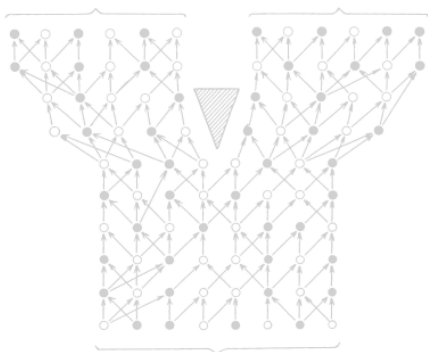


OS CONCEITOS DE ESPÉCIE: UMA ABORDAGEM PRÁTICA



Edio-Ernst Kischlat

Instituto de Geociências

Universidade Federal do Rio Grande do Sul

kischlat@hotmail.com

RESUMO

O entendimento da Biodiversidade possibilita a avaliação da riqueza genética de determinada área e serve de base para propostas conservacionistas. Esta Biodiversidade é consequência direta da aplicação de um conceito de espécie. Pode-se enumerar seis diferentes tipos básicos de conceito existentes na literatura: (1) o Conceito Tipológico, (2) o Conceito Biológico, (3) o Conceito Isolacionista, (4) o Conceito Evolutivo, (5) o Conceito Autapomórfico e (6) o Conceito Filogenético. Cada um deles é reflexo de um determinado momento histórico-filosófico, e todos possuem limitações quanto a sua abrangência e aplicação. Alguns são eminentemente ontológicos, outros, bastante epistemológicos. A aplicação destes conceitos resulta em diferentes avaliações da biodiversidade, tanto presente quanto pretérita. Assim, procurou-se diferenciar cada conceito, mostrando seu universo de aplicação e discutindo suas limitações quanto a cada universo.

PALAVRAS-CHAVE: Biodiversidade, Conceito de espécie, Conceito Tipológico, Conceito Biológico, Conceito Isolacionista, Conceito Evolutivo, Conceito Autapomórfico, Conceito Filogenético.

INTRODUÇÃO

A experiência adquirida em atividades docentes junto ao curso de graduação em Ciências Biológicas mostra o interesse dos alunos em saber quantas espécies existem em

determinado universo, tratando “espécies” como algo concreto e natural, onde o pesquisador apenas teria o trabalho de enumerar diversos nomes em uma listagem, representativa da biodiversidade no espaço geográfico e/ou na coluna geológica. O reconhecimento de que espécies fazem parte da natureza é muito antigo, possuindo raízes bíblicas (*vide* Gênese, 1:11-27; 7:2-3,8-9,14-16; 8:1,17,19). Pode-se mesmo admitir uma grande contribuição destas passagens bíblicas na construção do Conceito Biológico de espécie, extensivamente ministrado no Ensino Médio.

Com a inserção da “Sistemática Filogenética” (Cladismo) no currículo de graduação, onde um novo raciocínio é proposto, a escola evolutiva gradista clássica (a denominada “Teoria Sintética”) é contrariada, e novos conceitos apenas adicionam mais problemas no entendimento da biodiversidade espaço-temporal.

A Biodiversidade é muito discutida nos dias de hoje. É o seu entendimento que possibilita a avaliação da riqueza genética de determinada área, servindo de base, principalmente, para propostas conservacionistas, representadas por uma legislação pertinente. Basicamente, o estudo da biodiversidade inclui os seguintes objetivos (Wiley e Mayden, 2000c): (1) inventário; (2) conservação e gerenciamento; e (3) educação do público quanto a sua importância, assim como a importância da Sistemática e Taxonomia, que são áreas da Biologia que se detêm no estudo da espécie. Assim, a espécie é a unidade atômica da biodiversidade e seu conceito é crucial (Wiley e Maiden, 2000c). Entretanto, as diferenças de abordagem, objetivando a conceituação da espécie e

a aplicação destes conceitos, interferem na avaliação da biodiversidade.

O presente artigo é, em grande parte, um resumo simplificado do livro de Wheeler e Meier (2000) *Species concepts and phylogenetic theory - a debate* e tem como objetivo a divulgação, em português, das idéias ali contidas visando o público universitário discente. Cerca de cinco conceitos (Biológico, Isolacionista, Evolutivo, Autapomórfico e Filogenético) são extensivamente defendidos por autores que, na maioria, são os próprios proponentes. Análises e críticas são feitas pelos demais, formando um debate rico em argumentos e discussões. Em cada conceito, as principais críticas são enumeradas e, na presença de falseamento, são contra-argumentadas. É claro que o citado livro é bem mais amplo em discussões. Alguns conceitos alternativos de espécie já propostos (*e.g.*, Conceitos Reconitivo, Ecológico, Coesivo, Nominalista) são descartados ou sinonimizados. Caso o leitor queira se aprofundar no assunto, sua leitura é fundamental. Por outro lado, vários termos cladísticos básicos são utilizados no decorrer do texto, muitos deles discutidos e definidos por Amorim (1997), que, por sua vez, deve ser consultado *ad nauseum* pelo público que se inicia na Sistemática Filogenética.

CONCEITO, CATEGORIA E NOMENCLATURA

A grande maioria dos biólogos não se detém em questões sistemáticas. Seus problemas se direcionam aos demais campos da Biologia onde determinada espécie está incluída apenas como instrumento de estudo. Suas necessidades então restringem-se a uma denominação formal em que um ou mais indivíduos (=espécimens) utilizados são reconhecidos como formando uma unidade "natural" através de um argumento fenético ou molecular. Estudos etológicos e sinecológicos, por exemplo,

não se detém em conceitos de espécies. É necessário apenas conhecer a denominação formal utilizada para determinados táxons (tanto zoológicos quanto botânicos), geralmente seguindo a opinião de outros autores.

Isto seria uma tarefa simples se, ao se avaliar a biodiversidade de determinado local, não se encontrasse grupos de espécimens que se desviam do registrado na literatura, ou mesmo, diferentes grupos de espécimens denominados sob um mesmo nome. No primeiro caso, existe um novo fenômeno (*e.g.*, morfologia) não descrito, em que não existe um nome proposto para denominá-lo. Tem-se assim uma espécie nova. No segundo caso, um dos fenômenos foi subavaliado e incluído em outro, sendo potencialmente também uma espécie nova.

Quando o problema passa a ser o questionamento de ser ou não uma espécie nova, o trabalho torna-se sistemático. Até onde um fenômeno aparentemente distinto mereceria o reconhecimento de ser uma espécie independente das demais e qual a melhor forma de se denominá-la?

Conceito de Espécie

O uso do termo "espécie" para objetos inanimados (*e.g.*, espécies minerais¹) e animados foi de uso corrente até o século XIX. Naturalistas se ocupavam fazendo um inventário das espécies na natureza, e o método utilizado para a sua discriminação era o reconhecimento das diferenças, baseando-se em características organolépticas. No que se refere às espécies animadas, a morfologia tinha importância fundamental, e classes de organismos poderiam ser descritas e delimitadas em relação às demais.

Um conceito de espécie representa a forma de descrição e delimitação destas classes de organismos segundo um critério definido. A aplicação de tal conceito resulta no reconhecimento de uma entidade concreta identificável, consistindo de um conjunto de organismos (zoológicos ou botânicos) que seguem um

¹ A duodécima edição do *Systema naturæ* de Caroli a Linné é composta de três tomos: o primeiro, em dois volumes, é composto pelo *Regnum animale* (1766); o segundo é composto pelo *Regnum vegetabile* (1767); e no terceiro tomo - *Regnum lapideum* (1768) - são descritas as "espécies minerais". Estas obras podem ser encontradas na página da Gallica (<http://gallica.bnf.fr/>)

padrão qualquer. Estas entidades identificáveis recebem o nome de “espécie” e comportam um táxon (táxon-espécie) que pode receber um nome para a sua representação. O pardal e a batata são táxons-espécie, assim denominados segundo critérios morfológicos, refletidos e estabelecidos há muito tempo no senso comum humano, pois são reconhecidos universalmente como tais, independentemente do idioma e do momento histórico de cada nação ocidental.

Um conceito de espécie deve contemplar os seguintes objetivos (Wheeler e Platnick, 2000b): (1) reconhecer os tipos de organismos que se auto-perpetuam no planeta, assim como a quantidade destes tipos, tanto no passado como no presente; (2) identificar o resultado dos diversos processos evolutivos; (3) descobrir os agrupamentos mínimos de organismos (espécies), assim como sua história comum que possa ser resgatada; (4) determinar estas unidades mínimas (espécies), em concordância com um sistema de classificação que proporcione previsão na distribuição dos atributos destas espécies e comunicação entre as pessoas.

Categoria

Em seu *Systema naturæ*, Linnæus (1758) utilizou o nome “espécie” para a categoria de mais baixa ordem (categoria-espécie) em seu sistema de classificação. Posteriormente, a categoria-subespécie foi inserida neste sistema de classificação. Comumente, seu uso refere-se ao reconhecimento nomenclatural de populações geograficamente disjuntas (alopatria), que mostram determinada variação na comparação com a população “principal”, sendo esta variação insuficiente para o reconhecimento de uma espécie plena. Este procedimento traz embutido a idéia de pouca importância da subespécie geográfica quando comparada com a subespécie “principal” (a que possui o nome “subespecífico” igual ao da espécie). Deve-se entender que esta população “principal” não representa, necessariamente, a população maior ou de distribuição mais ampla, mas simplesmente a população que foi descrita primeiro, em termos históricos formais (que pode ser, eventualmente, a de distribuição mais limitada). Se determinada “subespécie” mereceria ou não ser reconheci-

da como uma espécie plena, é uma discussão baseada na opinião pessoal de cada autor, e a literatura está cheia de casos de contenda.

O uso da categoria-subespécie implica no reconhecimento de trinômios formais latinos e representaria uma subunidade da espécie. Se a subespécie é reconhecida como tal, é porque ela possui características diagnósticas, pois a ausência destas negaria sua existência. Mas é fato que, dentro da literatura taxonômica, coexistem binômios formais (aqueles representativos somente de espécies, sem o reconhecimento de subespécies) e trinômios formais (aqueles de uma espécie com, no mínimo, duas subespécies). A contagem da biodiversidade, então, deveria ser feita pela soma da quantidade de trinômios com a de binômios (excetuando-se os binômios embutidos nos trinômios). Isto implica na utilização de duas unidades de contagem, o que é ilógico. Se a espécie é a unidade da biodiversidade, ela não pode ser subdividida, a não ser que seja reconhecida como comportando mais de uma espécie (*cf.* Wiley e Maiden, 2000c). Visando um nivelamento de categoria, ou se tratam todos os táxons-espécie sob a forma de trinômios, o que seria uma solução redundante para os binômios, ou se eleva cada subespécie para a categoria de espécie, com o uso da categoria-superespécie para a reunião destas espécies. Embora seja um artifício utilizado para nivelar os táxons, isso acaba também sendo redundante no reconhecimento de superespécies monotípicas. Mesmo assim, o reconhecimento de uma superespécie com várias espécies, ou de uma espécie com várias subespécies, representa apenas visões distintas de um mesmo problema: populações alopátricas com variação morfológica.

Por outro lado, o uso das categorias de ordem mais alta (gênero, família, ordem, classe) tem sido questionado quanto a sua utilidade (*vide* Queiroz e Gauthier, 1992; Kischlat e Schultz, 2002). O problema não está em se reconhecer táxons de ordem mais alta que a espécie (*i.e.*, táxons mais inclusivos), mas, sim, em se relacionar categorias hierárquicas a estes táxons. Categorias hierárquicas trazem valores relativos embutidos que permitiriam, ao leitor desavisado, assumir certa importância, valorizar morfologias e fazer comparações de todos os tipos (*e.g.*, a “família” X-idæ de coleópteros

com a “família” Y-idæ de aves). Comparações, em termos de quantidade de “famílias”, já foram muito utilizadas tanto para a comparação da biodiversidade entre distintas regiões quanto para avaliação de extinções periódicas no registro fóssilífero (*vide* Gaston, 1991; Benton, 1989, 1995). Estudos desta natureza apresentam problemas na quantificação dos dados e suas conclusões estão sujeitas a reavaliações (*vide* Lane e Benton, 2003).

Outro problema no uso de categorias reside no fato de que grupos reconhecidos como de ordem mais alta (*e.g.*, a “classe” Aves), conforme sejam avaliados filogeneticamente, mostram que estão incluídos dentro de outros de igual hierarquia (*e.g.*, a “classe” Aves está aninhada na “classe” Reptilia) ou mesmo de hierarquia inferior (a “classe” Aves está aninhada na “ordem” Dinosauria) (*cf.* Romer, 1956). Discussões sobre as contrariedades do uso de categorias Linneanas podem ser encontradas desde a década de 70 (*vide* Griffiths, 1976; Queiroz e Gauthier, 1994).

Nomenclatura

É o método de denominação dos táxons reconhecidos segundo um conceito. Linnæus (1758) utilizou a nomenclatura binomial latina, composta do nome da categoria-gênero e do nome da categoria-espécie para a denominação de táxons-espécie². O pardal³ recebeu o nome “*Passer domesticus*” e a batata “*Solanum tuberosum*”. Estes nomes representam, formalmente, em latim, os nomes “pardal” e “batata”, que, por sua vez, são nomes informais em português vernacular. “Pardal” e “*Passer domesticus*”, assim como “batata” e “*Solanum tuberosum*”, são nomes representativos de táxons-espécie, definidos sob critérios morfológicos. A formação de binômios formais segue regras claras encontradas nos diversos códigos de nomenclatura⁴ e dá-se o nome “espécie-nominativa” ao binômio formalmente proposto sob estas regras, seja representativo de um táxon-espécie, seja subordinado (=si-

nonimizado) a um outro binômio formal, representativo do mesmo táxon-espécie mas com precedência histórica. Por sua vez, a formação de nomes informais não possui regras e varia no tempo e espaço geográfico segundo as culturas locais. Cantino *et al.* (1999) fazem uma revisão das propostas nomenclaturais para táxons-espécie, muitas delas partindo do modelo Linneano.

O táxon-espécie é assumido como o agrupamento de organismos de mais baixa ordem, potencialmente merecedor de um binômio formal latino, representando a unidade na contagem da biodiversidade. O problema, então, passa a ser o reconhecimento de agrupamentos de organismos que mereceriam este *status* nomenclatural.

Em relação a táxons mais inclusivos (*i.e.*, de mais alta ordem), existem propostas nomenclaturais que seguem, basicamente, dois tipos de definição: (1) definição por base-nodal, e (2) definição por base-estemática. A discussão sobre métodos nomenclaturais de definição de táxons mais inclusivos foge do presente objetivo, mas pode ser encontrada em Kischlat e Schultz (2002) e nas referências ali citadas.

OS CONCEITOS DE ESPÉCIE PROPOSTOS

O Conceito Tipológico Linneano

Mayr (2000a) observa que desde a Antiguidade, de Platão e Aristóteles até Linnæus (1758) e autores do início do século XIX, a palavra “espécie” exprimia a idéia de classes de objetos, cujos membros compartilhavam certas propriedades em comum, que as diferenciavam de outras classes. Estas classes eram constantes, não mudavam com o tempo, e qualquer desvio na definição original representava apenas acidentes que eram manifestações imperfeitas de sua essência.

2 A categoria-espécie e a categoria-gênero são uninomiais, já o táxon-espécie é binomial.

3 Seguiu-se os exemplos fornecidos por Mayr (2000a).

4 *International Code of Nomenclature of Bacteria* (Sneath, 1992), *International Code of Botanical Nomenclature* (Greuter, *et al.*, 2000), e *International Code of Zoological Nomenclature* (ICZN, 1999).

O Conceito Tipológico aborda a espécie como **uma entidade que se diferencia de outras espécies por características diagnósticas constantes**. Assim, a espécie representava uma entidade natural, imutável morfológicamente, de origem Divinamente criada. Utilizar uma amostra de determinada espécie, através de um ou mais exemplares, seria suficiente para a sua representação. Esta representação amostral continua nos dias de hoje, prevista pelos códigos de nomenclatura (séries-tipo).

Entretanto, a mutabilidade morfológica foi colocada em questão. Darwin (1859) introduziu o conceito de evolução e a espécie passou a ser mutável no tempo. Por outro lado, pode-se encontrar distintos fenótipos na natureza, causados tanto pelo dimorfismo sexual como também pela ontogenia, sazonalidade ou mesmo variação genética geral (Mayr, 2000a). O resultado é que membros de uma mesma população podem ser mais diferentes entre si do que com membros de outra população reconhecidamente comportando uma outra espécie. Mayr (2000a) ainda enfatiza a existência de espécies crípticas (*sibling species*), extremamente semelhantes e virtualmente indistinguíveis, cujos indivíduos, quando coexistindo, não inter cruzam, mantendo seu genoma.

Assim pode-se caracterizar o Conceito Tipológico como: (1) baseado em atributos morfológicos, logo, espécies crípticas são passíveis de serem ignoradas; (2) independente do critério reprodutivo (assexual ou sexual); (3) desconhecedor do processo evolutivo, assim como do processo de formação de espécies; e (4) desconhecedor da variabilidade morfológica, tanto geográfica quanto temporal, induzindo a se considerar múltiplos táxons-espécie, onde, potencialmente, existe apenas um.

O Conceito Biológico Mayriano

Mayr (2000a) define espécie biológica como⁵ **“grupos de populações naturais inter cruzantes que são reprodutivamente isoladas de outros grupos”**. O autor enfatiza que não interessa o grau de diferenciação mor-

fológica, mas sim as relações genéticas. Espécies não podem ser definidas como classes naturais, mas representam entidades concretas de indivíduos que podem ser descritas e delimitadas. Cada espécie biológica é um agrupamento de genótipos em harmonia e qualquer inter cruzamento levaria ao desequilíbrio. O *status* de espécie é uma propriedade de populações, não de indivíduos; e uma população não perde seu *status* de espécie só porque um indivíduo a qual pertence comete um “erro” e hibridiza. Uma população isolada geograficamente não inter cruza com outra população, mas poderia ter a tendência de inter cruzar, se o isolamento externo terminar. Este conceito enfatiza a proteção de um *pool* gênico harmonioso, sendo estritamente biológico e possuindo significado apenas onde o *pool* gênico de uma espécie entra em contato com o *pool* gênico de outra, numa certa localidade e em um determinado tempo (representando uma **situação não-dimensional**). Devido ao fato de que táxons-espécie possuem uma extensão no tempo e no espaço, o *status* de populações não-contíguas deve ser determinado por inferência. O Conceito Biológico **não é aplicável a organismos assexuados** (agamotáxons), pois eles formam clones e não populações. Estes organismos mantêm seu genótipo de geração a geração sem inter cruzamento, e não precisam de mecanismos de proteção da integridade e harmonia do genótipo. **O autor enfatiza que seu conceito é não-dimensional**, e aceita certa arbitrariedade no reconhecimento de populações alopátricas, defendendo o uso da categoria-subespécie. Quanto a aplicação em fósseis, a separação entre espécies também seria arbitrária em linhagens fósseis com morfologia contínua. Por outro lado, a incompletude do registro fóssil proporcionaria sua delimitação prática, embora, de certa forma, igualmente arbitrária.

Pode-se concluir que o Conceito Biológico é iminentemente ontológico. O reconhecimento de táxons-espécie é subjetivo e o uso da categoria-subespécie indicaria níveis de es-

⁵ “I define biological species as groups of interbreeding natural populations that are reproductively isolated from other such groups” (Mayr, 2000a:17).

peciação incompleta ao lidar-se com variação morfológica em populações alopátricas ou alocrônicas. As críticas feitas a este conceito compreendem (Willmann e Meier, 2000; Mishler e Theriot, 2000b; Wheeler e Platnick, 2000b; Wiley e Mayden, 2000b):

(1) O conceito é incompatível com espécies de reprodução assexuada, pois qualquer indivíduo seria uma espécie em separado, já que são reprodutivamente isolados de outros indivíduos. Mayr (2000c) reconhece que o conceito não foi proposto com vista à aplicação em agamospécies (*i.e.*, espécies com reprodução assexuada).

(2) Qualquer conceito deve ser compatível com a evolução e deve incluir critérios para delimitação da espécie multi-dimensionalmente (alopatria e alocronia). A observação da presença ou ausência de intercruzamento entre indivíduos de populações distintas (próximas ou longínquas) é um argumento pouco prático ou mesmo impossível. Da mesma forma, é impossível sua aplicação no reconhecimento de formas extintas (fósseis ou não). Mayr (2000c) reconhece que o *status* de populações alopátricas e alocrônicas pode ser determinado apenas por inferência indireta ou por critérios subjetivos (*e.g.*, categoria-subespécie). A espécie, realmente, é multidimensional, mas a situação não-dimensional é necessária para se determinar as suas reais propriedades biológicas.

(3) Sendo a delimitação da espécie reflexo de uma situação não-dimensional (simpatria e sincronicidade), esta delimitação estaria diretamente relacionada a um instante temporal inicial.

(4) O intercruzamento e a coesão (fluxo gênico) de uma população representariam uma característica herdada (plesiomorfia). Assim, não representam critérios de distinção de espécies ou populações. Somente o isolamento reprodutivo representaria argumento válido para o reconhecimento, como espécie, de um conjunto de populações.

(5) O reconhecimento da espécie como um mecanismo de proteção do equilíbrio e

harmonia do genótipo é por demais determinístico e implica em assumir a espécie como um estágio final de preservação destes genótipos quanto a misturas posteriores. Em realidade, o processo de especiação, na grande maioria dos casos, é uma consequência incidental do tempo de separação de duas populações que acabam por adquirir características distintas e incompatíveis reprodutivamente, características estas resultantes de diferentes forças seletivas. Mayr (2000c) responde que a seleção natural age, sim, sobre o fenótipo, e aqueles que se desviam muito do ideal tornam-se vulneráveis ou são eliminados. Contudo, não se entende porque algumas populações parecem possuir morfologia uniforme, enquanto outras são bastante variáveis. Mas como a diferença morfológica não é o critério utilizado na distinção da espécie, tais diferenças na variabilidade são irrelevantes na aplicação do conceito, embora sejam a causa de dificuldades consideráveis na discriminação de táxons-espécie.

(6) O conceito de espécie deve permitir a avaliação da biodiversidade, permitindo mesmo a comparação de agrupamentos distantemente relacionados. A utilização da categoria-subespécie implica em reconhecer uma natureza politípica para a espécie em questão, reduzindo, arbitrariamente, o número de unidades da biodiversidade.

O Conceito Isolacionista Hennigiano

Hennig (1950) preocupou-se em delimitar a espécie no tempo. Meier e Willmann (2000a) definem⁶ espécie como **“populações naturais, ou grupos de populações naturais, reprodutivamente isoladas; as espécies se originam pela dissolução de uma espécie estemática⁷ em um evento de especiação, e deixam de existir, tanto por extinção quanto por uma nova especiação”**. É a existência de uma descontinuidade reprodutiva específica que define a identidade da espécie e previne a troca de informação genética entre as espécies-irmãs. Um evento especiativo é definido pela formação desta descontinuidade. Assim,

⁶ “Species are reproductively isolated natural populations or group of natural populations. They originate via the dissolution of the stem species in a speciation event and cease to exist either through extinction or speciation” (Meier e Willmann, 2000a:30).

⁷ Espécie-ancestral.

“espécie” e “espeiação” são conceitos relacionais. Uma espécie só existe na correlação com sua espécie-irmã, e na formação de uma descontinuidade reprodutiva específica entre elas. Se a espécie é definida com relação a uma descontinuidade reprodutiva específica, ela deixa de existir durante um novo evento especiativo, quando uma nova descontinuidade é formada. O isolamento reprodutivo representa o “ponto de não retorno” no processo evolutivo, separando grupos naturais de populações. Estas unidades reprodutivamente isoladas são táxons apropriados a uma análise filogenética, pois possuem uma relação hierárquica.

O Conceito Isolacionista não é aplicável a agamotáxons já que cada organismo é, em si, isolado reprodutivamente. Por outro lado, ele expande o conceito biológico, especificando os limites da espécie no tempo. É um conceito que não se limita a argumentos fenéticos (*e.g.*, morfologia) mas enfatiza o isolamento reprodutivo entre duas espécies-irmãs. Este isolamento reprodutivo pode ser de natureza biológica ou geográfica. Caracteres fenéticos apenas evidenciam os limites da espécie, mas não a sua existência. Em outras palavras, **se idênticos indivíduos são retirados de duas populações distintas (*i.e.*, as duas populações são indistintas feneticamente), a conclusão de que as duas populações representam uma mesma espécie é apenas uma hipótese.**

Este processo pode ser melhor visualizado pelo modelo alopátrico de separação geográfica⁸ de uma população ancestral em, pelo menos, duas subpopulações através da formação de uma barreira geográfica (*e.g.*, abertura de mares, levantamento de cadeia montanhosa, formação de um rio, etc.) que pode, eventualmente, ser datada. As relações tocogenéticas⁹ (Figura 1) entre os indivíduos destas duas subpopulações cessam, e cada subpopulação segue o seu caminho, diferenciando-se (Figura 2). Qualquer simpatria entre espécies-irmãs representa

um evento posterior, consequência da retirada da barreira geográfica e dispersão. Hoje em dia, existem populações-irmãs em diversos estágios de isolamento reprodutivo, algumas completamente, outras apenas com isolamento incipiente, e outras ainda com isolamento inexistente. Estes estágios podem estar acompanhados de diferenciações fenéticas (*e.g.*, morfológicas, etológicas, etc.) ou não, independentemente de seu tempo de isolamento. Assim pode-se assumir dois casos extremos: (1) populações feneticamente distintas e com isolamento reprodutivo incipiente ou inexistente; e (2) populações totalmente isoladas reprodutivamente mas feneticamente indistinguíveis. Na retirada da barreira geográfica e simpatria secundária, o caso (1) resultaria em hibridização cada vez maior, com apenas uma espécie comportando polimorfismo fenético; no caso (2) tem-se a coexistência de espécies crípticas (*sibling species*).

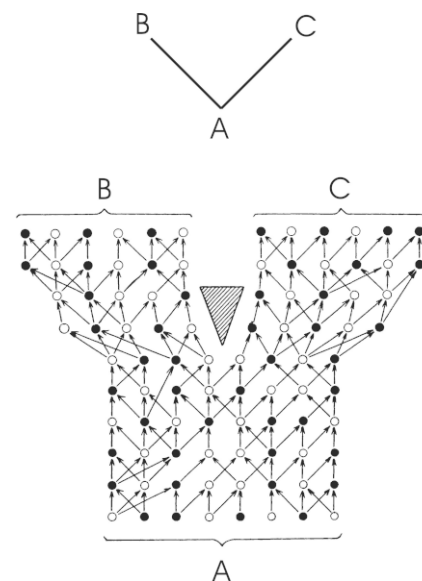


Figura 1. Processo de clivagem de uma espécie mostrando as relações tocogenéticas entre os indivíduos. Sexos distintos estão representados por círculos cheios ou não. Modificado de Hennig (1966).

⁸ Hennig (1966:51) observa que separação espacial (*spatial separation*) seria um termo mais acurado, podendo ser aplicado também a parasitas que se tornam isolados ao colonizar um novo hospedeiro.

⁹ Relações tocogenéticas (*tokogenetic relationships*) são as relações genéticas entre indivíduos, como numa árvore genealógica, em que estes são descendência de dois outros de sexos opostos (Hennig, 1966:29-30). Este fenômeno também é denominado reticulação (*reticulation*). Por outro lado, relações filogenéticas são as relações entre duas linhagens independentes de organismos (Mishler e Theriot, 2000a).

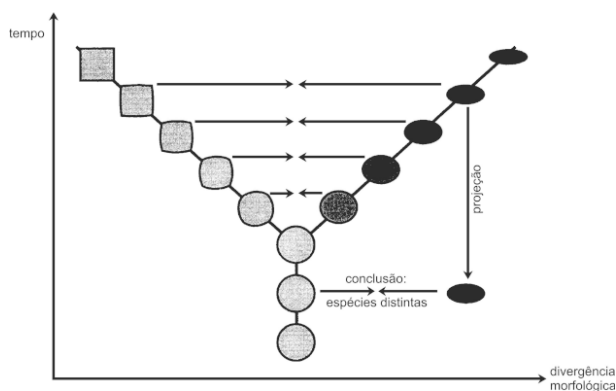


Figura 2. Divergência morfológica entre duas espécies-filhas em relação ao tempo, comparando-se com a espécie-estemática. Modificado de Meier e Willmann (2000a).

Concluindo, em relação ao Conceito Biológico, o Conceito Isolacionista é igualmente ontológico, mas incorpora os seguintes fatos: (1) assume o processo evolutivo, explicando o porquê e o modo de formação de espécies multidimensionalmente (*i.e.*, alopatria e alo-cronia); (2) reconhece o monofiletismo¹⁰ de linhagens, inclusive de táxons supraespecíficos (*i.e.*, mais inclusivos). As críticas feitas a este conceito compreendem (Mayr, 2000b; Mishler e Theriot, 2000b; Wheeler e Platnick, 2000b; Wiley e Mayden, 2000b):

(1) O conceito Isolacionista é, essencialmente, uma versão do Conceito Biológico modificado para acomodar uma perspectiva paleontológica, permanecendo subjetiva a avaliação de populações parcialmente isoladas quanto ao seu *status* de espécie. Assim como o Conceito Biológico, inclui o potencial reprodutivo como critério principal, embora enfatize seu isolamento. Este argumento é de difícil aplicação, quer na natureza, devido a alopatria, quer em laboratório, pois a ausência ou pre-

sença de intercruzamento faz-se sob condições artificiais. Temporalmente o isolamento reprodutivo é impossível de ser testado. Meier e Willmann (2000b) observam que o isolamento reprodutivo não é aplicável na seqüência temporal de gerações, mas experimentos de laboratório, entre organismos de duas populações distintas, podem provar a incompatibilidade, o que seria uma boa evidência da existência de duas espécies, assim como qualquer parapatria ou simpatria.

(2) A simples separação geográfica entre organismos implica em considerá-los espécies distintas. Em termos práticos, utilizam-se, sim, os atributos (caracteres) das populações para o reconhecimento de espécies. Meier e Willmann (2000b) observam que se deve reconhecer a diferença entre isolamento reprodutivo e separação geográfica. Mecanismos de isolamento são intrínsecos aos organismos envolvidos, enquanto que obstáculos geofísicos não representam estes mecanismos: são apenas causadores de separação geográfica. Separação não necessariamente resulta em isolamento¹¹ e qualquer fluxo gênico entre duas populações indica uma co-especificidade.

(3) A incompatibilidade perante a reprodução assexuada, defendida no conceito, não seria real. A clonagem não é o único meio de reprodução de microorganismos. Existem processos tanto sexuais como assexuais que promovem a tocogenia, e a reprodução sexuada seria apenas um destes processos tocogenéticos. Mesmo assim, a reprodução sexuada troca apenas parte do genoma. Por outro lado, a seleção natural não trabalha apenas com a variabilidade oriunda da tocogenia, pois esta pode ser mantida sem recombinação gênica. Da mesma forma, semelhanças genéticas, morfológicas e/ou ecológicas também podem ser

¹⁰ O termo "holofiletismo" foi proposto em substituição ao termo "monofiletismo" (Ashlock, 1971; Dubois, 1986). O argumento utilizado é o de que grupos parafiléticos são também monofiléticos. Por outro lado, Mayr (2000b:96) critica W. Hennig em ter proposto um novo conceito para o termo "monofiletismo", proposto por Simpson (1945:17) sob bases gradistas, defendendo que o nome correto seria "holofiletismo". Em outra publicação (Kischlat e Schultz, 2002) realmente utilizei o termo "holofiletismo" mas, já que o presente artigo transcreve e traduz passagens de outros autores, o termo "monofiletismo" será aqui utilizado indiscriminadamente. Por sua vez, Amorim (1997:268) observa que o termo "monofilia" (assim como os demais relacionados) está semanticamente incorreto.

¹¹ Embora Willmann e Meier (2000:173) enfatizem esta diferença, um pouco antes, estes autores (Meier e Willmann, 2000a:39) afirmaram que a separação geográfica possui um significado comparável ao do isolamento reprodutivo ("*In particular, geographic separation then gains the same significance as reproductive isolation.*").

mantidas sem reticulação. Meier e Willmann (2000b) observam que não existiria qualquer conceito de espécie satisfatório para organismos que, primitivamente, não possuem meiose (agamotáxons primários), pois tal conceito esconderia as diferenças e criaria a ilusão de que existem unidades comparáveis entre assexuados (*e.g.*, bactérias) e sexuados (*e.g.*, insetos). Por outro lado, o conceito pode ser aplicável em agamotáxons secundários (*e.g.*, diatomáceas) com reprodução sexual ocasional.

(4) O processo de especiação peripátrica¹² representa o isolamento de uma pequena população periférica. A utilização do Conceito Isolacionista implica em reconhecer tanto a população periférica quanto a população principal como populações-irmãs, e mesmo tratá-las como novas espécies após a separação geográfica. Como qualquer novidade evolutiva levará menos tempo para se fixar na população periférica, a população principal continuaria a ser praticamente a mesma quando comparada à população ancestral, e seria um contra-senso chamá-la de população-irmã (ou mesmo denominá-la como uma espécie nova). Ela representaria, sim, uma população-materna. Na aplicação do conceito, não existiria uma delimitação clara do término da espécie-ancestral. Meier e Willmann (2000b) argumentam que o Conceito Isolacionista não é baseado em fenômenos; o uso destes serve apenas como reconhecimento e delimitação de espécies. Peripatria e dicopatria¹³ seriam casos extremos e a realidade encontra-se nos intermediários.

(5) Rejeição de qualquer reconhecimento de espécies baseado em anagênese (especiação filética), tanto viventes quanto fósseis. Meier e Willmann (2000b) reconhecem a anagênese como mudanças consideráveis que podem ocorrer dentro da espécie, e não como

argumento para o reconhecimento de distintas espécies em seqüência temporal (especiação filética).

(6) Impossibilidade de reconhecimento das espécies envolvidas no momento da separação geográfica, quando não existem mudanças aparentes na extinção da espécie-ancestral e na origem das espécies-filhas. Meier e Willmann (2000b) observam que, se a delimitação de espécies for baseada em similaridade genética, qual seria a quantidade necessária de mudança para se decidir se determinada linhagem constitui, ou não, a mesma espécie, antes e depois do evento especiativo? Duas populações ou duas gerações de uma mesma população nunca são geneticamente iguais e as frequências gênicas variam continuamente, sendo impossível designar limites não-arbitrários. Por outro lado, linhagens podem ser objetivamente delimitadas por eventos isolacionistas.

(7) A assunção de que a espécie-ancestral não sobrevive a eventos especiativos seria, em realidade, uma convenção metodológica, pois o reconhecimento da transição ancestral-descendente é problemático. Devido a esta convenção, ao se analisar um universo de espécies, estas devem ser tratadas apenas como termos¹⁴, independentemente do fato de representarem, ou não, espécies-ancestrais. O padrão filogenético resultante comporta o parentesco relativo entre os termos e qualquer idéia de real ancestralidade é especulativa, já que espera-se que o ancestral não exiba qualquer apomorfia não compartilhada pelos descendentes.

(8) O reconhecimento relacional da espécie é problemático. Dentro de um contexto paleontológico, com um grande número de espécies extintas e em grande parte desconhe-

12 Denominação de Mayr (2000b:94), correspondente ao isolamento periférico, e ao segundo modo de especiação alopátrica de Wiley (1981:48; “*periferal isolates*”). Compreende a divisão da população ancestral em duas populações-filhas com grande desproporção no número de indivíduos. Assim, existe uma população-filha com grande amplitude de distribuição geográfica e grande número de indivíduos, e outra, restrita geograficamente e com pequeno número de indivíduos.

13 Denominação de Mayr (2000b:94), correspondente a vicariância ou especiação geográfica, e ao primeiro modo de especiação alopátrica de Wiley (1981:43). Compreende a divisão da população ancestral em duas populações-filhas, subiguais na amplitude geográfica e no número de indivíduos.

14 A literatura anglófona utiliza “*terminal*” para os táxons terminais de um cladograma. Amorim (1997) utiliza a palavra “*termo*” em português.

cidas. O reconhecimento de espécies por comparação com suas espécies-irmãs seria ou inaplicável ou apenas aplicável ao expandir, e desfigurar, o conceito de espécie-irmã. Meier e Willmann (2000b) observam que, ao se utilizar grupos mais distantemente relacionados como "espécies-irmãs", o isolamento reprodutivo seria, até mesmo, mais suportado.

O Conceito Evolutivo Wileiano

Wiley e Mayden (2000a) reconhecem que espécies evolutivas são indivíduos lógicos, com origens, existência e término. Representam as maiores entidades tocogenéticas que funcionam no sistema filogenético em analogia às entidades filogenéticas - os clados. Organismos multicelulares são compostos por partes (células), ligados pela mitose e manifestados através da ontogenia; espécies são compostas de partes (organismos individuais), ligadas pela reprodução e manifestadas através da tocogenia; clados são compostos de partes (espécies individuais), ligados pela especiação e manifestados através da filogenia. Assim, ontogenia, tocogenia e filogenia não representam apenas processos, mas resultados de processos. Espécies são o resultado de processos históricos que são descobertos durante o curso de uma investigação. Espécies assexuadas (agamoespécies) seriam semelhantes a indivíduos multicelulares, sendo compostas por vetores clonais descendentes de um único ancestral. Assim, como as células de organismos multicelulares, elas possuem relações mitóticas (e por vezes meióticas) que são idênticas nas suas relações de descendência.

Estes autores definem¹⁵ espécie evolutiva como **"uma entidade composta de organismos que mantêm sua identidade perante outras iguais entidades pelo tempo e espaço e possui seus próprios destino evolutivo e tendências históricas independentes"**. Eles obser-

vam que muitas espécies são compostas por populações (partes) que trocam gens apenas ocasionalmente, podendo ser temporariamente alopátricas o suficiente para incluir dezenas de gerações. Populações geográficas poderiam até mesmo ser avaliadas cladisticamente, dividindo-as em diferentes espécies, já que representam diferentes linhagens. No reconhecimento de populações (linhagens) independentes, estas terão de possuir tendências independentes (*i.e.*, variação e evolução distinta da encontrada na população-irmã). Logo, é esperada a descoberta de diferenças entre estas linhagens, representativas de marcos de independência, que podem ser trabalhados numa análise cladística de caracteres, servindo como **verificação** de que este processo ocorreu na natureza. Porém, se após algum tempo, os processos tocogenéticos voltarem a atuar (simpatria/parapatría), as partes tendem a deixar de possuir uma identidade, e uma análise cladística produziria padrões sinapomórficos confusos e politomias. Contudo, mesmo na ausência de tocogenia (reticulação) entre linhagens, a elucidação da história filogenética pode ser difícil, pois nem todas as evidências residem sob a forma de apomorfias: existem também sob a forma de reprodução, fluxo gênico e posicionamento geográfico.

Os autores (*cf.* Wiley, 1981) também reconhecem a sobrevivência da espécie-ancestral em alguns casos de especiação alopátrica com desproporção entre o número de indivíduos das subpopulações envolvidas (*e.g.*, peripatria e microalopatria¹⁶). Nestes casos, as cadências anagenéticas (de diferenciação) de cada uma das duas linhagens envolvidas serão distintas. A população maior possuirá uma anagênese mais lenta e qualquer novidade evolutiva demorará mais tempo para se distribuir homogeneamente. Nestes casos, de um modo geral, as espécies ancestrais são difíceis de serem encontradas, embora não necessariamente impossíveis. É fato que a espécie-ancestral não

¹⁵ "An evolutionary species is an entity composed of organisms that maintains its identity from other such entities through time and over space and that has its own independent evolutionary fate and historical tendencies" (Wiley e Mayden, 2000a:73).

¹⁶ Correspondente ao terceiro modo de especiação alopátrica de Wiley (1981:51). Compreende o isolamento de uma pequena parte da população ancestral no interior da área de distribuição original.

pode possuir autapomorfias, pois qualquer apomorfia é compartilhada com as espécies-filhas (logo, representam sinapomorfias entre a espécie-ancestral e as espécies-filhas). Além da especiação alopátrica, este conceito também aceita a especiação parapátrica¹⁷ (cf. Wiley, 1981), onde duas linhagens dão origem a uma terceira através da hibridização.

Wiley e Mayden (2000c) reconhecem ainda que a anagênese, que é o mecanismo primário da fixação do carácter, não está diretamente ligada à cladogênese; e a cladogênese pode não estar convenientemente acompanhada pela anagênese (Figuras 4 e 5). Assim, o evento especiativo isolacionista (cladogênese) e a evidência fornecida pela transformação de caracteres (anagênese) são processos distintos.

Contrariando todos os demais conceitos, estes autores (cf. Wiley, 1981:54-58) reconhecem a hibridização¹⁸ e a segregação de *habitat*¹⁹ como eventos especiativos. A hibridização, como mecanismo de especiação, tem algumas implicações e condições: (1) reconhecimento polifilético da nova espécie; (2) necessária simpatria, ou parapatría, entre as reconhecidas espécies ancestrais; (3) necessário isolamento reprodutivo entre o híbrido e as espécies ancestrais (pois o fluxo gênico deve ser evitado); e (4) quantidade mínima de espécimens sincrônicos permitindo o encontro entre os sexos, reconhecimento mútuo, coesão reprodutiva e fluxo gênico somente entre os híbridos, fixando a nova combinação de caracteres. Por outro lado, a segregação de *habitat* (especiação ecológica) representa numa tendência de exploração ambiental que apenas certos indivíduos possuíam. A fixação desta tendência só seria possível com

um isolamento toco genético (evitando fluxo gênico) em um modelo microalopátrico.

Concluindo, em relação aos Conceitos Biológico e Isolacionista, o Conceito Evolutivo é igualmente ontológico, mas incorpora os seguintes fatos: (1) independe do critério reprodutivo; (2) espécies-ancestrais podem ser reconhecidas em casos especiais, o que implica na dissociação da cladogênese perante a anagênese; (3) reconhece o monofilismo como uma situação ideal, mas não necessariamente real, no que se refere ao reconhecimento de táxons-espécie; (4) aceita uma eventual situação parafilética e polifilética para a espécie, sendo a hibridização entre duas linhagens uma forma de especiação; (5) reconhece a análise cladística como ferramenta para avaliação da variação fenética; (6) reconhece o sucesso da análise cladística de caracteres como **verificação** de independência de linhagens (especiação) e seu fracasso representa tanto falseamento no reconhecimento da independência de linhagens, como também dificuldade no reconhecimento da realidade destas; (7) reconhece a biodiversidade de um modo muito mais amplo, independente do critério reprodutivo e da distribuição geográfica. As críticas feitas a este conceito compreendem (Mayr, 2000b; Willmann e Meier, 2000; Mishler e Theriot, 2000b; Wheeler e Platnick, 2000b):

(1) A definição é vaga para se determinar o *status* de espécie de uma população isolada já que todas “mantém sua identidade perante outras iguais entidades pelo tempo e espaço”. Por outro lado, é impossível determinar se uma população “possui seus próprios destino evolutivo e tendências históricas independentes”, mesmo em formas fósseis.

17 “*Allo-parapatric speciation*” e “*parapatric speciation*” (cf. Wiley, 1981:54). Tais modos de especiação também podem ser interpretados como especiação alopátrica onde a barreira geográfica foi retirada posteriormente, e as populações-irmãs voltaram a possuir toco genia e hibridização. Wiley (1981) reconhece ainda especiações estasiopátricas (“*stasiopatric speciation*”; p. 55) e simpátricas (“*sympatric speciation*”; p. 56). A especiação estasiopátrica é considerada um caso especial de microalopatria (Wiley, 1981:55). Por outro lado, a especiação simpátrica, como exposto por Wiley (1981:56-57), comporta quatro casos: especiação por hibridização, especiação por apomixia (relacionada ao aparecimento de agamotáxons secundários), microalopatria e especiação ecológica.

18 “*Speciation by hybridization*” sendo o primeiro modo de especiação simpátrica de Wiley (1981:56). Por outro lado, Wiley e Maiden (2000c:207) comentam apenas a poliploidia como mecanismo de isolamento reprodutivo essencial para a especiação simpátrica.

19 “*Ecological sympatric speciation*” sendo o quarto modo de especiação simpátrica de Wiley (1981:57).

(2) Seria apenas uma expansão do Conceito Isolacionista, com aplicação independente do processo reprodutivo e reconhecimento da sobrevivência da espécie-ancestral em um evento especiativo.

(3) Defende a análise cladística apenas como um método de descoberta da espécie, mas não de suporte da sua existência, o que implica em assumir que **a realidade está além do método**. Wiley e Mayden (2000c) observam que grupos monofiléticos e espécies não existem porque possuem apomorfias: apenas são descobertos pela existência destas apomorfias. Assim, espera-se que alguns grupos monofiléticos e algumas espécies não possam ser descobertos através da utilização de ferramentas analíticas hoje disponíveis, pois transcendem seus limites.

(4) Embora este conceito tenha sido proposto para trabalhar com a dimensão temporal, a definição da espécie fica prejudicada pela ausência de parâmetros, pois não reconhece o evento especiativo Isolacionista e a evidência fornecida pela transformação de caracteres. Desta forma, a aplicação do conceito funciona para tudo e não pode ser falseada. Wiley e Mayden (2000c) reconhecem que não existe uma abordagem epistemológica simples para descobrir uma espécie evolutiva, mas sim várias, utilizando-se a biogeografia, morfologia, etologia reprodutiva e coesão reprodutiva (ou ausência desta coesão).

O Conceito Autapomórfico Mishler-Theriotiano

O Conceito Autapomórfico reconhece que as relações tocogenéticas entre os indivíduos de duas linhagens, conseqüentes de um evento de especiação, se perduram de tal forma que, quando chegam a zero, este limite encontra-se bem após o aparecimento de diferenciações entre estas linhagens (Mishler e Theriot, 2000a). Estes autores reconhecem

também que a habilidade de intercruzamento, potencial ou real, dos indivíduos não é um critério filogenético válido, mas representa, sim, uma plesiomorfia, uma característica ancestral que se perdura. O argumento básico para o agrupamento de organismos em um sistema cladístico é a sinapomorfia, a característica compartilhada pelos indivíduos de cada linhagem, que representa uma evidência empírica da espécie. Relações tocogenéticas podem ocorrer por toda a hierarquia da vida e não seria um problema específico da espécie, mas sim uma dificuldade a mais no seu reconhecimento. Por outro lado, não existe uma distinção clara entre populações com reprodução assexuada e sexuada na maioria dos organismos. Bactérias trocam material genético por vários meios; diatomáceas, cladóceros e rotíferos geralmente produzem clones, mas a reprodução sexuada pode ocorrer como resposta a mudanças ambientais.

Mishler e Theriot (2000a) definem²⁰ espécie como **“o táxon menos inclusivo reconhecido em uma classificação filogenética formal; assim como todos os níveis hierárquicos de táxons em tal classificação, organismos são agrupados em espécies devido a evidência de monofiletismo; táxons são considerados como espécies em vez de outro nível mais alto porque são os menores grupos monofiléticos merecedores de reconhecimento formal, tanto por causa do montante de suporte para seu monofiletismo quanto de sua importância em processos biológicos que operam na linhagem em questão”**. O agrupamento de organismos, seguindo o critério de monofiletismo, é o menos arbitrário, embora ainda envolva decisões sobre homologia e qualidade de suporte. A razão principal para fornecer uma classificação é a construção de um guia de nomes para os grupos monofiléticos que se deseja discutir ou registrar dados. É necessário denominar-se linhagens distintas como parte de um processo

²⁰ “A species is the least inclusive taxon recognized in a formal phylogenetic classification. As with all hierarchical levels of taxa in such a classification, organisms are grouped into species because of evidence of monophyly. Taxa are ranked as species rather than at some higher level because they are the smallest monophyletic groups deemed worthy of formal recognition, because of the amount of support for their monophyly and/or because of their importance in biological processes operating on the lineage in question” (Mishler e Theriot, 2000a:44-5).

de inventário, conservação e uso da biodiversidade; mas nem sempre existe a necessidade de denominação de todos os grupos monofiléticos descobertos, pois alguns podem ser (1) triviais em termos evolutivos (*i.e.*, de curta duração temporal ou caracterizados por apomorfias pouco relevantes e neutras), (2) ser crípticos (*i.e.*, marcados apenas por apomorfias moleculares ou químicas, de uso prático questionável), ou, mesmo, (3) pouco suportados (sujeitos a revisão conforme novos táxons e caracteres sejam descobertos). Assim, reconhecimento como táxon-espécie para uma determinada linhagem monofilética nunca é automática, mas sempre subjetiva.

O procedimento de análise, segundo Mishler e Theriot (2000a), reconhece três fases: (1) inicial, onde “Unidades Taxonômicas Operacionais” (UTO's)²¹ são reconhecidas, tabulando-se caracteres (e seus estados) detectados em uma matriz de dados; (2) tradução destes dados em um cladograma segundo o método cladístico (*i.e.*, as UTO's devem ser homogêneas em relação aos caracteres, ser consequência de processos de divergência filogenética - e não de tocogenia - e os caracteres devem ser conspícuos, hereditários e independentes); (3) baseando-se nas avaliações do suporte relativo de cada clado, propõe-se uma classificação, que por sua vez fornece a base para estudos evolutivos. Os táxons formais (incluindo táxons-espécie) são denominados com base no suporte monofilético de cada linhagem assim como pela sua utilidade no desenvolvimento e discussão de processos. A presença de eventuais politomias em um cladograma seria evidência de intensa tocogenia entre as UTO's, sendo, então, falseada a hipótese inicial de que estas representam distintas linhagens filogenéticas.

Após a análise de um complexo de UTO's, a presença de autapomorfias é discriminatória para o reconhecimento de espécies.

Contudo, pode-se reconhecer um grupo basal de UTO's que apenas mostram plesiomorfias. Este agrupamento representa meramente um agregado de linhagens de natureza parafilética²² (Figura 3). Como nem sempre todas as linhagens expressam características apomórficas, não se pode identificá-las pela análise de caracteres. Na aplicação deste conceito, não se pode, e nem se deve, reconhecer agrupamentos suportados apenas por plesiomorfias (*i.e.*, metaespécies).

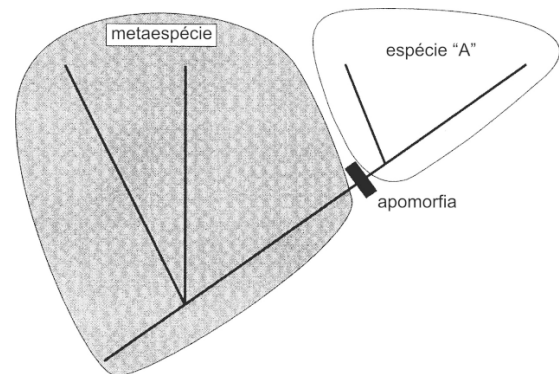


Figura 3. Na aplicação do Conceito Autapomórfico, após a análise filogenética, pode-se reconhecer um grupo basal de UTO's em politomia, que apenas mostram plesiomorfias. Este agrupamento representa um agregado de linhagens de natureza parafilética e compõe uma metaespécie. Modificado de Willmann e Meier (2000).

Pode-se, assim, concluir que o Conceito Autapomórfico de espécie está intimamente ligado ao método cladístico de análise (epistemologia), sendo a espécie um subproduto (uma conclusão) da análise de uma matriz de dados através de um algoritmo. Caso exista uma nova hipótese quanto às UTO's, assim como novas UTO's e caracteres detectados e inseridos na análise, um novo resultado pode aparecer. Em relação aos Conceitos Biológico, Isolacionista e Evolutivo, o Conceito Autapomórfico

21 “Operational taxonomic units (OTUs)” (Mishler e Theriot, 2000a:48). Uma UTO pode compreender vários espécimens (ou, eventualmente, apenas um) representativos, por hipótese, da variabilidade morfológica de um termo. No caso destes espécimens representarem diferentes semáforontes e ambos os sexos, monta-se, também por hipótese, uma hipodigmia representativa da ontogenia e dimorfismo sexual do táxon-espécie a ser incluído na análise.

22 Willman e Meier (2000b:113) utilizaram o nome “metaespécie” (*metaspecies*) para este agrupamento basal.

é epistemológico, incorporando os seguintes fatos: (1) sendo baseado em caracteres fenéticos, pode ser aplicado a organismos independentemente do critério reprodutivo; (2) é prático, pois reconhece grupos monofiléticos segundo caracteres apomórficos discriminados em uma análise objetiva; (3) reconhece a subjetividade de categorias Linneanas e a hierarquização de grupos monofiléticos mais inclusivos; (4) assume que a tocenia entre linhagens é uma fonte conhecida de erros, que pode ser desprezada se for mínima; (5) reconhece a hibridização de duas linhagens como uma pleiomorfia, e não como uma forma de especiação, não sendo mesmo um critério filogenético válido; (6) a falta de resolução em um cladograma (politomias) representa evidência de tocenia entre as UTO's; (7) a espécie passa a ser uma conclusão sobre um universo analisado, e seu reconhecimento como tal (assim como sua denominação formal), segue argumentos práticos (e subjetivos). Críticas feitas a este conceito compreendem (Mayr, 2000b; Willmann e Meier, 2000; Wheeler e Platnick, 2000b; Wiley e Mayden, 2000b):

(1) A definição apresenta problemas: (a) "o táxon menos inclusivo reconhecido em uma classificação filogenética formal" depende da resolução do cladograma, conseqüência da escolha dos caracteres, que, por sua vez, depende de critérios e interpretações pessoais; (b) as relações entre organismos são tocenéticas, e não filogenéticas, sendo difícil agrupar organismos "em espécies devido a evidência de *monofiletismo*"; (c) o reconhecimento de categorias Linneanas não é só subjetivo, mas supérfluo e sem sentido dentro da sistemática filogenética ("táxons são considerados como espécies em vez de *outro nível mais alto*"); (d) é totalmente subjetivo reconhecer quais são "os menores grupos monofiléticos *merecedores* de reconhecimento formal". Mishler e Theriot (2000c) reconhecem que o ideal é se livrar definitivamente das categorias Linneanas, mas assumem que o sistema Linneano de classificação ainda é previsto pelos diversos códigos de nomenclatura.

(2) Seria um conceito puramente operacional para se delimitar táxons-espécie, sendo um retorno ao Conceito Tipológico. Um con-

ceito de espécie deve ser independente do método utilizado para reconstruir as relações filogenéticas já que o método cladístico de análise necessita reconhecer as espécies antes da própria análise. Assim, basicamente, dois problemas existem: (a) certos termos podem não estar discriminados por apomorfias, ou porque elas não existam, ou porque não tenham sido detectadas pelo autor; (b) o reconhecimento de autapomorfias é conseqüência da polarização dos estados dos caracteres segundo um grupo-externo que é escolhido por hipótese, seja ele *ad hoc* ou conseqüência de uma análise anterior. Se a espécie é uma conclusão da análise em um universo finito (de UTO's e de caracteres), uma nova análise sob um universo maior pode mostrar diferentes resultados. Sendo o reconhecimento da espécie dependente da análise filogenética, sua existência pode ser questionada, pois seria apenas uma construção artificial na mente das pessoas. Mishler e Theriot (2000c) explicam que classificação é uma conveniência humana, superposta na hierarquia de grupos monofiléticos reais. Por essa razão, a classificação é conseqüência da reconstrução filogenética. Por outro lado, **o elemento básico da sistemática filogenética não é a espécie, mas o espécimen semaforante. Por sua vez, o espécimen é portador não do caractere, mas de um estado que, por comparação com outros espécimens semaforantes, é hipotetizado como formando uma série transformacional evolutiva de um caractere.** Uma análise é imprescindível para se ligar o espécimen semaforante a grupos ontogenéticos, tocenéticos, e, finalmente, filogenéticos monofiléticos. Táxons, incluindo espécies, nunca são reconhecíveis antes de qualquer análise.

(3) A espécie ancestral de outras duas não possui, necessariamente, autapomorfias. Mesmo que o conceito negue a existência de uma espécie-ancestral, é fato que ela, um dia, existiu, e seus membros devem ser referidos a ela. Por outro lado, o reconhecimento de uma nova categoria alternativa de espécie ("meta-espécie") não representa uma solução satisfatória para o reconhecimento de um agrupamento de linhagens basais sem autapomorfias, com relações filogenéticas conflitantes ou ignoradas.

Mishler e Theriot (2000c) reconhecem que binômios formais são construções humanas aplicadas como representativas de unidades monofiléticas, que são entidades reais. Enquanto que espécies monofiléticas são diagnosticáveis por apomorfias, alguns binômios formais específicos apenas refletem unidades não-monofiléticas (*i.e.*, metafiléticas²³). A espécie-ancestral seria um caso especial e deveria apenas ser reconhecida numa classificação utilizando uma convenção especial (*i.e.*, metaespécie), já que ela equivale à totalidade de suas espécies-filhas (*cf.* Hennig, 1966:72).

O Conceito Filogenético Wheeler-Platnickiano

Wheeler e Platnick (2000a) reconhecem que os Conceitos Biológico, Isolacionista e Evolutivo possuem uma grande dependência so-

bre assunções originadas de processos evolutivos (ontologia). Por outro lado, existe a necessidade de que um conceito se aplique igualmente a todos os processos de especiação concebíveis, a fim de que se possa medir tanto a biodiversidade quanto os próprios mecanismos causadores de especiação. É ainda importante que o conceito de espécie funcione como uma hipótese aberta ao teste crítico. O Conceito Filogenético se baseia na distribuição de caracteres observáveis e a diferença fundamental em relação ao Conceito Autapomórfico se refere ao reconhecimento, tanto de caracteres autapomórficos, quanto plesiomórficos, na identificação da espécie.

Estes autores definem²⁴ espécie como **“o menor agregado de populações ou linhagens, independente do tipo de reprodução, diagnosticáveis por uma combinação única de estados de caracteres”**. A es-

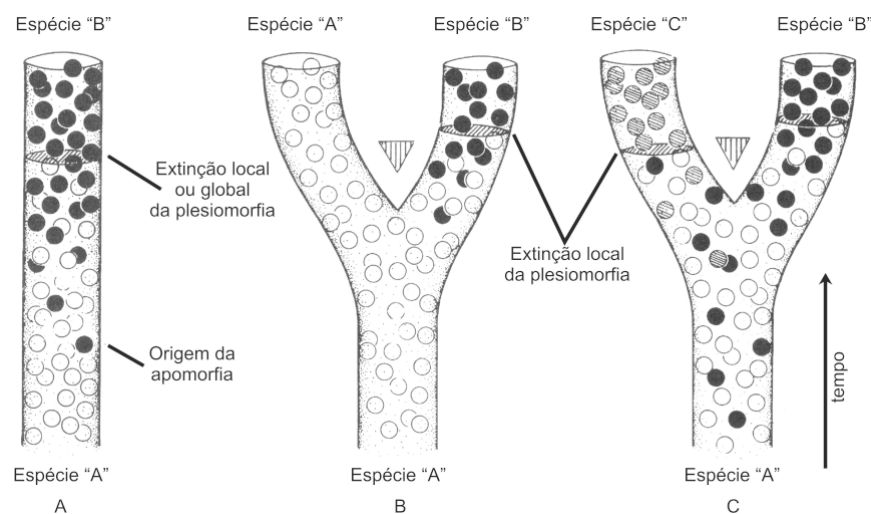


Figura 4. Aplicando o Conceito Filogenético, a origem de uma espécie está correlacionada com a transformação de caracteres. Durante certo tempo, dois ou mais estados podem coexistir, marcando uma fase de variabilidade (polimorfia), onde se reconhecem apenas traços. A extinção desta polimorfia resulta numa distribuição constante de estados e a formação de uma nova espécie. O conceito é aplicável tanto à anagênese (A), quanto à cladogênese com sobrevivência da espécie ancestral (B) ou com formação de duas espécies-filhas e extinção da espécie ancestral (C). Modificado de Wheeler e Platnick (2000a).

²³ Metafiletismo é o estado de um grupo que se apresenta sob dúvidas, não se sabendo se comporta um grupo monofilético ou parafiletício (Mishler e Theriot, 2000c:183). Não confundir com Merofiletismo que é a denominação geral de um grupo que não compreende todas as espécies de uma mesma linhagem, reunindo os estados parafiletício e polifiletício (Kischlat e Schultz, 2002).

²⁴ “We define species as the smallest aggregation of (sexual) populations or (asexual) lineages diagnosable by a unique combination of character states” (Wheeler e Platnick, 2000a:58).

pécie filogenética, assim, é a unidade básica da nomenclatura científica formal, da classificação Linneana e da evolução orgânica (=táxon-espécie). Espécies são simples hipóteses. Sua aceitação ou rejeição está relacionada à evidência disponível e aos padrões revelados pelo seu estudo. Uma hipótese bem estabelecida pode ser rejeitada no futuro na presença de novas evidências.

Assim como o Conceito Autapomórfico de Mishler e Theriot (2000a), a distinção inicial entre espécies ocorre anteriormente a, e objetivando, uma análise filogenética. Não é necessária a certeza da polaridade dos caracteres detectados pois qualquer polaridade inferida representa apenas uma hipótese. A distinção de espécies é feita pela distribuição de estados, e não apenas pelos estados apomórficos, já que são dependentes do grupo-externo hipotetizado como tal.

A especiação é marcada pela transformação de caracteres. A fixação de determinado estado de um caracter, através da remoção do estado ancestral e de eventuais polimorfismos, evidencia a especiação (Figura 4). Entretanto, o estado considerado ancestral pode perdurar em uma das linhagens e a espécie resultante seria indiferenciável da espécie-ancestral pois não apresenta apomorfias (Figura 4b). Este conceito funciona com qualquer processo de especiação imaginável (Figura 5).

Os autores também distinguem "traços"²⁵ de "caracteres". Nas relações tocogenéticas (reticulação) os atributos compartilhados por indivíduos se apresentam sob a forma de traços. Nas relações filogenéticas, os atributos compartilhados por linhagens se apresentam sob a forma de caracteres. Em outras palavras, traços são atributos que não estão universalmente distribuídos em uma li-

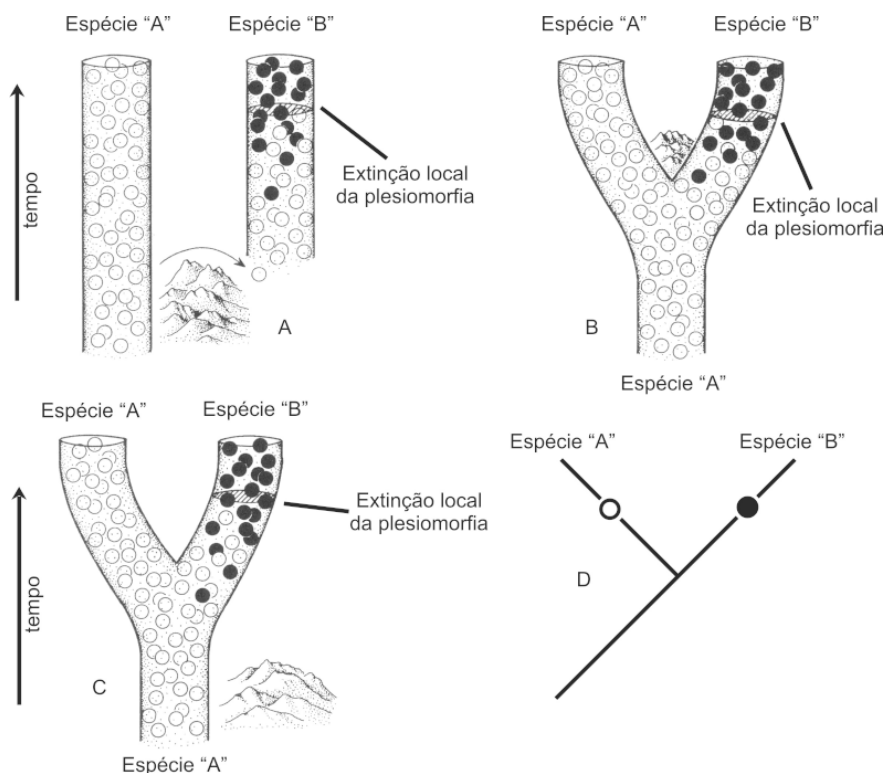


Figura 5. A espécie filogenética é reconhecida por uma combinação única de caracteres constantemente distribuídos (D), sendo as espécies diagnosticáveis independentemente dos processos evolutivos já concebidos, responsáveis pela especiação: dispersão (A), isolamento alopátrico (vicariância) (B); e especiação simpátrica (C). Modificado de Wheeler e Platnick (2000a).

²⁵ Wheeler e Platnick (2000a:62) utilizaram "trait". Em português, pode-se utilizar "traço" ou "característica" como tradução. Escolheu-se traço visando uma distinção fonética total, pois "característica" traz confusão com "caractere".

nhagem terminal (espécie), e caracteres são os atributos distribuídos por todos os membros desta linhagem.

Pode-se concluir que, assim como o Conceito Autapomórfico, o Conceito Filogenético é igualmente epistemológico. Em relação aos Conceitos Biológico, Isolacionista, Evolutivo e Autapomórfico, incorpora os seguintes fatos: (1) procura se desprender de qualquer processo evolutivo, visando uma avaliação imparcial do resultado destes processos; (2) reconhece a especiação como marcada pela transformação do carácter, e seu momento corresponde à morte do último indivíduo da população que seja portador de polimorfismo ou plesiomorfia; (3) na medida em que reconhece a eventual sobrevivência da espécie-ancestral, aceita também uma natureza parafilética para a espécie. Críticas feitas a este conceito compreendem (Mayr, 2000b; Willmann e Meier, 2000; Mishler e Theriot, 2000b; Wiley e Mayden, 2000b):

(1) Seria outro conceito que retorna ao Conceito Tipológico, segundo o qual a espécie é alguma coisa diferente de outra coisa, não havendo qualquer referência a um significado biológico. Representa apenas uma construção arbitrária da mente humana. Adotar a menor unidade adequada a uma análise cladística é por demais reducionista, pois levaria a um aumento excessivo no reconhecimento do número de espécies em todos os grupos com isolamento e variação geográfica. Platnick e Wheeler (2000) observam que o Conceito Filogenético proporciona base para se investigar o parentesco filogenético entre as unidades que ele discrimina, sem impor limites arbitrários a processos evolutivos que, conceitualmente, poderiam dar origem a estas unidades. Espécies filogenéticas, assim como espécies biológicas, são construções da mente humana que representam apenas hipóteses. Os táxons reconhecidos são, em muitos casos, os mesmos reconhecidos pelo Conceito Biológico, mas, em outros, o Conceito Filogenético é mais amplo e preciso, pois não esconde biodiversidade. É um conceito que pode ser aplicado e testado no mundo-real. Qualquer conceito que esteja dis-

sociado de evidências observáveis, deve, sim, ser rejeitado em favor daquele que está aberto a testes através de observação empírica.

(2) O Conceito Filogenético defende uma independência perante processos evolutivos. Na construção do carácter é necessária a avaliação da similaridade (e as conseqüentes hipóteses homológicas). Esta avaliação é um processo sujeito a interpretações pessoais, pois apenas os estados de um carácter podem ser objetivamente observáveis. A relação transformacional evolutiva entre estes estados, visando à construção do carácter, comporta, sim, assunções de parentesco para a construção de uma hipótese, que, por sua vez, é difícil de ser testada. Platnick e Wheeler (2000) observam que minimizar assunções evolutivas não significa ser anti-evolutivo. Este conceito reconhece a existência da evolução como fundamental, havendo uma história de descendência com modificações, refletida pelo significado dos padrões hierárquicos nos cladogramas. Existem ainda assunções teóricas implícitas relacionadas aos conceitos de caracteres e traços, populações e polimorfismo ancestral. Caracteres são hipóteses e não apenas observações fenéticas. Sua utilização e distribuição determinará se são úteis ou não como delimitadores de espécies em análises cladísticas.

(3) Ao se considerar que o isolamento reprodutivo é irrelevante para o reconhecimento de espécies, as espécies reconhecidas dentro deste conceito seriam unidades potencialmente tocogenéticas, inclusive no que se refere ao reconhecimento de diferentes espécies humanas (*e.g.*, pigmeus, aborígenes, etc.). Platnick e Wheeler (2000) observam que duas populações, temporariamente alopátricas, podem ter se transformado o suficiente para serem reconhecidas como espécies através da transformação de seus caracteres. Contudo, a ausência futura da barreira geográfica pode permitir a introgressão (tocogenia) destas populações, estabelecendo-se um polimorfismo. Assim, o Conceito Filogenético pode reconhecer estas duas populações como espécies distintas em um primeiro momento, mas, em estágios posteriores, na presença de simpatria e polimorfismo, este Conceito hipotetizaria apenas a presença de uma mesma espécie. No caso

do homem, anteriormente à miscigenação intercontinental dos últimos séculos, a distribuição de caracteres poderia sugerir a presença de mais de uma espécie humana. Mas a introgressão das várias populações humanas alopatricas sugere que já somos, ou logo seremos, uma espécie cosmopolita polimórfica.

(4) Se binômios supostamente representam espécies, e espécies supostamente são o resultado de vários processos denominados como especiativos, existiria alguma relação entre a aplicação de binômios e o reconhecimento de processos naturais, tais como a cladogênese. A adoção do Conceito Filogenético acaba por dissociar binômios de cladogênese, já que o evento especiativo está ligado à fixação do caractere, e não à ramificação de uma linhagem. Esta dissociação implica: (a) no reconhecimento da anagênese (Figura 4a) como processo especiativo sempre que ocorrer a fixação de um estado de caractere, o que destrói a distinção entre tocogenia e filogenia; (b) na destruição da base para o reconhecimento de que táxons-irmãos possuem o mesmo tempo de origem (Figura 4c), já que a extinção da plesiomorfia em ambas linhagens e a fixação dos estados apomórficos, podem ocorrer em tempos distintos; (c) na destruição da relação entre a biogeografia de vicariância e a ecologia histórica, já que não existe a necessária correlação entre a nomenclatura e a história cladogenética (Figura 5b,d). Platnick e Wheeler (2000) afirmam: (a) Não existe certeza na determinação do mecanismo específico de especiação de cada caso e um mesmo conceito deve ser compatível a todos os métodos concebíveis e suas combinações. Na prática, a anagênese pode ser abordada da mesma forma que a cladogênese, onde a cada modificação do caracter corresponderia a um evento cladogenético desconhecido. (b) Não existe forma de se saber que, quando a alopatria acontece, será imediatamente acompanhada da transformação do caracter. Embora possa ser hipoteticamente possível chegar a estas conclusões numa abordagem retroativa, não existem evidências inequívocas de suporte. Da mesma forma, não existem formas de se prever em que se transformarão, no futuro, populações hoje isoladas, a não ser que caracteres

já tenham sido transformados. Táxons-irmãos devem ser assumidos como possuindo a mesma idade, que é o momento em que a transformação do caractere se acha completa, e não o tempo da cladogênese inicial (o isolamento alopatrico geográfico). Por outro lado, a velocidade de transformação do caractere pode ser distinta (*e.g.*, taquitelia, braditelia), o que representa um problema anagenético.

(5) O reconhecimento tanto de espécies monofiléticas (Figuras 4b, 5b: "espécie B") quanto de espécies parafiléticas (Figuras 4b, 5b: "espécie A") implica na dissociação do *status* ontológico de grupos monofiléticos (que são entidades reais para as quais existem ou não evidências epistemológicas de sua existência, *i.e.*, apomorfias) do *status* ontológico de táxons-espécie (que são construções humanas, mesmo que documentadas pelas mesmas evidências epistemológicas). Platnick e Wheeler (2000) comentam que espécies são simples hipóteses, e sua aceitação ou rejeição estão relacionadas às evidências disponíveis e aos padrões revelados pelo seu estudo. Neste contexto, não seria surpresa que uma hipótese hoje aceita fosse, no futuro, rejeitada na presença de novas evidências.

A Espécie e a Biodiversidade

Algumas áreas da Biologia (*e.g.*, Neontologia, Ecologia, Etologia, Genética) trabalham apenas com as espécies encontradas no atual momento geográfico da Terra. Outras áreas (*e.g.*, Paleontologia) se detém, principalmente, no reconhecimento de espécies no tempo geológico. Logicamente, cada profissional aborda seus problemas com um conceito de espécie que seja compatível com seu universo de estudo. O ideal é que o conceito seja único e forneça subsídios para uma abordagem tanto geográfica atual como geográfica temporal. Ao neontólogo não cabem questionamentos de espécies ancestrais, mas cabe o reconhecimento de hierarquização monofilética de linhagens que forneça subsídios para uma classificação. Ao ecólogo é necessário um entendimento da espécie quanto à presença de tocogenia e hibridização entre linhagens distintas em alopatria ou parapatria, além de simpatria entre espécies crípti-

cas. Mesmo ao geneticista humano é importante o reconhecimento de apomorfias e plesiomorfias na comparação de diferentes linhagens de DNA mitocondrial (mtDNA) e do cromossomo sexual masculino (y-DNA) (*vide Cann et al., 1987; Vigilant et al., 1991; Ayala, 1995; Hammer, 1995; Ovchinnikov et al., 2000; Templeton, 2002*).

Por outro lado, ao paleontólogo, apenas caracteres morfológicos estão disponíveis e, assim mesmo, às vezes, de maneira bem restrita. O reconhecimento, tanto de dimorfismo sexual, quanto de semaforontes, representa apenas hipóteses baseadas em uma quantidade relativamente grande de espécimens e na comparação com padrão ontogenético de táxons atuais. O conceito de espécie temporal (paleoespécie, cronoespécie) possui um componente morfológico muito grande, sendo muito importante saber como foi feita a análise. A amostragem morfológica presente pode não ser representativa da variabilidade morfológica passada, e as paleoespécies denominadas representam apenas uma tentativa de entendimento de um táxon-espécie, uma hipótese sujeita a revisões. Conforme novos espécimens sejam encontrados, esta variabilidade pode ser melhor conhecida. Assim, podem ser individualizados outros táxons-espécie, que, da mesma forma, representam apenas hipóteses.

A pergunta que deve ser feita quando se tem por objetivo o reconhecimento da paleobiodiversidade não é a de quantas espécies existiam aqui no passado, mas quantas espécies do passado podem ser discernidas dentro do registro disponível no presente. Dois espécimens (eventualmente completos e bem preservados) indiferenciáveis morfológicamente, poderiam representar diferentes táxons-espécie se uma viagem no tempo fosse possível. Entretanto, esta resolução pode não estar acessível utilizando-se as evidências disponíveis. Pode-se ter que utilizar um único binômio formal latino englobando ambos os espécimens, considerando-os como representando apenas um táxon-espécie até que evidências mostrem o contrário. Por outro lado, a presença de morfologias relativamente distintas resulta em um reconhecimento de vários táxons-espécie, representados por uma profu-

são de nomes formais latinos. Mas o posterior entendimento de uma variabilidade morfológica conseqüente de distintos estágios ontogenéticos (semaforontes) e dimorfismo sexual, pode levar a uma reavaliação destes putativos táxons-espécie para apenas um. O que se deve enfatizar é que binômios formais latinos de paleoespécies estão sujeitos a revisões conforme o conhecimento avança. Qualquer listagem de paleoespécies de determinado local ou de determinada linhagem monofilética mais inclusiva é apenas uma avaliação do realmente registrado.

A utilidade em se reconhecer espécies como unidades evolutivas (táxons-espécie) merecedoras de um nome formal tem várias implicações. É fato que existe atualmente um evento antropogênico que culmina em extinções, geralmente relacionado com a modificação de ambientes ou caça/captura/pesca predatórias. Existe a preocupação da sociedade em se delimitar áreas de preservação ambiental e de proteção a espécies endêmicas. Resta ao governo avaliar as propostas e determinar, no que se refere a legislação, se tal área necessita ser, ou não, preservada, ou se tal espécie necessita ser, ou não, protegida, visando-se a preservação do patrimônio genético nacional. Estas ações governamentais se baseiam, quase que exclusivamente, no reconhecimento quantitativo ou qualitativo de espécies. Em termos práticos, mais precisamente, no reconhecimento, pela comunidade científica, dos binômios latinos formais encontrados em determinada área.

Daugherty *et al.* (1990) observam que o reconhecimento formal de apenas uma espécie de tuatara (*Sphenodon punctatus*) na Nova Zelândia quase levou à extinção uma outra espécie relacionada (*S. guntheri*) encontrada em apenas uma pequena ilha deste país. O não reconhecimento desta última espécie pela literatura conservacionista e pela legislação neozelandeza, levou a não consideração de medidas legais para a sua preservação (o binômio latino formal estava incluído dentro da espécie melhor conhecida e de distribuição relativamente mais ampla). Por outro lado, dois outros táxons relacionados (*S.p. reischeki* e *S. diversum*, na nomenclatura dos autores) estão atualmente

extintos porque foram incluídos em *S. punctatus*, ficando sem uma legislação visando a proteção de suas áreas de ocorrência.

O padrão alopatrico de distribuição entre os táxons supracitados e o uso do Conceito Biológico de espécie (não-dimensional por definição) acabaram por considerar a variação morfológica ou como insuficiente para a distinção específica, ou como representativa apenas de uma “subespécie”, sendo ambos negligenciados. Este problema alcança magnitude bem maior quando não se possui conhecimento formal sobre os táxons-espécie de determinado local. Mesmo que os binômios formais propostos para determinada área representem apenas espécies-nominativas, passíveis de serem subordinadas a um outro nome formal com precedência histórica, já servem de base para uma investigação preliminar, já que alguém, em certo momento histórico, acreditou que representassem algo distinto o suficiente para receber um nome à parte.

Um argumento utilizado para se propor a preservação de determinada área como de importância ambiental é a quantidade relativa de espécies (biodiversidade). Pode-se, ainda, reconhecer que a qualidade desta biodiversidade local pode ser mensurada em termos relativos: (1) com o reconhecimento de determinado táxon endêmico como representando uma unidade evolutiva independente e indivisível (=espécie), e não como uma “variação de menor importância” de um táxon de distribuição mais ampla (“subespécie”), cujo desaparecimento implica em perda irreversível do patrimônio genético nacional; (2) com o reconhecimento da diversidade filogenética da biodiversidade em questão (Wheeler e Platnick, 2000a). Este último argumento pode ser melhor examinado ao se comparar duas áreas com o mesmo número de espécies listadas (biodiversidade). A primeira seria composta por espécies filogeneticamente próximas, a segunda apresentaria igual número de espécies, mas estas representariam linhagens filogenéticas mais distantes entre si. A área com maior biodiversidade filogenética (*i.e.*, maior número de linhagens monofiléticas inde-

pendentes) é a segunda, e a sua conservação passa a ser prioritária em relação à primeira, pois preservaria um patrimônio genético maior.

O conflito entre Conceitos

Pode-se perceber que duas correntes de pensamento se antagonizam no reconhecimento da espécie dentro de um cenário evolutivo (Cracraft, 2000; Mishler e Theriot, 2000b): (1) assunção da realidade²⁶ da espécie (ontologia), procurando-se argumentos teóricos de suporte para a formação destas espécies (Conceitos Biológico, Isolacionista e Evolutivo); (2) uso de métodos pelo qual se conclui a espécie (epistemologia), avaliando-se atributos empíricos (caracteres) e dando pouca ênfase, *a priori*, aos processos especiativos (Conceitos Autapomórfico e Filogenético). Este antagonismo filosófico não é incomum na ciência. Pode-se tanto concluir que **indivíduos são semelhantes porque pertencem à mesma espécie** (ontologia), quanto que **indivíduos pertencem a mesma espécie porque são semelhantes** (epistemologia). Ou se acredita que algo realmente existe, e se procura um entendimento, ou apenas se hipotetiza a existência deste algo, utilizando métodos para a sua comprovação ou falseamento. É fato que uma ontologia que não possui base epistemológica lógica no estudo da espécie leva a um sistema que não difere muito do criacionismo (Wheeler e Platnick, 2000c).

Todos os conceitos procuram a definição de uma unidade básica para a avaliação da biodiversidade, entretanto, a abrangência qualitativa e quantitativa desta biodiversidade varia. Os Conceitos Biológico e Isolacionista não reconhecem espécies com reprodução assexuada; já os Conceitos Evolutivo, Autapomórfico e Filogenético defendem um reconhecimento muito mais amplo da biodiversidade, independente do critério reprodutivo e da distribuição geográfica. Isso multiplica o número de espécies, pois a especiação é feita por alopatria e a reprodução assexuada faz parte de um grande segmento de organismos. O Conceito

26 “Realidade” é a existência de algo independente da vontade de seu descobridor (Mishler e Theriot, 2000b:121).

Biológico, em especial, subestima a verdadeira biodiversidade, negligenciando populações geograficamente isoladas, denominando-as como representativas apenas de “subespécies”, passíveis de serem substituídas por espécimens de outras áreas caso sua população seja crítica (Wiley e Mayden, 2000c).

A importância da Sistemática Filogenética é a relação entre os eventos cladogenéticos (a história seqüencial dos clados) e a biogeografia (história da biosfera). Os Conceitos Isolacionista e Autapomórfico se aplicam bem nesta correlação, ao reconhecerem o monofiletismo de táxons-espécie terminais. Contudo, o problema passa a ser o reconhecimento formal das espécies-ancestrais: a ontologia Isolacionista o suporta, mas a epistemologia Autapomórfica o rejeita. O Conceito Filogenético, propondo poucas assunções sobre a evolução e sendo mais operacional, procura suportar epistemologicamente a espécie-ancestral, mas acaba por questionar a correlação entre a cladogênese e a biogeografia de vicariância.

Pode-se resumir que, quando se trabalha com organismos sexuados e presentes (e vivos) numa determinada área, o Conceito Biológico funciona, já que está intimamente ligado à percepção empírica (senso comum). Quando esta área passa a ser grande o suficiente para comportar populações alopátricas, o Conceito Isolacionista passa a ser o mais eficiente, pois ele pode correlacionar eventos geográficos relativamente recentes com a alopatria. Todas as neoespécies reconhecidas pelo Conceito Biológico também são reconhecidas pelo Conceito Isolacionista, assim como outras tantas tratadas como “subespécies”. O Conceito Isolacionista refuta o inter cruzamento, base do Conceito Biológico, e propõe, como idéia principal, o isolamento reprodutivo e a vicariância. A extensão temporal de determinada neoespécie também pode ser avaliada se, e somente se, assumir anagênese pós-cladogênese em ambas espécies-filhas. Na medida em que uma espécie-filha possua uma cadência anagenética excessivamente lenta (braditelia), ela passa a ser indiferenciável da espécie-ancestral. A espécie-ancestral (=espécie estemática) possui um componente bastante teórico, e seu re-

conhecimento no registro fossilífero fica condicionado à simpatria desta em relação às espécies-filhas, mesmo assim com todas as dificuldades supracitadas no reconhecimento de fósseis. Espécies extintas historicamente, desde que alopátricas, também podem ser reconhecidas.

Tanto o Conceito Biológico quanto o Isolacionista, com componentes ontológicos muito fortes não funcionam com agamotáxons, e a aplicação direta em fósseis ou é impossível, ou apenas é especulativa, pois um fóssil nunca possui todas as características disponíveis, só encontradas em um organismo vivo.

O Conceito Evolutivo passa a utilizar uma epistemologia investigativa, mas assume que o método está aquém da teoria, e a aplicação do conceito não vai muito além da aplicação do Conceito Isolacionista, pois apenas passa a reconhecer agamotáxons e espécies parafiléticas como táxons-espécie. O Conceito Evolutivo inicia o questionamento entre a correlação direta (*i.e.*, sincronismo) entre o evento cladogenético e a anagênese, que são a base do Conceito Isolacionista, mas se perde por um excesso de ontologia, com múltiplos processos de especiação e pouca detecção prática, que apenas repete os Conceitos Biológico e Isolacionista. Sua aplicação em fósseis também não avança significativamente, ainda possuindo um componente subjetivo na determinação de paleoespécies.

Os Conceitos Autapomórfico e Filogenético caminham juntos, com um componente epistemológico forte, reconhecendo que divagações ontológicas nada ajudam a elucidar o problema do reconhecimento da espécie. São aplicáveis a todos os organismos reconhecidos ou não pelos conceitos anteriores (agamotáxons, alopatria, paleoespécies), mas são muito mais objetivos e acurados quanto à discriminação dos táxons. Nestes conceitos, a espécie representa apenas uma hipótese, que pode ser sustentada ou rejeitada no futuro através do acúmulo de informações, e não uma realidade natural, que existe independente das informações disponíveis. **A diferenciação entre ambas pode ser resumida pela qualificação na polarização dos estados dos caracteres.** O

Conceito Autapomórfico reconhece apenas a utilidade de apomorfias e grupos monofiléticos para o reconhecimento de táxons-espécie; já o Conceito Filogenético utiliza tanto a apomorfia quanto a plesiomorfia, reconhecendo táxons-espécie tanto monofiléticos quanto parafiléticos. O Conceito Autapomórfico é mais restrito quanto à aplicação em fósseis, pois estes podem não mostrar apomorfias, sendo reconhecidos apenas como metatáxons. Já o Conceito Filogenético reconhece paleoespécies independentemente de autapomorfias (espécies parafiléticas), assim como a independência de eventos cladogenéticos e anagenéticos. O reconhecimento de espécies parafiléticas implica numa correlação menos direta (*i.e.*, diacronismo) entre o binômio formal latino e a biogeografia de vicariância. Por outro lado, a independência entre a cladogênese e a anagênese pode ser minimizada quando avaliada dentro do tempo geológico.

Pode-se assim concluir que o conceito de espécie evoluiu sobre cinco marcos básicos na comparação de organismos: (1) reconhecimento de variabilidade ontogenética (semaforontes e dimorfismo sexual); (2) reconhecimento de variabilidade fenotípica não-dimensional (simpátrica e sincrônica atual); (3) reconhecimento de variabilidade alopátrica; (4) reconhecimento do tipo de reprodução (sexuada ou assexuada); (5) reconhecimento de variabilidade fenotípica temporal concatenada (evolução). Se o problema do leitor for o reconhecimento de espécies sexuadas no tempo presente e em uma área limitada, o Conceito Biológico é suficiente. Se a área for grande o suficiente para se reconhecerem populações-irmãs alopátricas com variabilidade fenética inter-populacional maior que a variabilidade fenética intra-populacional, o leitor deve recorrer ao Conceito Isolacionista. Se o problema passa a ser o reconhecimento também de táxons-espécie assexuados (agamoespécies), o presente leitor deve recorrer ao Conceito Evolutivo. E se o problema passar a ser o reconhecimento também de táxons fósseis, o leitor deve recorrer ao Conceito Autapomórfico, no caso do táxon em questão mostrar autapomorfias. Caso contrário, o leitor deve recorrer ao Conceito Filogenético.

Entretanto, pode-se observar que todos os conceitos apresentam deficiências, quer por consequência de um excesso de teoria e asunções (que podem representar apenas crenças), quer por excesso de confiança quanto a um método. Contudo, a ausência de teoria e a de métodos resultam em crenças sem fundamentos, representadas pelo Conceito Tipológico utilizado por Linnæus (1758). É fato que, atualmente, a Sistemática Filogenética é o melhor método de análise disponível, mas ela não representa a solução de todos os problemas. Muito pelo contrário, acaba revelando incongruências entre o que se quer fazer e o que se consegue fazer. Portanto, aos interessados sobre o assunto, é importante o conhecimento sobre as deficiências que hoje pairam sobre o entendimento da espécie e a quantificação da biodiversidade.

AGRADECIMENTOS

Meus agradecimentos às organizadoras deste volume, Lílian de Lemos Timm e Cristina Vargas Cademartori, que me deram a oportunidade de divulgar pontos de vista conflitantes no que diz respeito ao conceito de espécie.

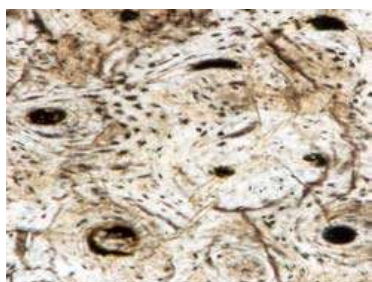
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMORIM, D. de S. **Elementos básicos de Sistemática Filogenética**. Segunda edição. Ribeirão Preto: Holos Editora, Sociedade Brasileira de Entomologia, 1997. xviii+276 p.
- ASHLOCK, P.D. Monophyly and associated terms. **Systematic Zoology**, Washington, v. 20, n. 1, p. 63-69, 1971.
- AYALA, F.J. The Myth of Eve: molecular biology and human origins. **Science**, Washington, v. 270, n. 5244, p.1930-1936, 1995.
- BENTON, M.J. Mass extinctions among tetrapods and the quality of the fossil record. **Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B: Biological Sciences)**, London, v. 325, p. 369-386, 1989.

- BENTON, M.J. Diversification and extinction in the history of life. **Science**, Washington, v. 268, p. 52-58, 1995.
- CANN, R.L.; STONEKING, M.; WILSON, A.C. Mitochondrial DNA and human evolution. **Nature**, London, v. 325, n. 6099, p. 31-36, 1987.
- CANTINO, P.D.; BRYANT, H.N.; QUEIROZ, K. de; DONOGHUE, M.J.; ERIKSON, T.; HILLIS, D.M.; LEE, M.S.Y. Species names in phylogenetic nomenclature. **Systematic Biology**, Washington, v. 48, n. 4, p. 790-807, 1999.
- CRACRAFT, J. Species concepts in theoretical and applied Biology: a systematic debate with consequences. In: WHEELER, Q.D.; MEIER, R. (Ed.). **Species concepts and phylogenetic theory: a debate**. 2000. p. 3-14.
- DARWIN, C. **On the origin of species by means of natural selection**. London: John Murray, 1859.
- DAUGHERTY, C.H.; CREE, A.; HAY, J.M.; THOMPSON, M.B. Neglected taxonomy and continuing extinctions of tuatara (*Sphenodon*). **Nature**, London, v. 347, n. 6286, p. 177-179, 1990.
- DUBOIS, A. A propos de l'emploi controversé du terme "monophyletique". **Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne**, Lyon, v. 55, n. 7, p. 248-254, 1986.
- GASTON, K.J. The magnitude of global insect species richness. **Conservation Biology**, Malden, v. 5, p. 283-296, 1991.
- GREUTER, W.; MCNEILL, J.; BARRIE, F.R.; BURDET, H.M.; DEMOULIN, V.; FILGUEIRAS, T.S.; NICOLSON, D.H.; SILVA, P.C.; SKOG, J.E.; TREHANE, P.; TURLAND, N.J.; HAWKSWORTH, D.L. **International Code of Botanical Nomenclature (Saint Louis Code) adopted by the XVI International Botanical Congress, St Louis, Missouri, July-August 1999**. Regnum Vegetabile. Koeltz Scientific Books, Königstein. 2000.
- GRIFFITHS, G.C.D. The future of Linnaean nomenclature. **Systematic Zoology**, Washington, v. 25, n. 2, p.168-173, 1976.
- HAMMER, M.F. A recent common ancestry for human Y chromosomes. **Nature**, London, v. 378, n. 6555, p. 376-378, 1995.
- HENNIG, W. **Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik**. Berlin: Deutscher Zentralverlag, 1950.
- HENNIG, W. **Phylogenetic systematics**. Urbana: University of Illinois Press, 1966. xvi+263 p., 69 figs.
- I.C.Z.N. (International Commission on Zoological Nomenclature). **International code of zoological nomenclature**. Fourth edition. International Trust for Zoological Nomenclature. London: Natural History Museum, 1999. xxviii+306 p.
- KISCHLAT, E.E.; SCHULTZ, C.L. Introdução à classificação dos organismos: considerações sobre sistemática filogenética. In: HOLZ, M.; ROS, L.E. de (Ed.). **Paleontologia do Rio Grande do Sul. 2ª Edição**, Centro de Investigação do Gondwana, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2002. p. 11-24.
- LANE, A.; BENTON, M.J. Taxonomic level as a determinant of the shape of the Phanerozoic marine biodiversity curve. **The American Naturalist**, Chicago, v. 162, n. 265-276, 2003.
- LINNAEUS, C. **Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis**. Tomus I. Editio decima, reformata. Holmiæ, Laurentii Salvii. 1758. ii+824 p.
- LINNÉ, C. **Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis**. Tomi I-III. Editio duodecima, reformata. Holmiæ, Laurentii Salvii. 1766-1768.

- MAYR, E. The Biological Species Concept. In: WHEELER, Q.D; MEIER, R. (Ed.). Species concepts and phylogenetic theory: a debate. 2000a. p. 17-29.
- MAYR, E. A critique from the Biological Species Concept perspective: what is a species, and what is not? In: WHEELER, Q.D; MEIER, R. (Ed.). Species concepts and phylogenetic theory: a debate. 2000b. p. 93-100.
- MAYR, E. A defense of the Biological Species Concept. In: WHEELER, Q.D; MEIER, R. (Ed.). Species concepts and phylogenetic theory: a debate. 2000c. p. 161-166.
- MEIER, R.; WILLMANN, R. The Hennigian Species Concept. In: WHEELER, Q.D; MEIER, R. (Ed.). Species concepts and phylogenetic theory: a debate. 2000a. p. 30-43.
- MEIER, R.; WILLMANN, R. A defense of the Hennigian Species Concept. In: WHEELER, Q.D; MEIER, R. (Ed.). Species concepts and phylogenetic theory: a debate. 2000b. p. 167-178.
- MISHLER, B.D.; THERIOT, E.C. The Phylogenetic Species Concept (*sensu* Mishler and Theriot): Monophyly, Apomorphy, and Phylogenetic Species Concepts. In: WHEELER, Q.D; MEIER, R. (Ed.). Species concepts and phylogenetic theory: a debate. 2000a. p. 44-54.
- MISHLER, B.D.; THERIOT, E.C. A critique from the Mishler and Theriot Phylogenetic Species Concept perspective: Monophyly, Apomorphy, and Phylogenetic Species Concepts. In: WHEELER, Q.D; MEIER, R. (Ed.). Species concepts and phylogenetic theory: a debate. 2000b. p. 119-132.
- MISHLER, B.D.; THERIOT, E.C. A defense of the Phylogenetic Species Concept (*sensu* Mishler and Theriot): Monophyly, Apomorphy, and Phylogenetic Species Concepts. In: WHEELER, Q.D; MEIER, R. (Ed.). Species concepts and phylogenetic theory: a debate. 2000c. p. 179-184.
- OVCHINNIKOV, I.V.; GÖTHERSTRÖM, A.; ROMANOVA, G.P.; KHARITONOV, V.M; LIDÉN, K.; GOODWIN, W. Molecular analysis of Neanderthal DNA from the northern Caucasus. Nature, London, v. 404, p. 490-493, 2000.
- PLATNICK, N.I.; WHEELER, Q.D. A defense of the Phylogenetic Species Concept (*sensu* Wheeler and Platnick). In: WHEELER, Q.D; MEIER, R. (Ed.). Species concepts and phylogenetic theory: a debate. 2000. p. 185-197.
- QUEIROZ, K. de; GAUTHIER, J.A. Phylogenetic taxonomy. Annual Review of Ecology and Systematics, Palo Alto, v. 23, p. 449-480, 1992.
- QUEIROZ, K. de; GAUTHIER, J.A. Toward a phylogenetic system of biological nomenclature. Trends in Ecology & Evolution, Amsterdam, v. 9, n. 1, p. 27-31, 1994.
- ROMER, A.S. Osteology of reptiles. Chicago, London: University of Chicago Press, 1956. xxi+772 p. 248 fig.
- SIMPSON, G.G. The principles of classification and a classification of mammals. Bulletin of the American Museum of Natural History, New York, v. 85, p. 1-350, 1945.
- SNEATH, P.H.A. (Ed.). International Code of Nomenclature of Bacteria. Washington. 1992.
- TEMPLETON, A.R. Out of Africa again and again. Nature, London, v. 416, p. 45-51, 2002.
- VIGILANT, L.; STONEKING, M.; HARPENDING, H.; HAWKES, K.; WILSON, A.C. African populations and the evolution of human mitochondrial DNA. Science, Washington, v. 253, n. 5027, p. 1503-1507, 1991.
- WHEELER, Q.D; MEIER, R. (Ed.). Species concepts and phylogenetic theory: a debate. New York: Columbia University Press, 2000. Xiv+230 p.

- WHEELER, Q.D.; PLATNICK, N.I. The Phylogenetic Species Concept (*sensu* Wheeler and Platnick). In: WHEELER, Q.D; MEIER, R. (Ed.). **Species concepts and phylogenetic theory: a debate**. 2000a. p. 55-69.
- WHEELER, Q.D.; PLATNICK, N.I. A critique from the Wheeler and Platnick Phylogenetic Species Concept perspective: problems with alternative concepts of species. In: WHEELER, Q.D; MEIER, R. (Ed.). **Species concepts and phylogenetic theory: a debate**. 2000b. p. 133-145.
- WILEY, E.O. **Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics**. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore: John Wiley & Sons, 1981. xvi+440 p.
- WILEY, E.O.; MAYDEN, R.L. The Evolutionary Species Concept. In: WHEELER, Q.D; MEIER, R. (Ed.). **Species concepts and phylogenetic theory: a debate**. 2000a. p. 70-89.
- WILEY, E.O.; MAYDEN, R.L. A critique from the Evolutionary Species Concept perspective. In: WHEELER, Q.D; MEIER, R. (Ed.). **Species concepts and phylogenetic theory: a debate**. 2000b. p. 146-158.
- WILEY, E.O.; MAYDEN, R.L. A defense of the Evolutionary Species Concept. In: WHEELER, Q.D; MEIER, R. (Ed.). **Species concepts and phylogenetic theory: a debate**. 2000c. p. 198-208
- WILLMANN, R.; MEIER, R. A critique from the Hennigian Species Concept perspective. In: WHEELER, Q.D; MEIER, R. (Ed.). **Species concepts and phylogenetic theory: a debate**. 2000. p. 101-118.



Métodos de Estudo em Biologia



Lílian de L. Timm
Cristina Vargas Cademartori
(Organizadoras)

Cadernos La Salle

Cadernos La Salle

Centro Universitário La Salle

Métodos de Estudo em Biologia

Canoas, 2005

EXPEDIENTE

CENTRO UNIVERSITÁRIO LA SALLE

Reitor – *Nelso Antonio Borgidgnon, fsc*
Vice-Reitor – *Marcos Antonio Corbellini, fsc*
Pró-Reitor Acadêmico – *Marcos Antonio Corbellini, fsc*
Pró-Reitor Administrativo – *Renato Silva*
Pró-Reitor Comunitário – *Adelar Hengemuhle*
Coordenadora de Extensão – *Vera Lúcia Ramirez*
Coordenadora de Pesquisa e Pós-Graduação – *Ana Maria Machado Toaldo*
Coordenador do Conselho Editorial – *Marcos Antonio Corbellini, fsc*

CONSELHO EDITORIAL

Alexandre Bandeira Monteiro e Silva
Ana Maria Machado Toaldo
Cristina Vargas Cademartori
Elsa Gonçalves Avancini
Gilberto Ferreira da Silva
Márcia Angelita Tiburi
Márcos Antonio Corbellini – Coordenador
Rejane Silva Penna
Roger Pierre Fabris Hoefel
Stela Maris Herrmann

COMISSÃO CIENTÍFICA

Prof. Dr. Airton da Silva Negrine
Prof. Dr. Alexandre Bandeira Monteiro e Silva
Profª Drª Ana Maria Machado Toaldo
Profª Drª Andrea Rapoport
Prof. Dr. Bruno Godofredo Glaab
Prof. Dr. Cicero Galeno Lopes
Profª Drª Cláudia do Nascimento Wyrvalki
Prof. Dr. Cláudio José de Holanda Cavalcanti
Prof. Dr. Claus Dieter Stobäus
Profª Drª Cristina Vargas Cademartori
Profª Drª Delia Covi
Prof. Dr. Delmar Bizani
Prof. Dr. Edson Prestes e Silva Júnior
Profª Drª Elaine Azambuja de Lima
Profª Drª Elsa Gonçalves Avancini
Prof. Dr. Gilberto Ferreira da Silva
Prof. Dr. Henrique Carlos de Oliveira de Castro

CONSELHO CIENTÍFICO

Dr. Cláudio José de Holanda Cavalcanti
Dra. Cristina Vargas Cademartori
Dr. Edio-Ernst Kischlat
Dra. Maria Tsao
Dr. Sérgio Augusto de Loreto Bordignon
Dra. Susi Missel Pacheco
Dra. Trícia Kommers Albuquerque

Organizadoras: *Lílian de L. Timm*
Cristina Vargas Cademartori

Secretária: *Aline Guerini Moura*

Diagramação: *Fábio Teixeira*

Impressão:

Trabalhos submetidos em janeiro de 2004 e aceitos em junho de 2004.

FICHA CATALOGRÁFICA



APRESENTAÇÃO

A organização deste número da revista *Cadernos La Salle* expressa a tentativa de reunir, numa única publicação, métodos de estudo de uso corrente nas várias áreas das Ciências Biológicas. O primeiro Caderno do Curso de Biologia do UNILASALLE, com o tema *Métodos de Estudo em Biologia*, surpreendeu por ter se constituído num trabalho interinstitucional, agregando contribuições de profissionais da FEPAM, FZB-RS, PUCRS, UFRGS, ULBRA, UNISC, UNISINOS, UNIVATES e UNOCHAPECÓ, além daquelas igualmente enriquecedoras produções de nosso corpo docente.

Esta proposta nasceu de um ímpeto, uma necessidade de compartilhar com nossos alunos as metodologias que levam à produção de conhecimento biológico. No decorrer do processo, compreendemos que o resultado deste esforço poderia atingir um público mais amplo, abrangendo também recém-graduados, técnicos, alunos de pós-graduação ou mesmo profissionais de outras áreas que desejem obter um referencial metodológico inicial. Com a crescente especialização e fragmentação do universo biológico em inúmeras áreas e subáreas, que se justifica, pelo menos em parte, em função das especificidades de seus objetos de estudo, as várias técnicas e métodos utilizados tornam-se cada vez mais de domínio restrito de seus usuários. Freqüentemente dispersas em literatura especializada e, muitas vezes, com linguagem inacessível, tais metodologias tornam-se de difícil obtenção. Entendemos que esta publicação contribui para solucionar tal problema, cumprindo também seu papel na divulgação científica. Consideramos que “comunicar ciência” também deve ser compromisso assumido por aqueles que fazem ciência. E parece que fomos bem sucedidas nessa primeira tentativa: são 23 artigos a descreverem os métodos e suas aplicações nas áreas de Paleontologia, Zoologia de Invertebrados, Zoologia de Vertebrados, Morfologia, Bioquímica e Ciências Ambientais. O primeiro artigo, todavia, embora não trate de metodologias específicas, aborda uma questão fundamental e polêmica em biologia, o conceito de espécie, cuja compreensão afeta qualquer área do conhecimento biológico.

Ofertamos, então, à comunidade acadêmica e ao público em geral este primeiro Caderno de Biologia, produto da dedicação de colegas e amigos que prontamente aceitaram compor conosco esta coletânea de métodos e técnicas. Agradecemos a todos por suas valiosas contribuições e também ao UNILASALLE, pelo apoio incondicional a esta publicação.

Profa. Cristina Cademartori e Profa. Lillian Timm
Organizadoras

SUMÁRIO

1.	CONCEITO DE ESPÉCIE	
1.1.	Os Conceitos de Espécie: Uma Abordagem Prática – <i>Edio Ernst Kischlat</i>	11
2.	MÉTODOS DE ESTUDO EM PALEONTOLOGIA	
2.1.	Considerações sobre as Áreas de Estudo em Paleontologia, Métodos de Coleta e Preparação de Vertebrados Fósseis – <i>Lílian de L. Timm e Edio Ernst Kischlat</i>	39
2.2.	Métodos para o Trabalho com Microfósseis e Formas Atuais - <i>Itamar Ivo Leipnitz; José Luiz Lorenz Silva; Beatriz Leipnitz; Eduardo da Silva Aguiar; Carolina Jardim Leão e Luciana Giovanoni</i>	49
2.3.	Metodologias Utilizadas em Conodontes – <i>Ana Karina Scomazzon e Valesca Brasil Lemos</i>	59
2.4.	Tafonomia: Processos de Fossilização e sua Relação com a Paleoecologia – <i>Cristina Bertoni Machado</i>	65
2.5.	Confecção de Moldes e Réplicas de Vertebrados Fósseis – <i>Cristina Vega-Dias e Lisandro Ferreira Nunes</i>	73
2.6.	Considerações sobre as Técnicas Utilizadas na Confecção de Lâminas Delgadas de Vertebrados Fósseis – <i>Lílian de L. Timm</i>	79
2.7.	A Aplicação de Técnicas de Análise Multivariada à Taxonomia de Paleovertebrados: uma Alternativa à Visão Tipológica em Paleontologia – <i>Marcos Machado</i>	87
2.8.	Métodos de Estudos em Palinologia do Quaternário e de Plantas Atuais – <i>Soraia Girardi Bauermann e Paulo César Pereira das Neves</i>	99
2.9.	Folhas das Angiospermas: Taxonomia, Preservação e sua Aplicação na Reconstituição das Floras e dos Climas do Passado – <i>Tânia Lindner Dutra e Daiana Rockenbach Boardman</i>	109
3.	MÉTODOS DE ESTUDO EM ZOOLOGIA DE INVERTEBRADOS	
3.1.	Métodos para Estudos Biológicos em Poríferos – <i>Jairo Luis Cândido</i>	123
3.2.	Protocolos de Campo e Laboratório para a Caracterização das Planárias Terrestres Neotropicais (EUPLATYHELMINTHES: TRICLADIDA) – <i>Fernando Carbayo</i>	131
3.3.	Linhas de Pesquisa e Métodos para Estudos com Moluscos Terrestres – <i>Ingrid Heydrich</i>	145
4.	MÉTODOS DE ESTUDO EM ZOOLOGIA DE VERTEBRADOS	
4.1.	Métodos de Estudos em Peixes – <i>Karin Martha Grosser e Fernando Gertum Becker</i>	161
4.2.	Estudos com Avifauna: Métodos Gerais de Levantamentos de Espécies – <i>Carla Suertegaray Fontana e André de Mendonça-Lima</i>	173

4.3. Introdução aos Métodos de Estudo dos Pequenos Mamíferos – <i>Cristina Vargas Cademartori</i>	183
4.4. Técnicas de Campo Empregadas no Estudo de Quirópteros – <i>Susi Missel Pacheco</i>	193
4.5. Ecologia e Comportamento de Primatas: Métodos de Estudo de Campo – <i>Vanessa Barbisan Fortes e Júlio César Bicca-Marques</i>	207
4.6. A Utilização de Armadilhas Fotográficas para o Estudo de Mamíferos de Médio e Grande Porte – <i>Rosane Vera Marques e Fábio Dias Mazim</i>	219
5. MÉTODOS DE ESTUDO EM MORFOLOGIA E BIOQUÍMICA	
5.1. Técnicas Rotineiras de Preparação e Análise de Lâminas Histológicas – <i>Lílian de L. Timm</i>	231
5.2. Metodologias de Uso Corrente em Microbiologia – <i>Francisco Fernando de Castilho Koller</i>	241
5.3. Coleta, Conservação, Seleção e Cultivo de Fungos Basidiomicetos Produtores de Fenol Oxidases – <i>Giovani André Piva</i>	251
5.4. Identificação Humana através de Marcadores Moleculares – <i>Trícia Kommers Albuquerque</i>	265
6. MÉTODOS DE ESTUDO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS	
6.1. Utilização de Técnicas de Sensoriamento Remoto e Sistemas de Informação Geográfica (Sig) na Biologia – <i>Eduardo Périco, Gisele Cemin e Claudete Rempel</i>	271

CONCEITO DE ESPÉCIE

