

CAPÍTULO 13

RNA: Para além de uma molécula a serviço do DNA

Rafaela Marcondes Hasse

<https://doi.org/10.69570/mp.978-65-84548-43-5.c13>

Resumo

Neste capítulo, irei discutir sobre o RNA, para além de uma molécula a serviço do DNA, abordando falhas comuns na forma tradicional de ensinar biologia molecular. Embora o DNA seja quimicamente mais estável e ideal para o armazenamento da informação genética, o RNA é uma molécula dinâmica, flexível e funcionalmente versátil. Suas propriedades químicas permitem a formação de estruturas secundárias e terciárias complexas, a catálise de reações químicas (ribozimas) e a participação direta em processos centrais da célula, como a síntese de proteínas, a regulação gênica e a transdução de sinais. A teoria do mundo de RNA reforça essa centralidade, sugerindo que o RNA precedeu tanto o DNA quanto as proteínas na evolução e que muitos dos seus papéis atuais são resquícios desse passado ancestral. Em conjunto, os argumentos apresentados reposicionam o RNA como o verdadeiro protagonista da biologia molecular: não um subordinado do DNA, mas o motor adaptativo, regulatório e inovador que sustenta a complexidade da vida.

Palavras-chave: ácidos nucleicos; mundo de RNAs; ncRNAs.

Abstract

In this chapter, I will discuss RNA beyond its role as a molecule serving DNA, addressing common flaws in the traditional teaching of molecular biology. While DNA is chemically more stable and ideal for storing genetic information, RNA is a dynamic, flexible, and functionally versatile molecule. Its chemical properties allow for the formation of complex secondary and tertiary structures, the catalysis of chemical reactions (ribozymes), and direct participation in central cellular processes such as protein synthesis, gene regulation, and signal transduction. The RNA world theory reinforces this centrality, suggesting that RNA preceded both DNA and proteins in evolution and that many of its current roles are remnants of this ancestral past. Taken together, the arguments presented reposition RNA as the true protagonist of molecular biology: not a subordinate of DNA, but the adaptive, regulatory, and innovative engine that sustains the complexity of life.

Keywords: nucleic acids; RNA world; ncRNAs.

1. Introdução

Quando procuramos informações, muitas vezes até formais e acadêmicas sobre a definição de DNA e RNA, encontramos coincidências: são polímeros de nucleotídeos e são ácidos, o ácido ribonucleico (ARN, ou RNA, do inglês, ribonucleic acid) e o ácido desoxirribonucleico (ADN, ou DNA, do inglês, deoxyribonucleic acid), mas se definem por suas diferenças, o DNA armazena as informações genéticas e o RNA atua na produção de proteínas. Mas sabemos sobre a existência de retrovírus, que usam RNA para armazenar a informação genética, além de que nem todo RNA atua na produção de proteínas, como os microRNAs, que ficaram famosos em 2024 por seu importante papel no câncer agindo como "interruptores" que controlam a produção de proteínas ao se ligar ao RNA mensageiro (mRNA) e até foram objeto do Prêmio Nobel de Fisiologia ou Medicina naquele ano, então vemos que essa definição é bem rasa.

O RNA é mais conhecido por sua função em transportar instruções de codificação de proteínas do DNA, muitas vezes considerado a molécula mestra da célula, para as fábricas de montagem da célula (os ribossomos, que ao longo do capítulo vamos ver que eles também são formados por RNA ribossômico). Mas essa percepção, de que o RNA está a serviço e submissão ao DNA, é falha em vários sentidos e vai se tornar evidente neste capítulo.

Pessoalmente, uma das coisas curiosas sobre a biologia é que, com o passar do tempo e conforme essa ciência foi se desenvolvendo, o DNA em si se tornou menos interessante, enquanto o RNA e a regulação da expressão gênica se tornaram mais importantes e complexos. Se alguns acham que o RNA está a serviço do DNA, aqui vamos ver o DNA como uma ferramenta para o RNA o controlar.

Antes de entrar na diferença química de cada ácido nucleico, e eu te dizer que a pentose do RNA é uma ribose e do DNA é uma desoxirribose, vamos entender um pouquinho mais sobre os nucleotídeos em si.

2. Nucleotídeos

Vimos que ácidos nucleicos são polímeros de nucleotídeos, ou seja, são formados por várias partes pequenas que chamamos de nucleotídeos, mas o

que exatamente é esse tal de nucleotídeo? E o que os diferenciam e quais as suas semelhanças entre o DNA e o RNA? Vamos ainda ver outros papéis que os nucleotídeos podem desempenhar.

Nucleotídeos, as subunidades dos ácidos nucleicos, são formados de 3 componentes, um grupo fosfato, um monossacarídeo do tipo pentose e uma base nitrogenada^{1,2}. Esses 3 componentes então, se ligam covalentemente e formam as unidades fundamentais que dão origem aos ácidos nucleicos, dessa forma, tanto o DNA como o RNA são polímeros formados por milhares de nucleotídeos.

Os nucleotídeos não atuam apenas como “matéria-prima” para a síntese de ácidos nucleicos, mas também exercem funções essenciais no metabolismo celular. A adição de grupos fosfato por ligações de anidrido ao fosfato inicial origina nucleotídeos di- e trifosfatados, sendo as formas 5' trifosfatadas particularmente relevantes por constituírem os precursores diretos da síntese de RNA e DNA. Além disso, os ribonucleotídeos podem desempenhar outras funções celulares, podendo atuar como “moedas de energia” (ATP), participar da síntese proteica (GTP), da síntese de lipídios (CTP) e do metabolismo de carboidratos (UTP). Os ribonucleotídeos monofosfatados também integram coenzimas derivadas de vitaminas hidrossolúveis do complexo B, sendo fundamentais para a atividade enzimática e para processos de transdução de sinal³.

3. Pentoses diferentes

Uma melhor definição química de DNA e RNA é que a pentose (açúcar de 5 carbonos) da molécula de DNA é uma desoxirribose, enquanto no RNA é uma ribose⁴. Evolutivamente isso aconteceu garantindo que o DNA virasse uma molécula mais estável⁵.

A diferença estrutural entre a ribose e a desoxirribose, ambas aldopentoses (açúcares de 5 carbonos com um grupo funcional aldeído), está no carbono 2, no caso da desoxirribose, um hidrogênio substitui a hidroxila encontrada no mesmo carbono 2 na ribose. Lembrando que a numeração dos carbonos inicia no carbono com a função aldeído.

Os grupos hidroxila (OH) que diferenciam o RNA do DNA são altamente reativos. Essa reatividade confere ao RNA sua capacidade de interação e mobilização pela célula por meio de proteínas e outras moléculas. Essa propriedade é vantajosa para o desempenho de múltiplas funções biológicas; contudo, ela tem um custo: o grupo OH torna o RNA quimicamente instável, até reagindo dentro da própria molécula, e se quebrando em dois.

A auto-hidrólise de RNA é a quebra espontânea da molécula de RNA, facilitada pelo grupo hidroxila (OH) no carbono 2' da ribose, que ataca o fosfato, especialmente em condições alcalinas ou na presença de íons metálicos⁶, tornando o RNA mais reativo e instável que o DNA. A clivagem ocorre com maior frequência em fitas simples e envolve, como intermediário, a formação de ligações fosfodiéster cíclicas, que precedem a quebra final da molécula.

4. Diferenças estruturais: simples fita e dupla fita

Outra forma rasa de definir a diferença entre o RNA e o DNA é por sua estrutura, dizendo que o DNA é dupla fita, mais complexo e o RNA sempre se encontra simples fita. Vamos ver porque isso está errado, e que a realidade é que a diversidade e complexidade estrutural do RNA vem exatamente da diferença essencial entre eles, isso porque o RNA tem maior liberdade conformacional.

O DNA apresenta tipicamente a estrutura de dupla hélice, formada por duas fitas antiparalelas que se enrolam em torno de um eixo, criando um sulco maior e um sulco menor ao longo da molécula⁷. Esses sulcos são sítios importantes de interação com proteínas, polipeptídeos e fármacos, influenciando a regulação da expressão gênica. Em pH fisiológico, o esqueleto açúcar-fosfato do DNA é negativamente carregado, o que favorece a associação com íons positivos, como Mg^{2+} , e com proteínas. A conformação mais comum do DNA na natureza é a forma B (DNA-B), embora variações estruturais possam ocorrer em função da sequência de bases e das condições do meio, como a concentração salina e os íons associados.

O RNA também pode formar estrutura secundária, o que acontece quando a própria cadeia se dobra sobre si mesma. Nessas dobras, algumas

partes conseguem se parear por meio de ligações de hidrogênio entre bases complementares. Em outros trechos, esse pareamento não acontece (muitas vezes por causa de bases nitrogenadas modificadas) e o RNA segue como fita simples. Esse tipo de organização é bem comum e típico do RNA transportador (tRNA). O RNA ribossômico (rRNA) funciona de forma parecida: mesmo sendo uma única fita, ele se dobra e forma regiões de fita dupla intercaladas com regiões de fita simples, tudo como resultado desse dobramento interno.

Mas a estrutura do DNA e do RNA não para por aí, também temos uma organização a nível terciário. Para entender isso, dá para usar uma analogia simples: imagine a cadeia polinucleotídica como o fio de um telefone antigo, em forma de espiral. Se as duas pontas deste fio começarem a ser torcidas ao mesmo tempo, a espiral vai se enrolar ainda mais, ficando mais compacta. Esse tipo de organização mais compacta é o que chamamos de estrutura terciária.

E para além de uma estrutura, uma função, o RNA quebra todas as barreiras e expectativas tradicionais da biologia molecular. O RNA é um dançarino: muda de forma, se adapta e assume funções diferentes conforme o contexto⁸. Muitas vezes, a forma como pensamos a estrutura do RNA é emprestada, de maneira errônea, da nossa visão sobre o DNA e proteínas. As proteínas costumam ter estruturas mais rígidas, bem definidas, e cada uma geralmente está ligada a uma função específica. Com o RNA, a lógica é outra.

O RNA é flexível, dinâmico e multifuncional. Tratar suas estruturas como algo fixo, do mesmo jeito que fazemos com proteínas, pode ser enganoso. Ele não é apenas um esqueleto esperando para ser resolvido em três dimensões, mas uma molécula viva em constante mudança, cuja importância biológica vem justamente da sua capacidade de se adaptar ao ambiente celular.

A biologia molecular precisa ajustar a sua forma de pensar para refletir essa realidade. A função do RNA não nasce de formas rígidas, mas de estruturas flexíveis, moldadas pela evolução para responder a diferentes necessidades. O RNA não é só um coadjuvante do dogma central, ele é o protagonista. Para entender de verdade o papel do RNA na complexidade da vida, é preciso abandonar comparações forçadas com proteínas e com o DNA e abraçar sua fluidez, reconhecendo que é essa capacidade de adaptação que dá ao RNA seu poder extraordinário.

5. Bases nitrogenadas diferentes

Outro equívoco comum é resumir a diferença entre DNA e RNA dizendo apenas que o RNA tem uracila no lugar da timina. Isso até é verdade, mas a história é bem mais complexa do que isso. Para começar, os nucleotídeos se ligam entre si por meio da ligação fosfodiéster, que acontece quando a hidroxila na posição 5' de um nucleotídeo se liga ao grupo fosfato na posição 3' do próximo. Essa ligação forma a “espinha” da molécula, deixando as bases nitrogenadas livres para interagir com outras bases.

Essas interações seguem regras até que bem definidas: a adenina de uma cadeia se liga à timina (ou à uracila, no caso do RNA) da outra por meio de duas ligações de hidrogênio, enquanto a citosina se liga à guanina por três ligações de hidrogênio. São justamente esses pares de bases tradicionais (Watson-Crick) que carregam e “escrevem” a informação genética.

Há um tipo de emparelhamento de bases de RNA que não segue as regras estritas de Watson-Crick, ocorrendo principalmente na terceira posição do códon no RNA mensageiro (mRNA) e a primeira posição do anticódon no RNA transportador (tRNA). Essa flexibilidade permite que um único tRNA reconheça múltiplos códons, reduzindo o número de tRNAs necessários e tornando a tradução mais eficiente, com pares comuns como Guanina-Uracila (G-U), Inosina-Uracila (I-U), Inosina-Adenina (I-A) e Inosina-Citosina (I-C). Esse pareamento menos rigoroso (conhecido como *wobble*) confere complexidade adicional à estrutura e função do RNA.

As bases também explicam outra diferença estrutural importante entre DNA e RNA. Entre as pirimidinas, a citosina aparece nos dois, mas a uracila é exclusiva do RNA, enquanto o DNA usa timina no seu lugar. Em casos raros, no entanto, a timina pode aparecer em alguns tipos de RNA. Além das cinco bases “clássicas”, existem ainda bases modificadas, como a 5-metilcitosina. Essas modificações são especialmente comuns no RNA transportador (tRNA) e ajudam a ajustar sua estrutura e função, mostrando que, mesmo no nível das bases, o RNA é muito mais versátil e complexo do que parece.

6. Um armazena e o outro só copia?

Em todas as células que conhecemos, a informação genética está armazenada permanentemente no DNA. Com os vírus, isso pode ser diferente. Os vírus não são seres vivos no sentido clássico, porque dependem sempre de uma célula hospedeira para sua reprodução. No entanto, os vírus também possuem material genético, armazenado na forma de ácidos nucleicos, necessários para sua reprodução na célula hospedeira. Curiosamente, a maioria dos vírus utiliza RNA para armazenar suas informações no genoma, esses vírus são chamados de vírus de RNA, e em muitos casos esse RNA é em dupla fita para conferir estabilidade pro RNA⁹. Doenças como gripe, sarampo, hepatite C, Ebola, raiva e poliomielite são causadas e transmitidas com RNA como material hereditário.

6. RNA como um biocatalisador

O RNA é capaz de catalisar reações químicas (sim! Não só as proteínas), uma descoberta feita no início da década de 1980 que representou uma mudança de paradigma na biologia celular^{10–13}. Até então, acreditava-se que apenas as enzimas poderiam desempenhar funções catalíticas. Os RNAs com atividade catalítica passaram a ser chamados de ribozimas, termo que resulta da junção de ácido ribonucleico e enzima. Desde então, diversas ribozimas foram identificadas, e sabemos que muitos processos celulares essenciais dependem delas para ocorrer. Um exemplo clássico é o ribossomo, um complexo formado por proteínas e RNA ribossômico (rRNA), no qual os rRNAs são os principais responsáveis pela atividade catalítica.

7. DNA lixo

Por muito tempo, grande parte do nosso DNA foi chamada de DNA lixo, como se fosse algo inútil acumulado ao longo da evolução. Mas essa ideia começou a ruir quando os cientistas perceberam algo curioso: uma minhoca e um ser humano têm, mais ou menos, o mesmo número de genes codificadores de proteínas, cerca de 20 mil. Se o número de genes fosse sinônimo de complexidade, o que exatamente nos tornaria mais complexos que uma

minhoca? A resposta não está apenas nos genes em si, mas em tudo o que existe entre eles.

Embora o número de genes seja parecido, a quantidade total de DNA é muito diferente. O genoma humano é cerca de 33 vezes maior que o de uma minhoca, e hoje sabemos que aproximadamente 98% do DNA humano não codifica proteínas. Ou seja, só cerca de 2% do nosso genoma guarda instruções diretas para fabricar proteínas. Isso levanta uma pergunta inevitável: por que a natureza manteria e copiaria, geração após geração, uma quantidade tão enorme de DNA aparentemente “inútil”, se isso dá tanto trabalho para a célula?

Quanto mais complexo o organismo, maior tende a ser a proporção de DNA não codificante em seu genoma, de leveduras simples até mamíferos. Grande parte desse DNA é, sim, transcrita, mas em RNAs que não viram proteínas, os chamados RNAs não codificantes (ncRNAs).

Esses ncRNAs formam um universo extremamente diverso. Alguns são curtíssimos, com apenas alguns nucleotídeos; outros têm milhares. Podem existir como fita simples, dupla ou em estruturas altamente complexas. Alguns ficam no núcleo, outros vão para o citoplasma ou até para organelas específicas. Exemplos clássicos são os rRNAs e tRNAs, essenciais para a síntese de proteínas. Há também os microRNAs, com cerca de 20 nucleotídeos, que têm um papel crucial no controle da regulação gênica.

Nos últimos anos, a pesquisa revelou ainda os ncRNAs longos (lncRNAs), uma classe enorme e ainda pouco compreendida. Embora a função da maioria deles continue sendo um mistério, já existem evidências de que alguns estão envolvidos em processos fundamentais, como o desenvolvimento embrionário, inativação do cromossomo X e o surgimento do câncer. Por isso, o antigo “DNA lixo” é na verdade a matéria escura do genoma: algo que não entendemos completamente, mas que claramente exerce uma influência profunda sobre como a vida funciona.

8. RNAs não codificantes

Os RNAs não codificantes (ncRNAs) são um ótimo exemplo de como o RNA vai muito além de servir apenas como intermediário entre DNA e proteína.

Esses RNAs não viram proteínas, mas regulam, organizam e controlam o funcionamento da célula de várias formas diferentes. Um dos mecanismos mais impressionantes envolvendo ncRNAs é o RNA de interferência (RNAi).

O RNAi funciona como um sistema de silenciamento gênico super eficiente. O coração desse processo é um complexo proteico chamado RISC (complexo de silenciamento induzido por RNA). Esse complexo se liga a uma das fitas de um RNA pequeno de fita dupla e usa essa fita como “guia” para sair procurando o mRNA correspondente dentro da célula, que ele seja complementar e se encaixe ao parear suas bases. Quando encontra o alvo, o RISC se encaixa no mRNA e começa a degradá-lo. Resultado: o mRNA é destruído e aquela proteína deixa de ser produzida. O mais incrível é que, depois disso, o complexo fica livre para repetir o processo com outras moléculas de mRNA. Ou seja, poucas moléculas de RNA de fita dupla conseguem eliminar muitas moléculas de mRNA, é um mecanismo altamente eficiente.

Justamente por isso, o RNAi chamou tanta atenção da ciência. Muitas doenças estão associadas à produção excessiva ou desregulada de determinadas proteínas, e o RNAi oferece uma forma de reduzir essa produção. Além disso, desde sua descoberta, o RNAi virou uma ferramenta poderosa para entender a função dos genes. Com o sequenciamento do genoma humano, descobrimos milhares de genes, mas saber o que eles fazem é outra história. Ao introduzir pequenos RNAs interferentes (siRNAs) que silenciam genes específicos, os cientistas conseguem observar o que acontece quando uma proteína “some” da célula, ajudando a desvendar a sua função.

Esse potencial todo abriu caminho não só para a pesquisa básica, mas também para aplicações médicas. Um exemplo real é o Spinraza®, um medicamento baseado em RNA aprovado para tratar um tipo raro de atrofia muscular espinhal.

No fim, o RNAi deixa claro que os RNAs não codificantes não são coadjuvantes silenciosos. Eles fazem parte de um sistema fino de controle, capaz de desligar genes, modular proteínas e até inspirar novas terapias. Mais uma prova de que, quando se trata de RNA, o poder está justamente em não virar proteína.

9. Mundo de RNA

Para entender como as células funcionam hoje, a gente precisa olhar para trás, para a história evolutiva da vida. Um dos maiores enigmas é justamente como surgiu a expressão da informação genética. Atualmente, esse processo é extremamente complexo: a informação sai do DNA, passa pelo RNA e vira proteína. Mas como toda essa engrenagem apareceu?

Uma das hipóteses mais aceitas é a teoria do mundo de RNA. Segundo essa teoria, antes das células modernas existirem, houve um período em que o RNA fazia tudo sozinho¹⁴. Ele armazenava a informação genética e catalisava reações químicas, funções que hoje são divididas entre DNA e proteínas. Só mais tarde, ao longo da evolução, o DNA assumiu o papel principal de armazenamento da informação, enquanto as proteínas se tornaram os grandes catalisadores e componentes estruturais da célula.

Essa transição nunca foi completa, o RNA não desapareceu, ele ficou. E ficou fazendo coisas fundamentais. Muitas das reações catalisadas por RNA nas células modernas podem ser vistas como verdadeiros “fósseis moleculares” desse mundo antigo, lembranças de uma época em que o RNA era o protagonista absoluto. Em outras palavras, houve um tempo em que o RNA desempenhava todas as funções: aquilo que hoje associamos ao DNA, às proteínas e tudo o que existe entre eles. Pensando assim, faz todo sentido que hoje encontremos RNAs com funções extremamente diversas, espalhados por toda a célula.

O DNA é a semente, uma forma estável de armazenamento, enquanto o RNA é a planta, que executa, regula e responde ao ambiente. E isso tem uma explicação química bem direta. O DNA dupla fita é muito estável, sendo perfeito para guardar e copiar informação genética, ele não tem o grupo hidroxila livre na posição 2', o que o torna resistente à hidrólise. Já o RNA, com esse grupo OH livre, é mais reativo e flexível, isso permite que ele se dobre em estruturas incrivelmente variadas e até catalíticas, como tRNAs, rRNAs e ribozimas. Enquanto isso, o DNA basicamente limita-se a enrolar-se em histonas e permanecer estável armazenando informação.

Essa visão também muda um pouco a forma como pensamos sobre os retrovírus de RNA e até sobre o próprio papel do RNA no dogma central. Afinal, se olharmos apenas para a lógica atual, parece estranho existir uma etapa intermediária tão complexa entre DNA e proteína. Se algo fosse realmente supérfluo, a evolução já teria eliminado. O fato de o RNA estar ali, acompanhado de tantas proteínas e mecanismos específicos, sugere que ele não é um “desvio”, mas um remanescente essencial de um sistema mais antigo.

Talvez por isso, conforme a gente se aprofunda em genética, o DNA em si vá ficando menos misterioso, enquanto o RNA e a regulação gênica se tornam cada vez mais intrigantes. O RNA deixa de ser apenas um intermediário e passa a aparecer como aquilo que ele talvez sempre tenha sido: uma molécula central para a inovação e a complexidade da vida.

10. Conclusão

No fim das contas, a ideia de que o DNA é o “chefe” e o RNA apenas o funcionário que trabalha em escala 6×1 não se sustenta. Se formos levar a analogia adiante, o DNA nem chega a ser o empresário: ele é mais o filho do dono, sentado na cadeira de CEO por nepotismo, posando para a foto e guardando informação, mas sem entender muito bem como a empresa realmente funciona. Quem toca o dia a dia, resolve os problemas, se adapta às mudanças e faz tudo acontecer é o RNA. A própria história evolutiva mostra isso: foi o RNA que veio primeiro, acumulando funções catalíticas, estruturais e regulatórias, e foi ele quem “colocou” o DNA nesse cargo mais estável e conservador. Assim, se muita gente ainda pensa que o RNA está a serviço do DNA, o que vimos aqui aponta para o contrário: o DNA é, em grande parte, uma ferramenta criada para proteger, organizar e regular a atuação do RNA, o verdadeiro motor dinâmico da biologia.

11. Referências

1. Rudolph, F. B. The Biochemistry and Physiology of Nucleotides. The Journal of Nutrition 124, 124S-127S (1994).

2. Saenger, W. Structure and Function of Nucleosides and Nucleotides. *Angewandte Chemie International Edition in English* 12, 591–601 (1973).
3. Carver, J. D. & Allan Walker, W. The role of nucleotides in human nutrition. *The Journal of Nutritional Biochemistry* 6, 58–72 (1995).
4. Bagatell, F. K., Wright, E. M. & Sable, H. Z. Biosynthesis of Ribose and Deoxyribose in *Escherichia coli*. *Journal of Biological Chemistry* 234, 1369–1374 (1959).
5. Follmann, H. Deoxyribonucleotide synthesis and the emergence of DNA in molecular evolution. *Naturwissenschaften* 69, 75–81 (1982).
6. Emilsson, G. M., Nakamura, S., Roth, A. & Breaker, R. R. Ribozyme speed limits. *RNA* 9, 907–918 (2003).
7. Molecular Structure of Nucleic Acids: A Structure for Deoxyribose Nucleic Acid | *Nature*. <https://www.nature.com/articles/171737a0>.
8. Major, F. RNA is a dancer: beyond the one-structure one-function paradigm. *Biochem (Lond)* 47, 13–17 (2025).
9. Levy, J. A. *The Retroviridae*. (Springer Science & Business Media, 2013).
10. Cech, T. R., Zaug, A. J. & Grabowski, P. J. In vitro splicing of the ribosomal RNA precursor of *Tetrahymena*: involvement of a guanosine nucleotide in the excision of the intervening sequence. *Cell* 27, 487–496 (1981).
11. Guerrier-Takada, C. & Altman, S. Catalytic activity of an RNA molecule prepared by transcription in vitro. *Science* 223, 285–286 (1984).
12. Kruger, K. et al. Self-splicing RNA: autoexcision and autocyclization of the ribosomal RNA intervening sequence of *Tetrahymena*. *Cell* 31, 147–157 (1982).
13. Altman, S., Baer, M., Guerrier-Takada, C. & Vioque, A. Enzymatic cleavage of RNA by RNA. *Trends in Biochemical Sciences* 11, 515–518 (1986).
14. Alberts, B. et al. *The RNA World and the Origins of Life*. in *Molecular Biology of the Cell*. 4th edition (Garland Science, 2002).

Autores

Rafaela Marcondes Hasse

Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Maringá.