texto abaixo). Setas grossas representam forte filtro e setas finas representam fraco filtro de dispersão ou estabelecimento.....28

Figura 2. Evolução da habitabilidade de ilhas e planetas ao longo do tempo. Acima: Modelo do “tempo de vida” proposto por Whittaker et al. (2007), onde podemos inferir que a habitabilidade e número de espécies aumenta logo após o surgimento da ilha, até atingir o máximo de complexidade topográfica, vindo a decrescer e posteriormente deixar de abrigar espécies à medida que sofre processos erosivos. Modificado de (Whittaker et al. 2007). Abaixo: Esquema simplificado da evolução da vida e da habitabilidade em um planeta como a Terra, na zona habitável. No início, tem-se a origem da vida e sua ocupação de todo globo. Ao longo do tempo ocorrem eventos de extinção em massa seguido e recuperação do número de espécies. Ao final, o planeta sai da zona habitável devido ao aumento do volume da estrela, como consequência, ocorre a morte de todas espécies presentes.....36

Figura 3. Arvore da vida hipotética comum a dois planetas após um evento dispersivo

via litopanspermia. Durante o percurso entre os planetas, alguns propágulos perecem durante a ejeção ou trânsito, **(a)** e **(b)**, outras não sobrevivem a reentrada ou as condições do novo hábitat **(c)** com apenas algumas espécies conseguindo se estabelecer **(d)**. Assim, as linhagens sobreviventes podem especiar-se e divergirem (diferentes cores), como em radiações evolutivas, no planeta receptor.....41

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Tabela comparativa entre a teoria de biogeografia de ilhas e a biogeografia interplanetária, em relação a dinâmica de dispersão dos organismos entre ilhas/planetas e quais organismos participam ou participariam desse processo.....43

INTRODUÇÃO GERAL

Dispersão

Dispersão é uma palavra chave dentro da ecologia. Isso, em decorrência dos organismos a utilizarem (ativa ou passivamente) para diversos fins, desde procurar recursos e presas (Holdo et al. 2011), reprodução (Muhling et al. 2011), interações do tipo forese (White et al. 2017), entre outros. A dispersão passiva é entendida como o movimento de um organismo causado por forças externas ao indivíduo, como o vento, a gravidade ou presos a animais (zoocoria) (Clobert 2012). Em ambientes aquáticos, um modelo de dispersão passiva muito comum é o *rafting*, onde organismos são transportados em objetos flutuantes (e.g. troncos de árvores, balsas de vegetação) através do oceano (Thiel & Gutow 2005), possibilitando a colonização e estabelecimento de espécies continentais em ilhas e regiões costeiras (Bryan et al. 2012).

Em sistemas de ilhas, a dispersão apresenta papel importante na dinâmica ecológica e evolutiva das mesmas (Warren et al. 2015). Em termos da dinâmica ecológica, age no sentido de promover interações interespecíficas, sendo a invasão de espécies em ilhas e continentes os casos mais conhecidos. Frequentemente, essa dinâmica acaba por extinguir espécies autóctones por meio da competição ou predação pelas espécies recém-chegadas (Čuda et al. 2015). Um modelo bastante estudado para explicar dinâmicas ecológicas em ilhas é a teoria de biogeografia de ilhas (MacArthur & Wilson, 1967), que busca explicar e prever a riqueza de espécies ao longo do tempo em um sistema de ilhas ou continente/ilhas (Kadmon & Pulliam 1993). Seus processos centrais são taxas de extinção, dada pela área da ilha (MacArthur & Wilson, 1967), colonização (dispersão) dada pela área e distância continente/ilha ou ilha/ilha (Toft & Schoener 1983), e especiação (incluída após

atualização da teoria original de 1967), dada principalmente pelo isolamento da ilha (Whittaker et al. 2008).

Ademais, a teoria de MacArthur e Wilson (1967) prediz que o número de espécies na ilha tende ao equilíbrio, com aumento do número de espécies pela imigração sendo contrabalanceada pelas taxas de extinção. Contudo, se considerarmos a escala de tempo geológica, com influência direta também da especiação e eventos geológicos das ilhas, o que temos é uma dinâmica do número de espécies em ilhas (Heaney 2000) que não atinge de fato um equilíbrio.

Processos de especiação em ilhas no geral são lentos, não afetando diretamente escalas de tempo ecológicas. Entretanto, apresentam maior relevância em ilhas muito isoladas, onde as taxas de especiação e imigração podem ocorrer em escalas de tempo similares (Chen & He 2009). Tais situações são definidas com dispersões de longa distância, constituídas de raros mas importantes eventos dispersivos que resultam no estabelecimentos de biotas em ilhas remotas (Trakhtenbrot et al. 2005). Os principais vetores responsáveis pela dispersão são ventos e correntes marítimas, que podem “transportar” indivíduos ou suas estruturas reprodutivas (e.g. sementes) por milhares de quilômetros (Gillespie et al. 2012). Tais eventos são geralmente associados a uma posterior diversificação *in situ*, gerando altas taxas de endemismo em ilhas (Kainulainen et al. 2017), tornando-as excelentes modelos de estudo de diversificação em ambientes isolados.

Dispersão interplanetária

A astrobiologia é a ciência que busca compreender quais fatores são necessários para que a vida possa surgir, estabelecer-se e evoluir sob diferentes condições nas diversas

regiões do Cosmos (Ćirkovic & Vukotic 2013), incluindo o surgimento da vida aqui na Terra. Como ciência, a astrobiologia é multidisciplinar, abrangendo conhecimentos de física, química, biologia, geologia, microbiologia, cosmologia, ciências atmosféricas (Domagal-Goldman et al. 2016). Existe ainda hoje, porém, a necessidade de integrar conhecimentos de diferentes subdivisões da biologia dentro do contexto astrobiológico, atualmente mais restrito a biologia de extremófilos.

Dentro das investigações da astrobiologia, encontra-se o estudo da possibilidade de dispersão da vida entre corpos planetários (e.g. planetas e luas), sendo a litopanspermia a hipótese mais estudada. Litopanspermia é o processo hipotético no qual organismos são dispersos entre planetas e luas a bordo de rochas ejetadas, oriundos de impactos de meteoros (Nicholson 2009). Essas ejetas são arremessadas para o ambiente interplanetário através do processo de espalação, que ocorre quando um corpo como um meteoro colide contra um planeta ou lua, acarretando na ejeção de rochas próximas ao impacto. Embora durante o impacto a temperatura aumente substancialmente, as primeiras rochas são ejetadas por uma onda de choque, sem que sua temperatura alcance o ponto de esterilização, principalmente em suas camadas internas. (Melosh 1984).

Para cada uma das fases da litopanspermia, ejeção (saída do planeta de origem do propágulo), trânsito (entre corpos celestes), e reentrada (no novo corpo celeste), testes de sobrevivência em microrganismos são continuamente realizados. Os principais alvos dos testes são bactérias, que mostraram sobreviver as altas temperaturas, altas pressões e aceleração da fase de ejeção (Mastrapa et al. 2001; Horneck et al. 2008). Alguns experimentos sobre a fase de trânsito são realizados na Estação Espacial Internacional, onde os microrganismos são submetidos ao vácuo e radiação do espaço, com capacidade de sobrevivência, se dada alguma proteção contra a radiação direta (Horneck et al. 1994). Já

na reentrada as altas temperaturas parecem afetar apenas os primeiros milímetros da rocha, preservando possíveis formas de vida em suas camadas interiores (Weiss 2000; Cockell 2008).

Outra questão abordada na litopanspermia é habitabilidade dos planetas (Cockell 2011; Cockell 2014a; Cockell 2014b). Um ambiente habitável pode ser definido quando suporta a atividade de ao menos um organismo conhecido (Cockell et al. 2016). No contexto litopanspérico a habitabilidade é fundamental durante uma possível pós reentrada dos propágulos, já que este, agora sob o novo planeta deve sobreviver e evoluir sob uma nova gama de fatores abióticos talvez antes não experimentados. Por exemplo, se assumirmos que um propágulo de um planeta como a Terra colonize outro planeta com condições similares a lua Europa, é imprescindível para o propágulo que as condições do segundo planeta se encontrem dentro de suas faixas de tolerância de sobrevivência, resistência a baixas temperaturas e altas doses de radiação, caso contrário, não ocorrerá o estabelecimento do imigrante. Assim, o sucesso da litopanspermia não se limita apenas a sobreviver as suas fases, mas também conseguir se estabelecer no novo planeta.

Embora estudos sobre sobrevivência de extremófilos e habitabilidade planetária se encaixem como estudos ecológicos em princípio, a influência dos ecólogos ainda é pequena na astrobiologia (Mendonça 2014). O próprio termo astroecologia foi primeiramente cunhado para um propósito bem restrito, o estudo da germinação de plantas e algas em solos de meteoritos triturados (Mautner 2002). Posteriormente, sugeriu-se ter um uso mais amplo, buscando entendimento não apenas das relações entre a vida e recursos abióticos, mas também das possíveis dinâmicas dispersivas interplanetárias e outros fenômenos análogos aos estudados pela ecologia (Wilkinson 2003; Cockell et al. 2007; Mendonça 2014).

Um dos melhores métodos que possuímos de aprender sobre processos astrobiológicos é através de analogias com a vida na Terra, por enquanto, o único local com vida que conhecemos. Nesse caso, o estudo sobre a dinâmica de possíveis transferências interplanetárias de vida não é diferente. Alguns astrobiólogos citam a teoria de biogeografia de ilhas como exemplo de processo análogo para litopanspermia (Cockell et al. 2007; Cockell 2008). No artigo de Cockell et al. (2007) os autores dizem “Panspermia é biogeografia de ilhas aplicada a escala interplanetária”. Embora tenha usado a expressão biogeografia de ilhas em escala interplanetária, os autores não se aprofundam sobre as questões teóricas, sobre processos e dinâmicas da teoria de biogeografia de ilhas, e como ela pode se adequar em um ambiente planetário e interplanetário.

Principalmente em sistemas solares nos quais a probabilidade de ocorrência da litopanspermia seja alta (Lingam & Loeb 2017), a biogeografia de ilhas poderia ser utilizada para tentar compreender como o fluxo de ejetas carregando vida de um planeta para outro pode levar a dinâmicas de colonização, extinção e especiação. Mesmo não esperando que a teoria de biogeografia de ilhas se encaixe perfeitamente nessa escala astronômica, adaptações desses modelos ecológicos podem fazer sentido nos sistemas astrobiológicos, gerando modelos metabiosféricos (Mendonça 2014). Nesse caso, as biosferas são atribuídas como ilhas, interconectadas em meio a uma matriz de espaço interplanetário, ao mesmo modo que na Terra, as ilhas são interconectadas por uma matriz de oceano.

Objetivo e estrutura da dissertação

O objetivo da presente dissertação é comparar, através de um modelo conceitual, as previsões (padrões e processos) da teoria de biogeografia de ilhas, com as predições

teóricas dos fenômenos da litopanspermia, buscando responder como tais modelos podem assemelhar-se, e quais suas principais diferenças. A dissertação apresenta um único capítulo dividido em três partes, na primeira mostramos quais e quão intensos são os filtros relacionados a dispersão dos organismos, principalmente no caso litopanspérmico. A segunda parte traz um levantamento dos processos internos as ilhas/planetas e como tais processos influenciam o sucesso da dispersão. A terceira parte traz um comparativo dos conceitos relacionados as dinâmicas da teoria de biogeografia de ilhas e a biogeografia de ilhas interplanetária na escala de tempo e espaço.

Referências

- Ćirkovic, M. M., and B. Vukotic. 2013. Astrobiological landscape: a platform for the neo-Copernican synthesis? *International Journal of Astrobiology* 12:87–93.
- Bryan, S. E., A. G. Cook, J. P. Evans, K. Hebden, L. Hurrey, P. Colls, J. S. Jell, D. Weatherley, and J. Firn. 2012. Rapid, long-distance dispersal by pumice rafting. *PLoS ONE*.
- Chen, X. Y., and F. He. 2009. Speciation and endemism under the model of island biogeography. *Ecology* 90:39–45.
- Cockell, C. S. 2008. The interplanetary exchange of photosynthesis. *Origins of Life and Evolution of Biospheres* 38:87–104.
- Cockell, C. S. 2011. Vacant habitats in the Universe. *Trends in Ecology and Evolution* 26:73–80.
- Cockell, C. S. 2014a. Types of habitat in the Universe. *International Journal of Astrobiology* 13:158–164.
- Cockell, C. S. 2014b. Habitable worlds with no signs of life. *Philosophical transactions. Series A, Mathematical, physical, and engineering sciences* 372:20130082.
- Cockell, C. S., A. Brack, D. D. Wynn-Williams, P. Baglioni, F. Brandstätter, R. Demets, H. G. M. Edwards, A. L. Gronstal, G. Kurat, P. Lee, G. R. Osinski, D. a Pearce, J. M. Pillinger, C.-A. Roten, and S. Sancisi-Frey. 2007. Interplanetary transfer of photosynthesis: an experimental demonstration of a selective dispersal filter in planetary island biogeography. *Astrobiology* 7:1–9.
- Cockell, C. S., T. Bush, C. Bryce, S. Direito, M. Fox-Powell, J. P. Harrison, H. Lammer, H. Landenmark, J. Martin-Torres, N. Nicholson, L. Noack, J. O'Malley-James, S. J. Payler, A. Rushby, T. Samuels, P. Schwendner, J. Wadsworth, and M. P. Zorzano. 2016. Habitability: A Review. *Astrobiology* 16:89–117.
- Colbert, J. (2012). *Dispersal ecology and evolution*. Oxford: Oxford University Press
- Čuda, J., H. Skálová, Z. Janovský, and P. Pyšek. 2015. Competition among native and invasive *Impatiens* species: The roles of environmental factors, population density and

- life stage. *AoB PLANTS* 7:1–12.
- Domagal-Goldman, S. D., K. E. Wright, K. Adamala, L. Arina de la Rubia, J. Bond, L. R. Dartnell, A. D. Goldman, K. Lynch, M.-E. Naud, I. G. Paulino-Lima, K. Singer, M. Walter-Antonio, X. C. Abrevaya, R. Anderson, G. Arney, D. Atri, A. Azúa-Bustos, J. S. Bowman, W. J. Brazelton, G. A. Brennecka, R. Carns, A. Chopra, J. Colangelo-Lillis, C. J. Crockett, J. DeMarines, E. A. Frank, C. Frantz, E. de la Fuente, D. Galante, J. Glass, D. Gleeson, C. R. Glein, C. Goldblatt, R. Horak, L. Horodyskyj, B. Kaçar, A. Kereszturi, E. Knowles, P. Mayeur, S. McGlynn, Y. Miguel, M. Montgomery, C. Neish, L. Noack, S. Rugheimer, E. E. Stüeken, P. Tamez-Hidalgo, S. Imari Walker, and T. Wong. 2016. The Astrobiology Primer v2.0. *Astrobiology* 16:561–653.
- Gillespie, R. G., B. G. Baldwin, J. M. Waters, C. I. Fraser, R. Nikula, and G. K. Roderick. 2012. Long-distance dispersal : a framework for hypothesis testing. *Trends in Ecology and Evolution* 27:47–56.
- Heaney, L. R. 2000. Dynamic disequilibrium: a long-term, large-scale perspective on the equilibrium model of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 9:59–74.
- Holdo, R. M., J. M. Fryxell, A. R. E. Sinclair, A. Dobson, and R. D. Holt. 2011. Predicted Impact of Barriers to Migration on the Serengeti Wildebeest Population. *PLoS ONE* 6:1–7.
- Horneck, G., H. Bücker, and G. Reitz. 1994. Long-term survival of bacterial spores in space. *Advances in Space Research* 14:41–45.
- Horneck, G., D. Stöffler, S. Ott, U. Hornemann, C. S. Cockell, R. Moeller, C. Meyer, J.-P. de Vera, J. Fritz, S. Schade, and N. A. Artemieva. 2008. Microbial Rock Inhabitants Survive Hypervelocity Impacts on Mars-Like Host Planets: First Phase of Lithopanspermia Experimentally Tested. *Astrobiology* 8:17–44.
- Kadmon, R., and H. R. Pulliam. 1993. Island biogeography: effects of geographical isolation on species composition. *Ecology* 74:977–981.
- Kainulainen, K., S. G. Razafimandimbison, N. Wilkström, and B. Bremer. 2017. Island hopping , long-distance dispersal and species radiation in the Western Indian Ocean : historical biogeography of the Coffeae alliance (Rubiaceae). *Journal of Biogeography* 44:1966–1979.
- Lingam, M., and A. Loeb. 2017. Enhanced interplanetary panspermia in the TRAPPIST-1 system. *PNAS*:1–6.
- MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press
- Mastrapa, R. M. E. E. Y., H. Glanzberg, J. N. Head, H. J. Melosh, and W. L. Nicholson. 2001. Survival of bacteria exposed to extreme acceleration: Implications for panspermia. *Earth and Planetary Science Letters* 189:1–8.
- Mautner, M. N. 2002. Planetary Resources and Astroecology. *Planetary Microcosm Models of Asteroid and Meteorite Interiors: Electrolyte Solutions and Microbial Growth— Implications for Space Populations and Panspermia*. *Astrobiology* 2:59–76.
- Melosh, H. J. 1984. Impact ejection, spallation, and the origin of meteorites. *Icarus* 59:234–260.
- Mendonça, M. de S. 2014. Spatial ecology goes to space: Metabiospheres. *Icarus* 233:348–351.
- Muhling, B. A., S. Lee, J. T. Lamkin, and Y. Liu. 2011. Predicting the effects of climate

- change on bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) spawning habitat in the Gulf of Mexico 68:1051–1062.
- Nicholson, W. L. 2009. Ancient micronauts: interplanetary transport of microbes by cosmic impacts. *Trends in Microbiology* 17:243–250.
- Thiel, M., and L. Gutow. 2005. The Ecology of Rafting in the Marine Environment. II. The Rafting Organisms and Community. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 43:279–418.
- Trakhtenbrot, A., R. Nathan, G. Perry, and D. M. Richardson. 2005. The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions* 11:173–181.
- Toft, C. A., and T. W. Schoener. 1983. Abundance and Diversity of orb Spiders on 106 Bahamian Islands : Biogeography at an Intermediate Trophic Level. *Oikos* 41:411–426.
- Warren, B. H., D. Simberloff, R. E. Ricklefs, R. Aguilée, F. L. Condamine, D. Gravel, H. Morlon, N. Mouquet, J. Rosindell, J. Casquet, E. Conti, J. Cornuault, J. M. Fernández-Palacios, T. Hengl, S. J. Norder, K. F. Rijdsdijk, I. Sanmartín, D. Strasberg, K. A. Triantis, L. M. Valente, R. J. Whittaker, R. G. Gillespie, B. C. Emerson, and C. Thébaud. 2015. Islands as model systems in ecology and evolution: Prospects fifty years after MacArthur-Wilson. *Ecology Letters* 18:200–217.
- Weiss, B. P. 2000. A Low Temperature Transfer of ALH84001 from Mars to Earth. *Science* 290:791–795.
- Wilkinson, D. M. 2003. The fundamental processes in ecology: a thought experiment on extraterrestrial biospheres. *Biological Reviews* 78:171–179.
- White, P. S., L. Morran, and J. DeRoode. 2017. Phoresy. *Current Biology* 27:578–580.
- Whittaker, R. J., K. A. Triantis, and R. J. Ladle. 2008. A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography* 35:977–994.

(a ser submetido à revista *Astrobiology*)

DISPERSÃO NA ÚLTIMA FRONTEIRA: A BIOGEOGRAFIA DE ILHAS EM ESCALA INTERPLANETÁRIA

Maico Stochero Fiedler¹ & Milton de Souza Mendonça Junior.²

¹Programa de Pós-graduação em Ecologia, UFRGS, Av. Bento Gonçalves 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil; maicofiedler@yahoo.com.br (autor para correspondência)

²Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Av. Bento Gonçalves, 9500, Porto Alegre, RS CEP 91501-970, Brasil.

Resumo

Dispersão é uma palavra chave dentro de estudos ecológicos, sendo um dos mecanismos, junto à especiação e extinção, que suportam a teoria de biogeografia de ilhas. Em escala interplanetária, a dispersão é estudada através da hipótese da litopanspermia, definida como possível processo de dispersão de propágulos (aqui chamamos de dispersão a transferência interplanetária de propágulos) de um corpo planetário para outro através de rochas ejetadas por impactos de meteoros ou asteroides. Se a dispersão interplanetária se mostra viável, podemos encarar planetas como ilhas habitáveis em meio a matriz de espaço interplanetário, uma biogeografia de ilhas interplanetária. Comparamos, através de um modelo conceitual, as semelhanças e diferenças entre as dinâmicas e processos envolvidos na biogeografia de ilhas e biogeografia de ilhas interplanetária, em relação a estrutura e tempo de vida de ilhas/planetas, tempo e forma de dispersão entre ilhas/planetas e seus

respectivos filtros dispersivos. Embora questões relacionadas principalmente ao tempo e frequência de dispersão apresentem maiores diferenças entre ambas teorias, a adaptação do modelo (atualizado) de MacArthur e Wilson pode se mostrar útil em estudos de dispersão interplanetária.

Palavras-chave: Dispersão interplanetária, litopanspermia, biogeografia de ilhas

Abstract

Dispersal is a key word within ecological studies, being one of the mechanisms along with extinction and speciation that support the theory of island biogeography. In an interplanetary scale, the dispersion is studied through the hypothesis of litopanspermia, defined as possible propagules dispersion (here we call dispersion the interplanetary transfer of propagules) from one planetary body to another through rocks ejected by meteor or asteroid impacts. If interplanetary dispersion proves feasible, we can view planets as habitable islands amidst the matrix of interplanetary space, a biogeography of interplanetary islands. We compare, through a conceptual model, the similarities and differences between the dynamics and processes involved in the theory of islands biogeography and interplanetary islands biogeography, in relation to the islands/planets life and structure, time and form of dispersion between islands/planets and their respective dispersive filters. Although issues related mainly to time and frequency of dispersion show greater differences between the two theories, adaptation of the (updated) model of MacArthur and Wilson may prove useful in studies of interplanetary dispersion.

Key words: Interplanetary dispersal, litopanspermia, island biogeography

Introdução

Dispersão é uma palavra chave dentro da ecologia. Isso, em decorrência dos organismos a utilizarem (ativa ou passivamente) para diversos fins, desde procurar recursos e presas (Holdo et al. 2011), reprodução (Muhling et al. 2011). A dispersão passiva é entendida como o movimento de um organismo causado por forças externas ao indivíduo, como o vento, a gravidade ou presos a animais (zoocoria) (Colbert 2012). Em ambientes aquáticos, um modo de dispersão passiva muito comum é o *rafting*, onde organismos são transportados em objetos flutuantes (e.g. troncos de árvores, balsas de vegetação) através de corpos d'água (Thiel & Gutow 2005), possibilitando a colonização e estabelecimento de espécies continentais em ilhas e regiões costeiras (Bryan et al. 2012).

Dentro das investigações da astrobiologia, encontra-se a litopanspermia, sendo o processo hipotético no qual organismos dispersam entre planetas e luas a bordo de ejetas (fragmentos de rocha), oriundos de impactos de meteoros (Nicholson 2009). Os estudos envolvendo a litopanspermia estão amparados principalmente em testes de sobrevivência de extremófilos, como exemplos, Burchell & Mann (2001), Meyer et al. (2011) e Moissl-Eichinger et al. (2016). Tais testes buscam evidências empíricas de sobrevivência de extremófilos sob as diferentes fases da litopanspermia; ejeção (saída do planeta de origem do propágulo), trânsito (entre corpos celestes), e reentrada (no novo corpo celeste) e seus potenciais filtros dispersivos (e.g. aceleração e choque de pressão na ejeção, altas temperaturas na ejeção e reentrada, radiação, vácuo e baixas temperaturas no trânsito) (Nicholson 2009). Aqui filtros dispersivos são definidos como fatores que restringem a dispersão e/ou estabelecimento de indivíduos (propágulos) em um novo hábitat (nesse caso, planeta), seja por fatores ambientais, (filtros abióticos) (e.g. não suportam altas ou baixas

temperaturas, baixa umidade, entre outros) ou fatores bióticos (filtro biótico), como interações competitivas e predatórias (HilleRisLambers et al. 2012).

A teoria de biogeografia de ilhas já foi utilizada como exemplo de processo análogo para litopanspermia (Cockell et al. 2007; Cockell 2008), ou seja, os processos dispersivos que ocorrem em ilhas no nosso planeta é usado como analogias as possíveis dispersões via litopanspermia. A teoria de biogeografia de ilhas (MacArthur & Wilson, 1967) busca explicar e prever a riqueza de espécies em um sistema de ilhas ou continente/ilhas (Kadmon & Pulliam 1993) relacionando taxas de extinção e colonização (dispersão) ao tamanho e isolamento da ilha, respectivamente; em atualizações recentes do modelo, as taxas de especiação foram também inseridas (Whittaker et al. 2007), adicionando o tempo geológico a biogeografia de ilhas. Assim, as escalas temporais (especiação) e espaciais (extinção e colonização) em suma determinam os padrões e processos da teoria de biogeografia de ilhas.

Mesmo que a mudança de escala da teoria de biogeografia de ilhas para a biogeografia interplanetária pareça imensa, adaptações desses modelos ecológicos podem fazer sentido para os sistemas astrobiológicos, gerando modelos similares ao metabiosférico (Mendonça 2014). Assim, em um sistema de troca ou fluxo de vida entre planetas, estes podem ser encarados como ilhas de biodiversidade interconectadas (pelos ejetos) numa matriz de espaço interplanetário. Tais adaptações podem ocorrer principalmente em sistemas solares nos quais a probabilidade de ocorrência de litopanspermia seja alta, como no sistema TRAPPIST-1 (Lingam & Loeb 2017a), onde a dispersão pode potencialmente ocorrer em décadas.

Desta forma, o objetivo do presente trabalho é comparar, através de um modelo conceitual, as previsões (padrões e processos) da teoria de biogeografia de ilhas, com as

predições teóricas da litopanspermia (biogeografia de ilhas em escala interplanetária). Além disso, entender como tais modelos podem assemelhar-se, e quais suas principais diferenças. O artigo foi dividido em três partes, na primeira mostramos quais e quão intensos são os filtros relacionados a dispersão dos organismos, principalmente no caso litopanspérico. A segunda parte traz um levantamento dos processos internos as ilhas/planetas e como tais processos influenciam o sucesso da dispersão. A terceira parte traz um comparativo dos conceitos relacionados as dinâmicas da teoria de biogeografia de ilhas e a biogeografia de ilhas interplanetária na escala de tempo e espaço.

Filtros dispersivos: Um enfoque na dispersão interplanetária

Ejeção. Processos de dispersão na Terra dificilmente envolvem situações extremas, exceto em raros casos como o *rafting* (Thiel & Gutow 2005) causado, entre outros, por tempestades e erupções vulcânicas, onde os organismos são arremessados para o mar aberto podendo sobreviver flutuando em balsas de vegetação, e com sorte alcançar uma nova ilha. Para a litopanspermia, os principais filtros enfrentados pela vida (microbiana) presente nas rochas durante a ejeção (início da dispersão) são aceleração, compressão e aumento da temperatura (Nicholson 2009).

Várias espécies de microrganismos vem sendo testados no que seriam as diferentes fases da litopanspermia (ver Olsson-Francis & Cockell 2010). Mastrapa et al. (2001), em experimento com centrifugação (aceleração) de *Bacillus subtilis* e *Deinococcus radiodurans*, demonstraram que a aceleração (a até $4,27 \times 10^6 \text{ m/s}^2$) não parece ser um forte filtro à sobrevivência e conseqüentemente dispersão destes microrganismos (figura 1). Os mesmos autores estimam que para sair de Marte, as rochas devam sofrer uma aceleração de

até $3 \times 10^6 \text{ m/s}^2$. Organismos multicelulares também podem sobreviver a essa etapa, como *Caenorhabditis elegans*, capaz de sobreviver a acelerações de 400.000 x g (de Souza & Pereira 2018).

Além disso, *Bacillus subtilis* e o líquen *Xanthoria elegans* são capazes de resistir a pressões de compressão durante a ejeção de até 45 GPa, (gigapascals) enquanto a cianobactéria *Chroococcidiopsis* consegue suportar pressões de até 10 GPa (Horneck et al. 2008). Em outro estudo Burchell et al (2004) demonstraram que a bactéria *Rhodococcus erythropolis* apresentou taxas de sobrevivência baixas (10^{-6}) a partir de 30 GPa de pressão, contudo encontraram esporos viáveis após pressão de 78 GPa. O sucesso na ejeção de organismos mostra-se favorável em planetas como Marte, onde os ejetas experimentam pressões de ejeção entre 5 e 50 GPa (Stöffler et al. 2007).

A temperatura alcançada pelas rochas durante a ejeção muitas vezes não é suficiente para esterilização das mesmas. Embora as rochas ejetadas de um planeta como Marte possam ultrapassar os 350 °C na superfície durante a ejeção (esterilizando a rocha), (Shuster & Weiss 2005), o seu interior sofre um aquecimento insuficiente para se tornar estéril (menos que 120 °C). Isso foi demonstrado empiricamente com o meteorito marciano ALH-84001 encontrado na Antártica, visto que seu interior não experimentou temperaturas acima de 40°C desde sua ejeção em Marte (Weiss 2000).

O tipo de rocha ejetada também é um fator que altera a temperatura do material rochoso durante a ejeção. Meyer et al. (2011) encontraram que rochas de menor porosidade aumentam as chances de sobrevivência, encontrando uma correlação positiva entre aumento de porosidade e aumento de temperatura da rocha no pós impacto. Assim, o melhor cenário para os microrganismos é ejeção de rochas magmáticas (Meyer et al. 2011).

Trânsito: Em biologia, a matriz é compreendida como a paisagem circundante às

manchas de hábitat, a qual não fornece condições para manter uma população viável (Driscoll et al. 2013). Nesse caso, a matriz é espécie-específica, onde o mesmo hábitat pode ser inabitável para uma espécie (matriz) mas habitável para outra espécie (que seria para este uma mancha de hábitat) (Kupfer et al. 2006). Além disso, a intensidade da matriz se mostra dependente da escala, com efeito mais pronunciado a medida que a distância entre duas ilhas ou manchas de hábitat se torna maior (Driscoll et al. 2013). Contudo, ao contrário do que consideramos matriz na dispersão terrestre, até o momento não conhecemos nenhum organismo capaz de utilizar a matriz interplanetária (espaço interplanetário) como hábitat, sendo assim considerada um forte filtro a dispersão interplanetária.

Durante o trânsito, os organismos ejetados sofrem os efeitos da radiação (UV), raios cósmicos, baixas temperaturas e vácuo (Mileikowsky et al. 2000; Cockell 2008). A intensidade desses efeitos dependerá do organismo em trânsito, e este parece ser especialmente forte contra fotossintetizantes, pelo fato de estarem presentes mais próximos à superfície da rocha, que recebem maiores doses de radiação na matriz, além de maiores temperaturas na ejeção (Cockell 2008). Entretanto, o filtro se mostra menos intenso a organismos heterótrofos ou quimiolitoautotróficos como tardígrados (Vasanthan et al. 2017), *Deinococcus radiodurans* (Horneck et al. 2010) e *Bacillus subtilis* (Mileikowsky et al. 2000) que podem sobreviver protegidos no interior da rocha.

A profundidade na rocha onde o organismo está inserido é o principal atributo que define o tempo de sobrevivência potencial dos organismos durante o trânsito. De acordo com Mileikowsky et al. (2000), a 1 cm de profundidade na rocha *Bacillus subtilis* podem ficar protegidos dos efeitos da radiação por até 10 mil anos. Se estendermos a profundidade para 1 metro o tempo de proteção contra radiação alcança até 1 milhão de anos.

Consequentemente, rochas ejetas na escala de metro(os) são as que possuem maiores chances de abrigar propágulos que possam permanecer viáveis durante a travessia interplanetária.

A escala de tempo na qual os organismos passam em trânsito é variável de acordo com as distâncias interplanetárias, podendo ser estimada entre décadas em sistemas como o TRAPPIST-1 (Krijt et al. 2017) a milhões de anos tal como o ALH-84001 na travessia Marte-Terra (Fritz et al. 2007). Assumindo que os propágulos consigam resistir a radiação e baixas temperaturas da matriz, eles também precisam estar viáveis (talvez em algum estágio de dormência) durante todo o trajeto. Células viáveis (endósporos) já foram isoladas de regiões polares (Antártica e o Permafrost siberiano) após passarem até 5 milhões de anos em dormência sob o gelo (Gilichinsky et al 2008), e que embora saibamos que nem todos microrganismos possivelmente transportados via litopanspermia apresentem tal capacidade de sobrevivência, é possível que alguns esporos sobrepujam o tempo de trânsito entre dois corpos planetários.

Reentrada. Da mesma forma que a ejeção, a fase de reentrada não tem um paralelo claro na versão terrestre da dispersão entre ilhas. Dentre as fases da litopanspermia, no entanto, a reentrada é a que possui menos estudos empíricos. Um dos poucos estudos foram feitos por Cockell et al. (2007) demonstrando que microrganismos epilíticos (*Chroococciopsis* sp) não são capazes de sobreviver a reentrada atmosférica terrestre. Entretanto, Fajardo-Cavazos et al. (2005) encontraram resultados positivos quanto a sobrevivência de organismos endolíticos (*Bacillus subtilis*). Isso por que as altas temperaturas do atrito com a atmosfera (> 150 °C) parecem afetar apenas os primeiros milímetros da superfície de rochas, não superaquecendo o seu interior (Nicholson 2009), onde os meteoritos podem manter as condições necessárias para a sobrevivência dos

microrganismo na reentrada. Além disso, para que seu interior não aqueça a ponto de esterilizar a rocha durante a passagem pela atmosfera, estima-se que a rocha precise ter ao menos 20 centímetros de comprimento (Mileikowsky et al. 2000). Podemos pensar que rochas pequenas já podem chegar estéreis na reentrada dada a pouca proteção oferecida aos propágulos contra altas temperaturas na ejeção e as baixas temperaturas e radiação no trânsito, e a reentrada não seria o fator decisivo na sobrevivência desses organismos.

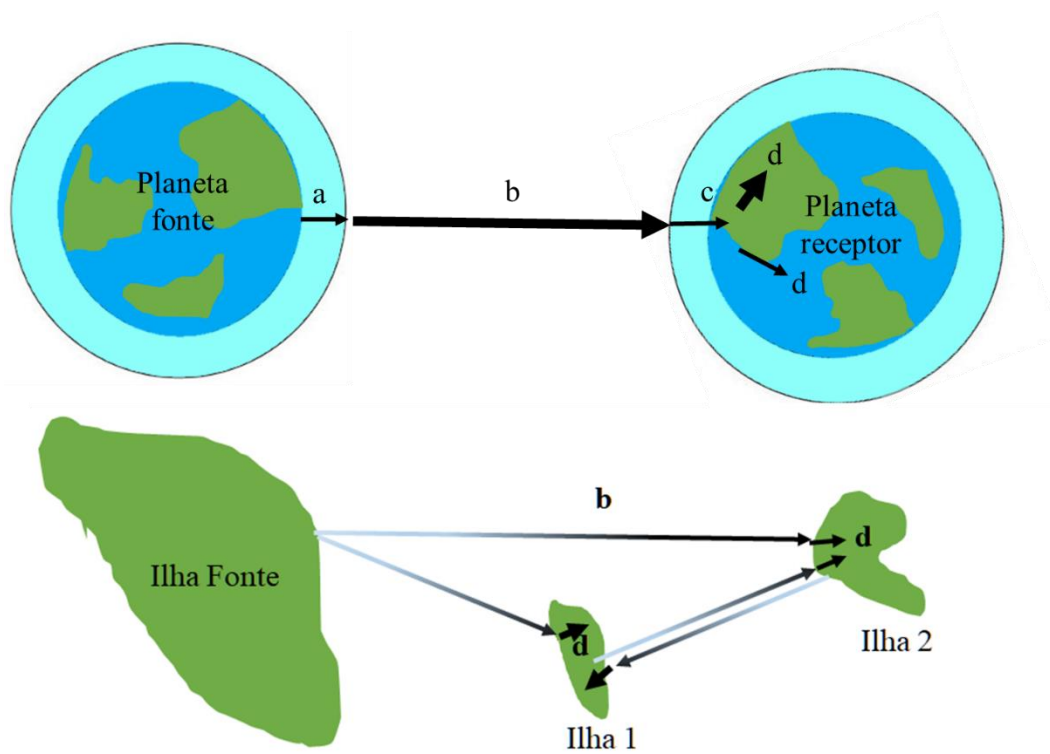


Figura 1. Similaridade dos filtros dispersivos em biogeografia de ilhas e biogeografia de ilhas interplanetária. (a) ejeção da atmosfera, (b) trânsito pela matriz, (c) reentrada na atmosfera (d) filtros bióticos e abióticos do novo habitat. Acima; filtros abióticos à dispersão por litopanspermia, com o trânsito pelo espaço (matriz) exercendo filtro mais intenso à dispersão que a ejeção ou reentrada. Modificado de Cockell (2008). Abaixo os filtros a dispersão entre ilhas, a intensidade do filtro da matriz é positivamente

correlacionada com a distância entre as ilhas (claro para o escuro). Em ambos cenários o novo hábitat pode exercer um forte ou mais fraco poder restritivo ao estabelecimento das novas espécies (ver texto abaixo). Setas grossas representam forte filtro e setas finas representam fraco filtro de dispersão ou estabelecimento.

Processos ecológicos internos às ilhas/biosferas e suas implicações para dispersão

Tipos de habitats e diversidade dos propágulos. A efetiva colonização das espécies no planeta destino dependerá das condições físico-químicas (fatores abióticos) tanto do planeta de origem quanto do novo hábitat (Cockell 2008), além de, para o novo hábitat, possíveis interações entre as espécies (fatores bióticos). O melhor cenário para o estabelecimento de um organismo em um novo corpo planetário deverá ser aquele onde os propágulos no planeta de origem apresentem ampla gama de tolerâncias a condições ambientais e, portanto, uma maior diversidade funcional que lhe permita sobreviver sob possíveis diferentes condições do planeta destino. A diversidade funcional, uma das facetas da diversidade bastante estudada na ecologia, se refere a diversidade de atributos dos organismos, qualquer característica morfológica, fisiológica ou comportamental, e como tais atributos influenciam o *fitness* dos indivíduos (Laureto et al. 2015). Embora seja improvável que durante um evento de impacto de meteoro sejam ejetados organismos de variados grupos funcionais (e.g. altas tolerâncias ao calor, frio, acidez, salinidade) é aceitável dizer que, somando todos organismos ejetados de diferentes impactos de meteoros, espera-se que, somando toda diversidade ejetada, a possibilidade de estabelecimento seja maximizada. Portanto, dentro gama de diversidade, algumas espécies

e atributos podem superar os filtros dispersivos e de estabelecimento na litopanspermia.

Seguindo esse pensamento, propágulos oriundos de planetas como a Terra (supondo que esta biosfera seja um exemplo de alta diversidade) teriam probabilidade de sobrevivência maior que oriundos de planetas semelhantes a Marte (com possível biosfera de baixa diversidade), onde a vida pode estar restrita a bolsões de habitats habitáveis (Orosei et al. 2018) na subsuperfície. Em caso de ejeção de material rochoso a partir de um planeta como Marte, tais rochas podem estar “vazias” de vida (o impacto tem mais probabilidade de não acertar regiões habitadas do planeta) ou apresentarem baixa diversidade funcional e, com menor *pool* de diversidade, as chances de sucesso da litopanspermia podem ser dificultadas.

Estabelecimento dos propágulos. Após reentrar, os propágulos podem seguir cinco caminhos possíveis dados filtros bióticos (interações) e abióticos (condições ambientais). Assim, os propágulos podem; i) não sobreviver devido as condições ambientais do novo planeta (não passar pelo filtro abiótico); ii) sobreviver, mas em estado de dormência devido as condições inadequadas do meio, estando o planeta previamente habitado ou não (filtros abióticos não permitem a reprodução dos indivíduos); iii) sobreviver e evoluir, habitando um planeta antes desabitado (passar pelo filtro abiótico, sem a existência de um filtro biótico); iv) não sobreviver, devido a interações com organismos já presentes no planeta, e.g. predação, exclusão competitiva (passar o filtro abiótico, mas não o filtro biótico) e, finalmente v) sobreviver, interagindo com espécies nativas do planeta, (e.g. mutualismo, competição fraca, exclusão competitiva) (passar por ambos filtros).

As duas primeiras condições, de não sobrevivência ou dormência, espera-se ser mais comum onde os corpos planetários possuam condições muito dissimilares entre si. Por exemplo, se bactérias oriundas de um planeta como a Terra alcançassem a superfície de

uma lua como Titã, com suas baixíssimas temperaturas (Raulin 2007) , podem tornar muito difícil a sobrevivência das bactérias na superfície. Assim, em ambos casos, as condições abióticas exercem principal influência no estabelecimento de novas espécies, em ambientes inabitáveis (i) ou potencialmente habitáveis (ii) (Cockell 2014). O terceiro caso pode ser exemplificado com uma hipotética dispersão Terra-Marte, se Marte não for definitivamente habitado. Alguns organismos da Terra (planeta temperado úmido) mostram-se promissores em sobreviver em ambientes similares à Marte (planeta frio e seco) (Goordial et al. 2016; Cheptsov et al. 2017; Martin & McMinn 2017). Nesse caso, podemos esperar que, conforme a intensidade do filtro abiótico, ocorra uma maior ou menor pressão seletiva no sentido de que apenas os organismos resistentes as condições do meio consigam sobreviver, reproduzir e por fim colonizar o novo planeta.

As situações (iv) e (v) se referem a planetas já habitados, onde as interações são as principais forças que possibilitam ou não o estabelecimento dos novos colonizadores. Assim como em (iv) e (v), as interações ecológicas são muitas vezes as maiores responsáveis pelo estabelecimento ou extinção de espécies nativas e exóticas na Terra.

Nem todas as espécies exóticas que chegam ao novo hábitat conseguem de fato se estabelecer (iv) (Kowarik 1995). Como exemplo, temos a introdução antrópica na França da abelha *Bombus sassaricus* para fins de polinização, que após poucos meses foi extinta na região, possivelmente por competição com abelhas nativas (Ings et al. 2010). A predação é outro fator que dificulta o estabelecimento de espécies exóticas. Nuñez et al. (2008) demonstraram que a predação de sementes de espécies exóticas de coníferas é o principal fator que impede sua invasão e dispersão na região patagônica. É razoável extrapolarmos os exemplos acima para o estabelecimento de propágulos em um novo planeta previamente habitado. Principalmente se levarmos em conta que tanto a biota nativa quanto a biota

estabelecida devem compartilhar o uso de recursos, como a energia solar/estelar, e, se de fato ocorrer, possivelmente levará em algum momento a competição e possível exclusão de espécies.

Se os propágulos sobreviverem as condições bióticas e abióticas, temos seu estabelecimento de fato no novo planeta (v). Esse caso é bastante conhecido na Terra pelo crescente número de espécies invasoras exóticas nos últimos séculos (Gurevitch & Padilla 2004), sendo responsável em grande parte pelo declínio e extinção de espécies nativas durante sua expansão territorial (Arim et al. 2005). O estabelecimento de espécies exóticas é condicionado por alguns fatores além da superioridade competitiva e/ou ausência de predadores. Atributos como rápida reprodução e ampla tolerância as condições locais são considerados bons preditores para o sucesso das espécies exóticas (Ricciardi 2013). Tais atributos são relativamente comuns para bactérias, o que as tornam bom modelo de colonizadores em novos habitats/planetas. Se condições necessárias à sua reprodução forem supridas, sua alta densidade pode assegurar sua permanência local, mesmo sendo predada ou competitivamente inferior em relação aos organismos nativos do planeta.

Habitabilidade e capacidade de suporte: Um paralelo entre ilhas e planetas na escala temporal. Adotamos a definição de habitabilidade de Cockell et al. (2016) como a “capacidade de um ambiente suportar a atividade de ao menos um organismo conhecido”. Assim, a habitabilidade requer que várias condições físico-químicas, como temperatura, pressão, radiação, fonte de energia, biomoléculas, solvente que permita reações químicas, existam e estejam dentro do limite de tolerância que a vida suporta (Domagal-Goldman et al. 2016).

Já a capacidade de suporte (K) usualmente é entendida como o número máximo de indivíduos sustentados no habitat, dadas condições e recursos (Dan-lin & Han-ying 2002).

Aqui nós propomos uma nova definição para a capacidade de suporte, como o limite máximo de espécies que um determinado planeta consegue suportar dadas condições bióticas e abióticas.

Assim como no modelo conceitual de Whittaker et al. (2007) onde as ilhas oceânicas “nascem” através de processos vulcânicos, se tornam habitáveis/habitadas por um período de tempo e depois “morrem” por erosão e/ou submersão, (figura 2) os planetas apresentam uma dinâmica similar. Eles “nascem” (Chambers 2014), se tornam habitáveis habitados, se a vida surgir ou para lá dispersar (litopanspermia), ou permanecem habitáveis inabitados (Cockell 2014), e posteriormente “morrem” se tornando estéreis (Ramirez & Kaltenegger 2016). Planetas permanentemente inabitáveis seriam neste caso desconsiderados.

Em ilhas oceânicas (figura 2), a capacidade de suporte (número de espécies que a ilha suporta) é dada pela sua área e diferenciação topográfica (Whittaker et al. 2007). Ou seja, quanto maior a ilha e mais complexa sua estrutura de relevo, maior o número de espécies. Já a manutenção da habitabilidade da ilha é dada por fatores internos, principalmente ao vulcanismo, que em suma determinam por quanto tempo a ilha continuará sendo habitável.

Em um planeta recém formado (ilha em emersão), as condições habitáveis podem surgir logo após o resfriamento da crosta, como possivelmente ocorreu na Terra, com primeiros indícios de vida datados dentro dos primeiros 500 m.a. da história do planeta (Dodd et al. 2017). Já o número de espécies (capacidade de suporte), diferentemente do modelo de ilhas de Whittaker et al. (2007), pode não seguir uma forma de sino, mas, se pegarmos a Terra como exemplo, sofre flutuações, com grandes e rápidos decréscimo de riqueza em eventos de extinção em massa (Barnosky et al. 2011) e posterior aumento da

riqueza por especiação e radiações evolutivas (Jablonski 2001) atingindo, em intervalos interextinções, picos de riqueza de espécies.

No contexto biosférico, um dos fatores que definem o tempo da habitabilidade e capacidade de suporte planetária é o tipo estelar do sistema a qual o planeta pertence. Nesse caso, o tamanho da estrela é inversamente proporcional ao seu tempo na sequência principal, e, portanto, à estabilidade da zona habitável. Assim, estrelas anãs vermelhas (tipo M, 0.08-0.4 massas solares) podem permanecer ativas e possivelmente estáveis (Gale & Wandel 2017) por centenas de bilhões de anos, (Adms et al. 2005), possibilitando por esse período a manutenção de sua zona habitável. Já a habitabilidade de estrelas do tipo F (1.2-1.5 massas solares) se estendem por poucos bilhões de anos antes de evoluírem para supergigantes vermelhas (Sato et al. 2014) incinerando os planetas próximos. A presença de água líquida na superfície ou subsuperfície, placas tectônicas (garantindo ciclos biogeoquímicos), campo magnético (proteção contra radiação) e de uma grande lua (estabilidade do eixo de rotação do planeta) também são considerados fatores chave para manutenção da habitabilidade (Cockell et al. 2016). Com a soma de todos fatores, a habitabilidade pode manter-se por milhões á bilhões de anos (Lingam & Loeb 2017b).

Os processos finais da habitabilidade em ilhas geralmente são relacionados a erupções vulcânicas e grandes deslizamentos de terra, acarretando na deterioração das condições que possibilitam a permanência das espécies (diminuição da capacidade de suporte). Isso acarreta em processos de extinção de espécies até a final submersão da ilha (Whittaker et al. 2008). Paralelamente, o fim da habitabilidade de um planeta pode ser responsabilidade de processos externos, como possivelmente ocorrerá na Terra, com o aumento do volume do sol, causando aumento da temperatura terrestre ao ponto em que o ambiente não será mais capaz de suportar qualquer forma de vida (Rushby et al. 2018).

Com o aumento do volume do sol a zona habitável gradualmente será conduzida para a região mais externa do sistema solar, (Ramirez & Kaltenegger 2016), atingindo a órbita dos planetas gasosos, podendo transformar suas luas congeladas de Saturno e Júpiter em mundos oceânicos de água líquida (Lorenz et al. 1997).

Fatores internos também podem decretar o fim da habitabilidade de um planeta. Marte é hoje um planeta frio e seco (na superfície), entretanto indícios sugerem que o planeta já abrigou oceanos de água líquida no passado (Zuber 2018). A mudança do planeta quente e úmido para o seco e frio possivelmente ocorreu pela perda do campo magnético, com o resfriamento do núcleo, e conseqüentemente perda da atmosfera e possivelmente da habitabilidade na superfície, causados pela ação dos ventos solares (Ramstad et al. 2018). O fim da habitabilidade, alternativamente, pode dar-se também de maneira abrupta e repentina, como por exemplo pela destruição da atmosfera por uma supernova nas vizinhanças desse sistema solar (Thomas 2017). Entretanto, a inabitabilidade de um corpo planetário não necessariamente pode significar a extinção da vida no sistema planetário em questão. A vida pode ser dispersa de um planeta à outro (e.g. Terra para Marte) ou ainda corpos antes possivelmente inabitáveis como a lua Titã, que pode tornar-se habitável com maior quantidade de radiação recebida à medida que o sol expande de volume em seus estágios finais de fusão nuclear (Raulin 2007). Assim, se considerarmos o sistema solar como um “arquipélago de ilhas” potencialmente habitáveis a vida pode persistir no sistema solar por tempo maior que a habitabilidade de um único corpo planetário (Mendonça 2014).

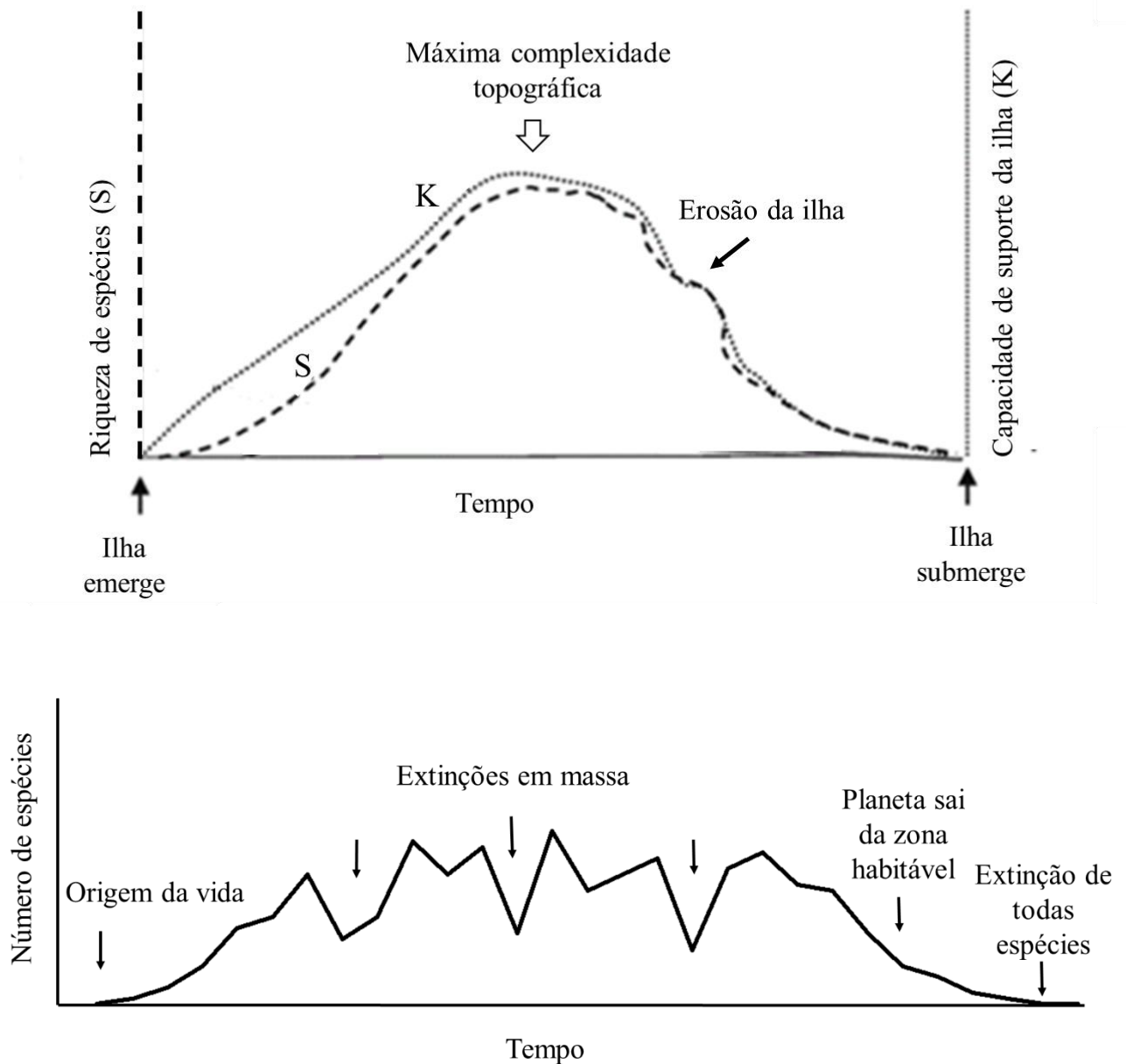


Figura 2. Evolução da habitabilidade de ilhas e planetas ao longo do tempo. Acima: Modelo do “tempo de vida” proposto por Whittaker et al. (2007), onde podemos inferir que a habitabilidade e número de espécies aumenta logo após o surgimento da ilha, até atingir o máximo de complexidade topográfica, vindo a decrescer e posteriormente deixar de abrigar espécies à medida que sofre processos erosivos. Modificado de (Whittaker et al. 2007).

Abaixo: Esquema simplificado da evolução da vida e da habitabilidade em um planeta como a Terra, na zona habitável. No início, tem-se a origem da vida e sua ocupação de todo globo. Ao longo do tempo ocorrem eventos de extinção em massa seguido e recuperação do número de espécies. Ao final, o planeta sai da zona habitável devido ao aumento do volume da estrela, como consequência, ocorre a morte de todas espécies presentes.

Dinâmica de colonização, extinção e especiação

Em biogeografia de ilhas, a riqueza de espécies presente em uma ilha depende das taxas de colonização (C), extinção (E) e especiação (S) (Storch 2016). A taxa de colonização é relacionada à distância da ilha em relação ao continente, sendo maior em ilhas mais próximas (MacArthur & Wilson. 1967). A colonização é diretamente responsável pela chegada de novas espécies em ilhas próximas ao continente, onde a especiação é pouco frequente devido à falta de isolamento reprodutivo (Heaney 2000). A taxa de extinção, por outro lado, é determinada pelo isolamento e tamanho da ilha, com ilhas mais distantes e menores sofrendo maiores taxas de extinção (MacArthur & Wilson. 1967). Já a taxa de especiação (formação de novas espécies), aumenta com o isolamento da ilha (Heaney 2000), devido ao maior isolamento reprodutivo das populações. A riqueza da ilha, portanto, aumentará se $C + S - E > 0$. A tabela 1 sumariza as principais diferenças sobre a dinâmica entre biogeografia de ilhas e biogeografia de ilhas em escala interplanetária.

A imigração dos organismos dentro da biogeografia de ilhas pode ocorrer de modo passivo ou ativo. Ativamente, quando os organismos possuem controle sobre a direção de sua dispersão, ocorre principalmente por voo ou nado. Passivamente, o modo mais conhecido é o *rafting*, na qual os organismos “pegam carona” e são transportados de um

ponto a outro através de corpos de água em estruturas flutuantes, como troncos, restos de vegetação, macroalgas e pedra-pome (Thiel & Gutow 2005), ou ainda, atualmente, em lixo oceânico (Carlton et al. 2017).

Em biogeografia de ilhas interplanetária, a dispersão dá-se apenas de modo passivo, semelhante ao *rafting*, já que os microrganismos presentes na rocha são apenas transportados de um planeta a outro junto a rocha ejetada, semelhante a dispersão por pedras-pome (rocha vulcânica flutuante) na Terra. Já o número de espécies capazes de sobreviver aos filtros dispersivos encarados na litopanspermia são poucos, (dispersão altamente restritiva aos extremófilos), enquanto que em biogeografia de ilhas, os filtros dispersivos são mais amenos, permitindo que uma alta gama de organismos dispersem, incluindo animais, plantas, fungos, bactérias mesófilas (Thiel & Gutow 2005).

Até o momento conhece-se ligação de ejetas entre Terra, Marte e a Lua, (Clark 2001), com 104 meteoritos de origem marciana encontrados na Terra, com o maior deles de 18 Kg (The Martian Meteorite Compendium, 2017), e 80 meteoritos lunares, o maior deles de massa 11,53 Kg, (The Lunar Meteorite Compendium, 2013). Nesse caso, nosso planeta está atuando como receptor de meteoritos. Entretanto, o fluxo no sentido contrário (Terra→Lua e Terra→Marte) possivelmente deve ocorrer, e isso pode ter sido recentemente demonstrado, com a descoberta de um possível meteorito terrestre encontrado na nossa Lua (Bellucci et al. 2019). Com o avanço da exploração espacial, lançamento de futuras missões *rovers* e envio de humanos à Lua e Marte, poderá ser possível testar a hipótese que a Terra funciona como fonte de meteoritos/propágulos de vida e se tais meteoritos possuem bioassinaturas da vida terrestre. Se tais demonstrações empíricas se concretizarem, seria um grande passo em direção a demonstração da litopanspermia.

Enquanto não possuímos dados empíricos, simulações realizadas por Worth et al.

(2013) indicam que aproximadamente 3×10^8 ejetas foram lançados da Terra nos últimos 3.5 bilhões de anos. Nós sabemos que a frequência de ejetas não é uniforme, entretanto, em média pode-se dizer que 8 ejetas são arremessados por século da Terra, e no caso de Marte esse número pode subir para 17. A distância de dispersão de ejetas é altamente correlacionada com sua velocidade de ejeção. Partículas ejetadas a 1% acima da velocidade de escape para a Terra (11,2 Km/s) possuem alta probabilidade de reentrar no planeta, enquanto que para uma partícula atingir Marte precisa de velocidade de saída de ao menos 11,6 km/s e Júpiter a 14,3 km/s (Reyes-ruiz et al. 2012).

Se a dispersão uniforme de ejetas se mostra irrealista, é ao menos plausível que possa ocorrer em pulsos. Se pegarmos que em média um cometa ou asteroide de 10 km de extensão colide com a Terra a cada 90 m.a. (Mileikowsky et al. 2000), podemos esperar que a cada impacto temos um pulso de propágulos sendo lançado no espaço. Essa enorme escala temporal não é encontrada em processos dispersivos dentro de biogeografia de ilhas. Contudo, eventos de dispersão em longas distâncias embora pouco frequente, podem ocorrer entre ilhas na Terra (Jordano 2017). Mesmo se tratando de eventos raros, esse tipo de dispersão tem papel fundamental no estabelecimento de espécies em ilhas distantes (Gillespie et al. 2012). Algumas espécies de plantas nas isoladas ilhas havaianas são creditadas terem chegado por apenas um evento dispersivo durante toda história do arquipélago (Carlquist 1981). No caso das aves estima-se que a colonização se deu apenas sete vezes ao longo da história do Havaí (Zimmerman 1948).

Poderíamos esperar o mesmo padrão em uma biogeografia de ilhas interplanetária? Raros, mas importantes eventos de dispersão como nas ilhas do Havaí? Se integramos esse pulso de 90 m.a. na escala temporal da biosfera terrestre, com idade estimada em ao menos 4 bilhões de anos (Dodd et al. 2017) podemos inferir que a litopanspermia pode ser um

evento recorrente no sistema solar, similar à frequência de dispersão em ilhas muito isoladas, considerando o tempo de vida da ilha de poucos milhões de anos (Carvajal & Adler 2005).

Se o tempo de trânsito de ejetas entre planetas no sistema solar se mostra pouco frequente, 10^{6-7} anos, no sistema TRAPPIST-1, sua velocidade pode ser 5 graus de magnitude mais rápida (Krijt et al. 2017), dada menor distância entre os planetas. Simulando a trajetória de 10^4 partículas ejetadas de um planeta da zona habitável de TRAPPIST-1, Krijt et al. (2017) encontraram que 10% desses ejetas possivelmente alcançariam outro planeta da zona habitável (considerando três planetas na zona habitável) em 100 anos. Com a dispersão podendo ocorrer em décadas, é de se esperar que a probabilidade de sobrevivência dos propágulos seja maior, devido a menor tempo de exposição as condições inóspitas da matriz (radiação, vácuo, baixas temperaturas). Similarmente, em biogeografia de ilhas a distância influencia a imigração (Heaney 2000), onde ilhas mais distantes recebem menos imigrantes, seja pelos organismos não conseguirem chegar até lá (dispersão ativa), seja por não sobreviverem a viagens tão longas.

Eventos dispersivos raros abrem caminho para a especiação como principal fator determinante da riqueza de espécies em ilhas. Um fenômeno bastante conhecido decorrente da colonização de ilhas é a radiação evolutiva, um aumento drástico das taxas de especiação de um táxon, logo após seu estabelecimento (Simões et al. 2016). Dentre as radiações, a mais conhecida é a radiação adaptativa, definida como diversificação de uma linhagem que explora uma variedade de diferentes recursos, e que diferem em seus atributos funcionais utilizados para explorar tais recursos (Jorgensen & Olesen 2001). Assim como nas ilhas, é ao menos plausível que, após se estabelecer no novo planeta, as

espécies podem sofrer processos de radiações evolutivas, com a explosão do número de espécies, à medida que as populações se estabelecem, diferenciando-se também funcionalmente, o que pode levar as espécies a explorar diferentes tipos de habitats e nichos vagos do novo planeta (figura 3).

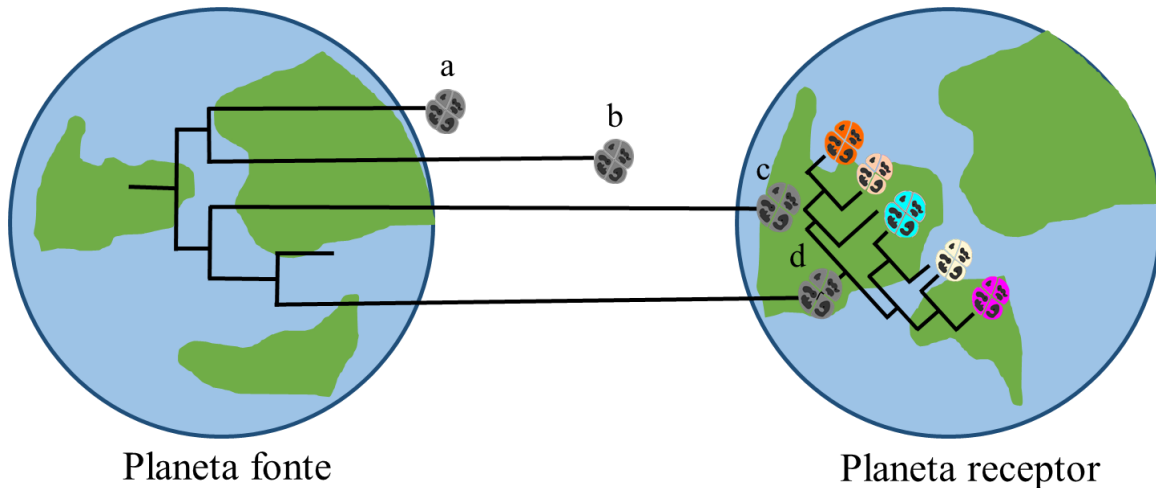


Figura 3. Arvore da vida hipotética comum a dois planetas após um evento dispersivo via litopanspermia. Durante o percurso entre os planetas, alguns propágulos perecem durante a ejeção ou trânsito, (**a**) e (**b**), outras não sobrevivem a reentrada ou as condições do novo habitat (**c**) com apenas algumas espécies conseguindo se estabelecer (**d**). Assim, as linhagens sobreviventes podem especiar-se e divergirem (diferentes cores), como em radiações evolutivas, no planeta receptor.

Um tópico importante dentro da teoria de biogeografia de ilhas é o equilíbrio do número de espécies em ilhas (teoria do equilíbrio de biogeografia de ilhas) (Simberloff 1974). No modelo de MacArthur e Wilson (1967) o número de espécies em uma ilha, é dado pelas taxas de imigração (aumenta com a proximidade e tamanho da ilha) e extinção

(aumenta com o isolamento e diminuição da área). O balanço entre as taxas de extinção e colonização levam ao equilíbrio do número de espécies na ilha. Entretanto, modelos conceituais de equilíbrio considerando processos evolutivos, sugerem que um real equilíbrio de espécies em uma ilha ou sistema de ilhas pode não ocorrer (Heaney 2000). Tal “desequilíbrio” se deve principalmente ao fato de ao longo do tempo de vida das ilhas o número de espécies ser dado não apenas pela imigração e extinção, mas também pela especiação, principalmente em ilhas mais distantes, originando ao longo do tempo novas espécies, e conseqüente flutuações nos valores de riqueza de espécies da ilha. Assim, o “equilíbrio” possivelmente só será encontrado se considerarmos escalas temporais pequenas.

Como a dinâmica de dispersão interplanetária considera escalas de tempo de milhões de anos, é improvável que entre dois ou mais planetas interconectados ocorra um equilíbrio do número de espécies. Isso porque entre eventos dispersivos, processos internos a cada planeta (taxas de especiação e extinção) podem alterar o número de espécies significativamente. Se tomarmos como modelo a Terra ao longo da sua história habitável não apresentou momentos longos de estabilidade no número de espécies, com constantes eventos de decréscimo e acréscimo no número de espécies (Knoll 1994).

Tabela 1. Tabela comparativa entre a teoria de biogeografia de ilhas e a biogeografia interplanetária, em relação a dinâmica de dispersão dos organismos entre ilhas/planetas e quais organismos participam ou participariam desse processo.

	Teoria de biogeografia de ilhas	Referências	Biogeografia de ilhas interplanetária	Referências
Dinâmica de dispersão				
Matriz	Fraco a forte filtro dispersivo	(Kupfer et al. 2006)	Muito forte filtro dispersivo	(Cockell et al. 2007), (Horneck et al. 2010)
Dinâmica de equilíbrio de riqueza de espécies	Presente ou ausente. Dependente da escala temporal	(Heaney 2000), (Simberloff 1974),	Possivelmente não apresenta (em escalas de tempo geológicas)	(Mendonça 2014)
Formas de dispersão	Ativa/Passiva	(Covich 2006)	Passiva (a bordo de rochas)	(Lingam & Loeb 2017a) (Nicholson 2009) (Worth et al. 2013)
<i>Rafting</i>	Raro, mas importante	(Thiel & Gutow 2005)	Em rochas?	—
Tempo de dispersão	Horas a anos	(García-Olivares et al. 2017)	Décadas a milhões de anos	(Mileikowsky et al. 2000), (Krijt et al. 2017), (Adams & Spengel 2005)
Aumento da distância entre ilhas/planetas	Imigração diminui Especiação aumenta	(Heaney 2000)	Sobrevivência diminui?	(Krijt et al. 2017)
Organismos				
Organismos	Todos domínios da vida	(Lyons et al. 2010) (Pinheiro et al. 2017)	Extremófilos endolíticos/ Possivelmente quimiolitotróficos	(Meyer et al. 2011), (Horneck et al. 2010), (Vasanthan et al. 2017)

Conclusão

Nesse trabalho demonstramos conceitualmente que determinados padrões da biogeografia de ilhas podem ser aplicados à escala interplanetária. Dentre eles, podemos esperar que a especiação possa exercer um papel central na biogeografia de ilhas interplanetária devido à grande escala temporal entre eventos dispersivos, assim como encontrado em ilhas mais isoladas. Além disso, a distância se mostra um fator decisivo para a colonização de um novo planeta, definindo o número de propágulos que o alcançam bem como possivelmente as taxas de sobrevivência durante o trânsito. Ademais, as condições abióticas dos planetas, tanto de origem quanto de destino do propágulo, podem ser também decisivas para a efetiva colonização, já que planetas diferentes podem apresentar condições muito dissimilares (e.g. incidência de radiação, temperatura, composição atmosférica) que impossibilitam o estabelecimento de propágulos.

Futuros estudos interligando simulações de fluxo e frequência de ejetas com taxas de sobrevivência de propágulos durante as fases da litopanspermia, assim como as condições ambientais dos planetas envolvidos (temperatura, presença de oceanos, composição atmosférica) poderão nos esclarecer com mais precisão a probabilidade da litopanspermia ocorrer pelos sistemas estelares.

Referências

- Adams, F. C., and D. N. Spergel. 2005. Lithopanspermia in star-forming clusters. *Astrobiology* 5:497–514.
- Adms, F. C., P. Bodenheimer, and G. Laughlin. 2005. M dwarfs : planet formation and long term evolution. *Astronomical Notes* 326:913–919.
- Arim, M., R. Abades, P. E. Neill, M. Lima, and P. A. Marquet. 2005. Spread dynamics of invasive species. *PNAS* 103:374–378.
- Barnosky, A. D., N. Matzke, S. Tomiya, G. O. U. Wogan, B. Swartz, T. B. Quental, C. Marshall, J. L. McGuire, E. L. Lindsey, K. C. Maguire, B. Mersey, and E. A. Ferrer. 2011. Has the Earth ' s sixth mass extinction already arrived ? *Nature* 470:51–57.

- Bellucci, J. J., A. A. Nemchin, M. Grange, K. L. Robinson, G. Collins, M. J. Whitehouse, J. F. Snape, D. Norman, and D. A. Kring. 2019. Terrestrial-like zircon in a clast from an Apollo 14 breccia. *Earth and Planetary Science Letters* 510:173–185.
- Bryan, S. E., Cook, A. G., Evans, J. P., Hebden, K., Hurrey, L., Colls, P., ... Firn, J. (2012). Rapid, long-distance dispersal by pumice rafting. *PLoS ONE*, 7:7.
- Burchell, M., and J. Mann. 2001. Survivability of Bacteria in Hypervelocity Impact. *Icarus* 154:545–547.
- Carlquist, S. 1981. Chance Dispersal: Long-distance dispersal of organisms, widely accepted as a major cause of distribution patterns, poses challenging problems of analysis. *The Scientific Research Society* 69:509–516.
- Carlton, J. T., J. W. Chapman, J. B. Geller, J. A. Miller, D. A. Carlton, M. I. McCuller, N. C. Treneman, B. P. Steves, and G. M. Ruiz. 2017. Tsunami-driven rafting: Transoceanic species dispersal and implications for marine biogeography. *Science* 357:1402–1406.
- Carvajal, A., and G. H. Adler. 2005. Biogeography of mammals on tropical Pacific islands. *Journal of Biogeography* 32:1561–1569.
- Chambers, J. 2014. Forming terrestrial planets. *Science* 344:479–480.
- Cheptsov, V. S., E. A. Vorobyova, N. A. Manucharova, M. V. Gorlenko, A. K. Pavlov, M. A. Vdovina, V. N. Lomasov, and S. A. Bulat. 2017. 100 kGy gamma-affected microbial communities within the ancient Arctic permafrost under simulated Martian conditions. *Extremophiles* 21:1057–1067.
- Clark, B. C. 2001. Planetary interchange of bioactive material: Probability factors and implications. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere* 31:185–197.
- Cockell, C. S. 2008. The interplanetary exchange of photosynthesis. *Origins of Life and Evolution of Biospheres* 38:87–104.
- Cockell, C. S. 2014. Types of habitat in the Universe. *International Journal of Astrobiology* 13:158–164.
- Cockell, C. S., A. Brack, D. D. Wynn-Williams, P. Baglioni, F. Brandstätter, R. Demets, H. G. M. Edwards, A. L. Gronstal, G. Kurat, P. Lee, G. R. Osinski, D. a Pearce, J. M. Pillinger, C.-A. Roten, and S. Sancisi-Frey. 2007. Interplanetary transfer of photosynthesis: an experimental demonstration of a selective dispersal filter in planetary island biogeography. *Astrobiology* 7:1–9.
- Cockell, C. S., T. Bush, C. Bryce, S. Direito, M. Fox-Powell, J. P. Harrison, H. Lammer, H. Landenmark, J. Martin-Torres, N. Nicholson, L. Noack, J. O'Malley-James, S. J. Payler, A. Rushby, T. Samuels, P. Schwendner, J. Wadsworth, and M. P. Zorzano. 2016. Habitability: A Review. *Astrobiology* 16:89–117.
- Colbert, J. (2012). *Dispersal ecology and evolution*. Oxford: Oxford University Press
- Covich, A. P. 2006. Dispersal - Limited biodiversity of tropical insular streams. *Polish Journal of Ecology* 54:523–547.
- Dan-lin, Y., and M. Han-ying. 2002. Regional carrying capacity: case studies of Bohai Rim area. *Journal of Geographical Sciences* 12:177–185.
- de Souza, T. A. J., and T. C. Pereira. 2018. *Caenorhabditis elegans* Tolerates Hyperaccelerations up to 400,000 x g. *Astrobiology* 18:1–9.
- Dodd, M. S., D. Papineau, T. Grenne, J. F. Slack, M. Rittner, F. Pirajno, J. O'Neil, and C. T. S. Little. 2017. Evidence for early life in Earth's oldest hydrothermal vent precipitates. *Nature* 543:60–64.
- Domagal-Goldman, S. D., K. E. Wright, K. Adamala, L. Arina de la Rubia, J. Bond, L. R.

- Dartnell, A. D. Goldman, K. Lynch, M.-E. Naud, I. G. Paulino-Lima, K. Singer, M. Walter-Antonio, X. C. Abrevaya, R. Anderson, G. Arney, D. Atri, A. Azúa-Bustos, J. S. Bowman, W. J. Brazelton, G. A. Brennecka, R. Carns, A. Chopra, J. Colangelo-Lillis, C. J. Crockett, J. DeMarines, E. A. Frank, C. Frantz, E. de la Fuente, D. Galante, J. Glass, D. Gleeson, C. R. Glein, C. Goldblatt, R. Horak, L. Horodyskyj, B. Kaçar, A. Kereszturi, E. Knowles, P. Mayeur, S. McGlynn, Y. Miguel, M. Montgomery, C. Neish, L. Noack, S. Rugheimer, E. E. Stüeken, P. Tamez-Hidalgo, S. Imari Walker, and T. Wong. 2016. The Astrobiology Primer v2.0. *Astrobiology* 16:561–653.
- Driscoll, D. A., S. C. Banks, P. S. Barton, D. B. Lindenmayer, and A. L. Smith. 2013. Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 28:605–613.
- Fajardo-Cavazos, P., L. Link, H. J. Melosh, and W. L. Nicholson. 2005. *Bacillus subtilis* Spores on Artificial Meteorites Survive Hypervelocity Atmospheric Entry: Implications for Lithopanspermia. *Astrobiology* 5:726–736.
- Fritz, J., A. Greshake, and D. Stöffler. 2007. The Martian meteorite paradox: Climatic influence on impact ejection from Mars? *Earth and Planetary Science Letters* 256:55–60.
- Gale, J., and A. Wandel. 2017. The potential of planets orbiting red dwarf stars to support oxygenic photosynthesis and complex life. *International Journal of Astrobiology* 16:1–9.
- García-Olivares, V., H. López, J. Patiño, N. Alvarez, A. Machado, J. C. Carracedo, V. Soler, and B. C. Emerson. 2017. Evidence for mega-landslides as drivers of island colonization. *Journal of Biogeography* 44:1053–1064.
- Gilichinsky, D., T. Vishnivetskaya, M. Petrova, E. Spirina, V. Mamykin, and E. Rivkina. 2008. Bacteria in permafrost. In *Psychrophiles: from biodiversity to biotechnology*, ed. R. Margesin, F.S., J.-C. Marx and C. Gerday. Berlin: Springer.
- Gillespie, R. G., B. G. Baldwin, J. M. Waters, C. I. Fraser, R. Nikula, and G. K. Roderick. 2012. Long-distance dispersal : a framework for hypothesis testing. *Trends in Ecology and Evolution* 27:47–56.
- Goordial, J., A. Davila, D. Lacelle, W. Pollard, M. M. Marinova, C. W. Greer, J. Di Ruggiero, C. P. McKay, and L. G. Whyte. 2016. Nearing the cold-arid limits of microbial life in permafrost of an upper dry valley, Antarctica. *ISME Journal* 10:1613–1624.
- Gurevitch, J., and D. K. Padilla. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution* 19:470–474.
- Heaney, L. R. 2000. Dynamic disequilibrium: a long-term, large-scale perspective on the equilibrium model of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 9:59–74.
- HilleRisLambers, J., P. B. Adler, W. S. Harpole, J. M. Levine, and M. M. Mayfield. 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43:227–248.
- Holdo, R. M., J. M. Fryxell, A. R. E. Sinclair, A. Dobson, and R. D. Holt. 2011. Predicted Impact of Barriers to Migration on the Serengeti Wildebeest Population. *PLoS ONE* 6:1–7.
- Horneck, G., D. M. Klaus, and R. L. Mancinelli. 2010. Space Microbiology. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 74:121–156.

- Horneck, G., D. Stöffler, S. Ott, U. Hornemann, C. S. Cockell, R. Moeller, C. Meyer, J.-P. de Vera, J. Fritz, S. Schade, and N. A. Artemieva. 2008. Microbial Rock Inhabitants Survive Hypervelocity Impacts on Mars-Like Host Planets: First Phase of Lithopanspermia Experimentally Tested. *Astrobiology* 8:17–44.
- Ings, T. C., N. L. Ings, L. Chittika, and P. Rasmont. 2010. A failed invasion? Commercially introduced pollinators in Southern France. *Apidologie* 41:1–13.
- Jablonski, D. 2001. Lessons from the past: Evolutionary impacts of mass extinctions. *PNAS* 98:5393–5398.
- Jordano, P. 2017. What is long-distance dispersal? And a taxonomy of dispersal events. *Journal of Ecology* 105:75–84.
- Jorgensen, T. H., and J. M. Olesen. 2001. Adaptive radiation of island plants: evidence from *Aeonium* (Crassulaceae) of the Canary Islands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4:29–42.
- Kadmon, R., and H. R. Pulliam. 1993. Island biogeography: effects of geographical isolation on species composition. *Ecology* 74:977–981.
- Knoll, A. H. 1994. Proterozoic and Early Cambrian protists: Evidence for accelerating evolutionary tempo. *PNAS* 91:6743–6750.
- Kowarik, I. 1995. Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species in plant invasions. *Plant Invasions: General Aspects and Special Problems*:15–38.
- Krijt, S., T. J. Bowling, R. J. Lyons, and F. J. Ciesla. 2017. Fast litho-panspermia in the habitable zone of the TRAPPIST-1 system. *The Astrophysical Journal Letters* 839:L21.
- Kupfer, J. A., G. P. Malanson, and S. B. Franklin. 2006. Not seeing the ocean for the islands: The mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography* 15:8–20.
- Laureto, L. M. O., M. V. Cianciaruso, and D. S. M. Samia. 2015. Functional diversity: An overview of its history and applicability. *Natureza e Conservacao* 13:112–116.
- Lingam, M., and A. Loeb. 2017a. Enhanced interplanetary panspermia in the TRAPPIST-1 system. *PNAS*:1–6.
- Lingam, M., and A. Loeb. 2017b. Reduced Diversity of Life Around Proxima Centauri and TRAPPIST-1. *The Astrophysical Journal Letters* 846:L21.
- Lorenz, R. D., J. I. Lunine, and C. P. McKay. 1997. Titan under a red giant sun: A new kind of “habitable” moon. *Geophysical Research Letters* 24:2905–2908.
- Lyons, M. M., J. E. Ward, H. Gaff, R. E. Hicks, J. M. Drake, and F. C. Dobbs. 2010. Theory of island biogeography on a microscopic scale: Organic aggregates as islands for aquatic pathogens. *Aquatic Microbial Ecology* 60:1–13.
- MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press
- Martin, A., and A. McMinn. 2017. Sea ice, extremophiles and life on extra-terrestrial ocean worlds. *International Journal of Astrobiology*:1–16.
- Mastrapa, R. M. E. E. Y., H. Glanzberg, J. N. Head, H. J. Melosh, and W. L. Nicholson. 2001. Survival of bacteria exposed to extreme acceleration: Implications for panspermia. *Earth and Planetary Science Letters* 189:1–8.
- Mautner, M. N. 2002. Planetary Resources and Astroecology. *Planetary Microcosm Models of Asteroid and Meteorite Interiors: Electrolyte Solutions and Microbial Growth—Implications for Space Populations and Panspermia*. *Astrobiology* 2:59–76.

- Melosh, H. J. 1984. Impact ejection, spallation, and the origin of meteorites. *Icarus* 59:234–260.
- Mendonça, M. de S. 2014. Spatial ecology goes to space: Metabiospheres. *Icarus* 233:348–351.
- Meyer, C., J. Fritz, M. Misgaiski, D. Stöffler, N. A. Artemieva, U. Hornemann, R. Moeller, J. P. De Vera, C. Cockell, G. Horneck, S. Ott, and E. Rabbow. 2011. Shock experiments in support of the Lithopanspermia theory: The influence of host rock composition, temperature, and shock pressure on the survival rate of endolithic and epilithic microorganisms. *Meteoritics and Planetary Science* 46:701–718.
- Mileikowsky, C., F. A. Cucinotta, J. W. Wilson, B. Gladman, G. Horneck, L. Lindegren, J. Melosh, H. Rickman, M. Valtonen, and J. Q. Zheng. 2000. Natural Transfer of Viable Microbes in Space: 1. From Mars to Earth and Earth to Mars. *Icarus* 145:391–427.
- Moissl-Eichinger, C., C. Cockell, and P. Rettberg. 2016. Venturing into new realms? Microorganisms in space. *FEMS Microbiology Reviews* 40:722–737.
- Muhling, B. A., S. Lee, J. T. Lamkin, and Y. Liu. 2011. Predicting the effects of climate change on bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) spawning habitat in the Gulf of Mexico 68:1051–1062.
- Nicholson, W. L. 2009. Ancient micronauts: interplanetary transport of microbes by cosmic impacts. *Trends in Microbiology* 17:243–250.
- Nuñez, M. A., D. Simberloff, and M. A. Relva. 2008. Seed predation as a barrier to alien conifer invasions. *Biological Invasions* 10:1389–1398.
- Olsson-Francis, K., and C. S. Cockell. 2010. Experimental methods for studying microbial survival in extraterrestrial environments. *Journal of Microbiological Methods* 80:1–13.
- Orosei, R., S. E. Lauro, E. Pettinelli, A. Cicchetti, M. Coradini, B. Cosciotti, F. Di Paolo, E. Flamini, E. Mattei, M. Pajola, F. Soldovieri, M. Cartacci, F. Cassenti, A. Frigeri, S. Giuppi, R. Martufi, A. Masdea, G. Mitri, C. Nenna, R. Noschese, M. Restano, and R. Seu. 2018. Radar evidence of subglacial liquid water on Mars. *Science* 7268:eaar7268.
- Pinheiro, H. T., G. Bernardi, T. Simon, J.-C. Joyeux, R. M. Macieira, J. L. Gasparini, C. Rocha, and L. A. Rocha. 2017. Island biogeography of marine organisms. *Nature* 549:82–85.
- Ramirez, R., and L. Kaltenegger. 2016. Habitable Zones of Post-Main Sequence Stars. *The Astrophysical Journal* 823:1–14.
- Ramstad, R., S. Barabash, Y. Futaana, H. Nilsson, and M. Holmström. 2018. Ion Escape From Mars Through Time : An Extrapolation of Atmospheric Loss Based on 10 Years of Mars Express Measurements. *Journal of Geophysical Research* 123:3051–3060.
- Raulin, F. 2007. Question 2: Why an astrobiological study of Titan will help us understand the origin of life. *Origins of Life and Evolution of Biospheres* 37:345–349.
- Reyes-ruiz, M., C. E. Chavez, H. Aceves, M. S. Hernandez, R. Vazquez, and P. G. Nuñez. 2012. Dynamics of escaping Earth ejecta and their collision probabilities with different Solar System bodies. *Icarus* 220:777–786.
- Ricciardi, A. 2013. Invasive Species. *in*. *Ecological Systems: Selected Entries from the Encyclopedia of Sustainability Science and Technology*. New York. Springer.
- Rushby, A. J., M. Johnson, B. J. W. Mills, A. J. Watson, and M. W. Claire. 2018. Long-Term Planetary Habitability and the Carbonate-Silicate Cycle. *Astrobiology* 18:469–480.
- Sato, S., M. Cuntz, C. M. G. Olvera, D. Jack, and K. Schröder. 2014. Habitability around F-type stars. *International Journal of Astrobiology* 13:244–258.

- Shuster, D., and B. P. Weiss. 2005. Martian Surface Paleotemperatures from Thermochronology of Meteorites. *Science* 309:594–597.
- Simberloff, D. S. 1974. Equilibrium Theory of Island Biogeography and Ecology. *Annual Reviews* 5:161–182.
- Simões, M., L. Breitkreuz, M. Alvarado, S. Baca, J. C. Cooper, L. Heins, K. Herzog, and B. S. Lieberman. 2016. The Evolving Theory of Evolutionary Radiations. *Trends in Ecology and Evolution* 31:27–34.
- Stöffler, D., G. Horneck, S. Ott, U. Hornemann, C. S. Cockell, R. Moeller, C. Meyer, J. P. de Vera, J. Fritz, and N. A. Artemieva. 2007. Experimental evidence for the potential impact ejection of viable microorganisms from Mars and Mars-like planets. *Icarus* 186:585–588.
- Storch, D. 2016. The theory of the nested species–area relationship: geometric foundations of biodiversity scaling. *Journal of Vegetation Science* 27:880–891.
- The Lunar Meteorite Compendium- National Aeronautics and Space Administration-NASA. 2013. Disponível em: <https://curator.jsc.nasa.gov/antmet/lmc/index.cfm>
- The Martian Meteorite Compendium- National Aeronautics and Space Administration-NASA. 2017. Disponível em: <https://curator.jsc.nasa.gov/antmet/mmc/index.cfm>
- Thiel, M., and L. Gutow. 2005. The Ecology of Rafting in the Marine Environment. II. The Rafting Organisms and Community. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 43:279–418.
- Thomas, B. C. 2017. Photobiological Effects at Earth’s Surface Following a 50 pc Supernova. *Astrobiology* 18:ast.2017.1730.
- Vasanthan, T., L. Alejaldre, J. Hider, S. Patel, N. Husain, B. Umapathisivam, and J. Stone. 2017. G-Equivalent Acceleration Tolerance in the Eutardigrade Species *Hypsibius dujardini*. *Astrobiology* 17:55–60.
- Warren, B. H., D. Simberloff, R. E. Ricklefs, R. Aguilée, F. L. Condamine, D. Gravel, H. Morlon, N. Mouquet, J. Rosindell, J. Casquet, E. Conti, J. Cornuault, J. M. Fernández-Palacios, T. Hengl, S. J. Norder, K. F. Rijdsdijk, I. Sanmartín, D. Strasberg, K. A. Triantis, L. M. Valente, R. J. Whittaker, R. G. Gillespie, B. C. Emerson, and C. Thébaud. 2015. Islands as model systems in ecology and evolution: Prospects fifty years after MacArthur-Wilson. *Ecology Letters* 18:200–217.
- Weiss, B. P. 2000. A Low Temperature Transfer of ALH84001 from Mars to Earth. *Science* 290:791–795.
- Wilkinson, D. M. 2003. The fundamental processes in ecology: a thought experiment on extraterrestrial biospheres. *Biological Reviews* 78:171–179.
- Whittaker, R. J., R. J. Ladle, M. B. Arau, and J. D. Delgado. 2007. The island immaturity speciation pulse model of island evolution: an alternative to the “diversity begets diversity” model. *Ecography*:321–327.
- Whittaker, R. J., K. A. Triantis, and R. J. Ladle. 2008. A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography* 35:977–994.
- Worth, R. J. J., S. Sigurdsson, and C. H. House. 2013. Seeding Life on the Moons of the Outer Planets via Lithopanspermia. *Astrobiology* 13:1155–1165.
- Zimmerman, E. C. 1948. *Insects of Hawaii*. Vol. 1: Introduction. Honolulu: Univ. of Hawaii Press.
- Zuber, M. T. 2018. Oceans on Mars formed early. *Nature* 555:590–591.