

Capítulo 10

Conceito de Espécie

Introdução

A Biologia utiliza constantemente o termo ESPÉCIE. A literatura biológica registra uma grande quantidade de trabalhos que tratam desse assunto. Entretanto, não existe um consenso entre os biólogos de qual seria o conceito e a definição para esse termo. Vários autores apresentam diferentes definições para o que seria espécie, mas nenhuma delas possui aceitação universal. Neste capítulo serão discutidos apenas alguns dos conceitos existentes de espécie, principalmente aqueles mais relacionados com a aplicação em Sistemática.

Logo de início, é preciso fazer a distinção entre espécie como categoria e como táxon. Como **categoria**, a espécie é uma classe entre as demais classes na hierarquia da classificação. Linnaeus utilizou a espécie como unidade de classificação: espécie, gênero, ordem, classe e reino. A categoria espécie é regulamentada pelas leis de nomenclatura, existentes nos códigos de nomenclatura. Como **táxon**, a espécie seria um grupo de populações existente na natureza, sob a influência do ambiente e dos processos evolutivos. Alguns autores (*e.g.* Wiley, 1981) consideram o táxon espécie como a unidade evolutiva.

Para Linnaeus, a espécie era uma entidade real, imutável e constante. Ele não admitia geração espontânea ou transmutação de espécies, idéias ainda defendidas por autores pré-lineanos. Somente após a difusão do darwinismo é que o conceito de evolução, como descendência com modificação, passou a influenciar no conceito de espécie. Atualmente, ainda existe debate sobre o conceito ou definição de espécie, inclusive se a espécie seria uma entidade real ou uma entidade abstrata. Se entidade real, a espécie teria um princípio e um fim. Se entidade abstrata, existiriam apenas os indivíduos, e a reunião de indivíduos em espécies seria uma abstração especulativa. Alguns autores defenderam a idéia de que as espécies não são entidades reais, mas simples unidades de conveniência (*e.g.* Burma, 1949). Dessa forma, a espécie poderia existir como categoria mas não como táxon. Essa idéia já havia sido apresentada por Darwin (1859) e foi compartilhada por Haldane (1956).

Conceito Aristotélico ou tipológico de espécie

Linnaeus utilizou “espécie” com o sentido de “tipo particular de organismo”. Para Linnaeus, a espécie seria a entidade mais particular da diversidade biológica. Como ele se

Princípios de Sistemática e Biogeografia – Capítulo 10: Conceito de Espécie baseava em Aristóteles, a espécie poderia ser definida através das características essenciais que ela possuía, e que estariam presentes em todos os seus membros. Além dessas, a espécie possuiria características facultativas, que poderiam apresentar pequenas discordâncias, interpretadas como variações sem importância, devido a mudanças ambientais. A definição de espécie baseava-se, principalmente, na forma, que fornecia as características essenciais. De acordo com esse conceito,

“cada espécie possui uma essência própria, universal, compartilhada por todos os indivíduos que pertençam à mesma espécie” (Aristóteles, 383-322 A.C.).

Segundo esse conceito aristotélico ou tipológico, para o sistemata reconhecer uma espécie, ele deve reconhecer, por intuição, os caracteres que formam a sua **essência**, observando vários indivíduos e selecionando o que for universal. As características essenciais serão compartilhadas por todos os indivíduos e servirão de base para definir a espécie. As características facultativas irão variar de um indivíduo para outro. Essa possibilidade de “definição da espécie” resultou em duas das exigências, mantidas pelos diferentes códigos de nomenclatura, para uma espécie ser considerada válida: a obrigatoriedade de uma descrição específica e a designação de um tipo da espécie (holótipo). Ambos procedimentos estão relacionados historicamente com esse conceito tipológico. Como a espécie era considerada imutável, um tipo era designado para futuras comparações com a descrição, e para mostrar as propriedades essenciais da espécie.

Como mudança e tempo não são levados em consideração, resulta que o conceito tipológico de espécie é estático. Não existe metodologia para discriminar o que é característica essencial. Convém recordar que, atualmente, embora o holótipo seja uma exigência dos códigos de nomenclatura, ele não mais representa a espécie, mas simplesmente associa um determinado nome a um determinado táxon.

Conceito fenético de espécie

A escola fenética de classificação utiliza uma conceito que não difere muito do conceito tipológico de espécie. Segundo seus proponentes:

“Espécie fenética é o agrupamento menor e mais homogêneo que pode ser reconhecido e distinto de outros agrupamentos” (Sneath & Sokal, 1973).

O conceito fenético se baseia na similaridade global, já discutida no capítulo sobre fenética. Como mudança e tempo também não são levados em conta, o conceito fenético de espécie também é estático.

Conceito Biológico de espécie

O conceito biológico de espécie baseia-se no isolamento reprodutivo entre os grupos de organismos. O seu maior divulgador foi Mayr (1942, 1963, 1969, 1970), que apresentou várias definições semelhantes, com pequenas alterações. Uma delas sugere que

“espécies são grupos de populações naturais intercruzantes, que estão isoladas reprodutivamente de outros grupos semelhantes” (Mayr, 1969).

A definição enfatiza as idéias de **reprodução** e de **isolamento**. A espécie seria a maior unidade reprodutiva, formada por populações locais ou demes, e estes por indivíduos.

A idéia de que reprodução está relacionada com o conceito de espécie é bastante antiga, e foi aventada por John Ray (1686). Lamarck (1803) afirmava que *“a reprodução de indivíduos semelhantes propaga e preserva a espécie”*, e De Candolle (1813) definiu espécie como *“grupo de indivíduos que se assemelham mais entre si do que com outros, que são capazes de produzir por cruzamento indivíduos férteis, os quais também se reproduzem de modo semelhante, de tal forma que por analogia pode-se supor que todos originalmente derivam de um único indivíduo”*. Pode ser notado que De Candolle incorporou o conceito de “elemento evolutivo” à definição de espécie.

Como conceito, a espécie biológica apresenta várias desvantagens, apontadas por vários críticos. Primeiro por que ele não se aplica aos organismos que se reproduzem assexuadamente. Não é possível utilizar o critério de isolamento reprodutivo para as espécies que apresentam reprodução assexuada. Segundo que algumas espécies apresentam isolamento reprodutivo parcial e trocam genes através de populações intermediárias (Figura 10.1). Por exemplo, A não cruza com E, mas A e E trocam genes através das populações B, C e D. Todos os membros, A, B, C, D e E, pertencem ao mesmo patrimônio genético, mas apresentam um grau de identidade para serem classificadas como espécies. Alguns autores denominam essas espécies de superespécies. Existem alguns casos conhecidos e registrados na literatura, principalmente entre as aves.

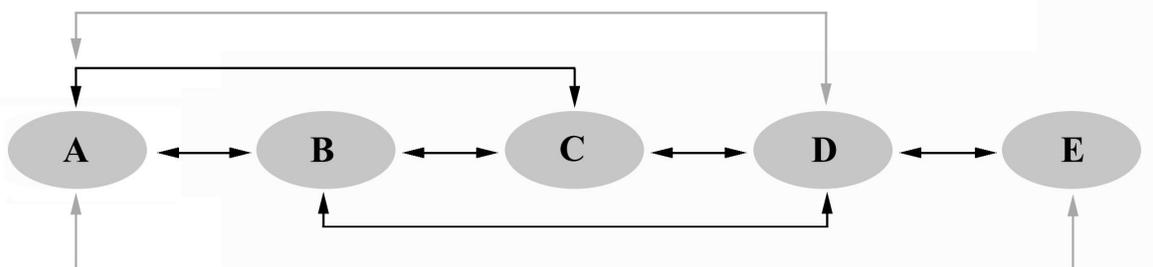


Figura 10.1. Espécies A, B, C, D e E apresentando isolamento reprodutivo parcial. Linhas cheias indicam capacidade de cruzamento e linhas em cinza indicam que não há cruzamento entre as populações.

Adicionalmente, esse conceito não possibilita um modo operacional para se identificar uma espécie. Não é possível se observar a capacidade de cruzamento em exemplares de espécies recentes, mortos e depositados em museus, e tampouco em espécies fósseis. O conceito infere características biológicas a uma espécie que foi definida morfologicamente. Outro problema relacionado ao conceito biológico de espécie é que não está totalmente demonstrado que, nas espécies que se reproduzem sexuadamente, o fluxo gênico entre as populações constitui a principal força de coesão da espécie, impedindo a diferenciação. Sabe-se que uma pequena migração impede a diferenciação, mas em algumas espécies a migração entre as populações fica limitada a distâncias curtas. Dessa forma, populações muito separadas não apresentam fluxo gênico mas continuam fazendo parte de uma mesma espécie (Levin, 1979). Alguns autores consideram os mecanismos epigenéticos mais importantes para manter a coesão entre as espécies, e não o fluxo gênico (*e.g.* Eldredge & Gould, 1972). Outros autores consideram que tanto os mecanismos epigenéticos, como os laços reprodutivos, seriam importantes nas populações que se reproduzem sexuadamente, enquanto que os mecanismos epigenéticos manteriam a coesão nas espécies que se reproduzem assexuadamente (*e.g.* Wiley, 1979). Finalmente, o conceito biológico de espécie também é um conceito estático, pois não leva em consideração mudança no tempo.

Conceito de subespécie

Associado aos conceitos tipológico e biológico de espécie existe o conceito de subespécie. Até o século XIX, aplicava-se o termo variedade para distinguir qualquer variação relevante em relação ao “tipo” da espécie. Atualmente o conceito de variedade continua sendo utilizado por alguns botânicos tipologistas. Entretanto, variedade não tem

Princípios de Sistemática e Biogeografia – Capítulo 10: Conceito de Espécie
valor nomenclatório em Zoologia, a não ser que tenha sido formalmente substituído pelo conceito de subespécie. Evolucionistas definiam subespécies como “*um agregado fenotipicamente semelhante de populações locais de uma espécie e que habita uma subdivisão geográfica da área da espécie, e que difere taxonomicamente de todas as outras populações da espécie*” (Mayr & Ashlock, 1991).

O conceito de subespécie é ainda utilizado por tipologistas e por alguns seguidores da escola evolutiva. Entretanto, vários membros dessa última escola apresentam inconvenientes para a utilização desse conceito, segundo eles arbitrário, e que deveria ser abandonado. Os caracteres variáveis de uma espécie podem exibir padrões independentes de variação geográfica. Dependendo do caráter selecionado para a distinção das raças geográficas, a composição e o número de subespécies pode variar (Wilson & Brown, 1953). Futuyma (1992) destaca que a diversidade genética existente em uma única raça pode ser maior que as diferenças genéticas existentes entre as várias raças, e a variação existente na espécie pode ser muito maior que as diferenças que justificam o reconhecimento das subespécies. Algumas diferenças não podem ser escolhidas, arbitrariamente, para reconhecer as “subespécies” de uma espécie.

Subespécie é uma categoria aceita e regulamentada pelos Códigos Internacionais de Nomenclatura Botânica e Zoológica. O nome da espécie passa a ser um trinômio, sendo que, em Zoologia, só pode ser aplicado para raças geográficas de uma mesma espécie que não ocorram em simpatria.

O conceito de subespécie, como raça geográfica, é aplicado principalmente em alguns grupos de organismos onde os sistematas reconhecem “pequenas diferenças” estruturais ou de coloração, como por exemplo em borboletas, aves, abelhas e serpentes. Na prática, a decisão é tipológica e arbitrária.

Conceito evolutivo de espécie

Vimos que De Candolle (1813) já havia tentado incorporar um componente evolutivo na definição de espécie. Outros autores também realizaram essa tentativa, como Meglitch (1951, 1954), Simpson (1961) e Wiley (1979). O conceito desse último autor procura evitar os problemas levantados contra a espécie biológica, sem negar que o intercruzamento entre os indivíduos reprodutores seja fator importante na coesão da espécie. Segundo Wiley (1979), “*espécie evolutiva é uma única linhagem de população ancestral e seus descendentes, que mantem sua identidade em relação a outras linhagens, e*

Princípios de Sistemática e Biogeografia – Capítulo 10: Conceito de Espécie *que possui suas próprias tendências evolutivas e destino histórico* (Wiley, 1979).

Por linhagem, entende-se a série de demes que compartilham uma história comum de descendência, não compartilhada por outros demes. A identidade seria expressa por semelhanças fenotípicas ou genotípicas, desde que apomorfias.

O conceito não é estático, pois considera o tempo. Entretanto, recebeu várias críticas, principalmente quanto ao que seriam as “tendências evolutivas” e o “destino histórico”. Evolução implica em descendência com modificação, mas os processos evolutivos não têm propósito ou direção. Elês não podem equipar uma espécie para defrontar novas contingências futuras. Assim, a espécie não pode ter um “destino histórico” pré-traçado.

Conceito filogenético ou cladístico de espécie

Vários autores propuseram definições para espécie segundo critérios filogenéticos ou cladísticos. Esses conceitos consideram, em geral, mudança no tempo, e portanto não são estáticos. São aplicáveis para organismos que apresentam reprodução sexuada ou assexuada. Podem ser utilizados em material preservado de museu, tanto de espécies recentes como fósseis. Apenas para citar algumas, as definições de espécie filogenética foram apresentadas de várias formas. Rosen (1979) considerava como espécie uma “*população ou grupo de populações definidos por uma ou mais características apomórficas*”. Para Rosen, as apomorfias seriam os marcadores dos eventos anagenéticos e cladogenéticos, que possibilitariam recuperar a história evolutiva dos organismos analisados. Como espécie é definida com base em apomorfia, para sua identificação é necessário elaborar uma hipótese filogenética. Nelson & Platnick (1981), por sua vez, considerava que espécies poderiam ser definidas pelas “*menores amostras de organismos detectadas, que se autopropetuum, e que têm um conjunto de características únicas*”. Finalmente, o conceito cladístico de Ridley (1989) propunha que espécies seriam “*grupo de organismos entre dois eventos de especiação, ou um de especiação e um de extinção, ou, para as espécies viventes, que são descendentes de um evento de especiação*”. Porém, o próprio autor considera esse conceito teórico, não operacional na prática. Para definir espécie é preciso conhecer a árvore filogenética do grupo no qual a espécie está inserida (Figura 10.2).

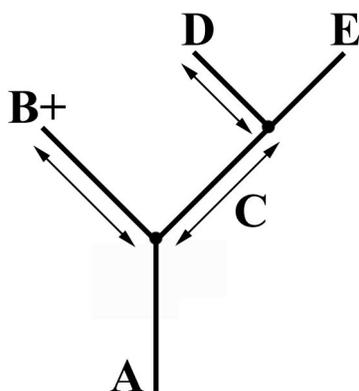


Figura 10.2. Árvore filogenética mostrando o conceito cladístico de espécie de Ridley (1989): **C**, grupo de organismos entre dois eventos de especiação; **B+**, grupo de organismos entre um evento de especiação e um de extinção; **D**, grupo de organismos descendentes de um evento de especiação.

Os sistematas que utilizam metodologia filogenética ou cladística valem-se das definições evolutivas, filogenéticas ou cladísticas de espécie, ou não estão preocupados com uma definição formal de espécie. No entanto, existe uma série de considerações que poderiam ser apresentadas, tomando-se como base esses conceitos de espécie:

1- Espécies são linhagens, enquanto os táxons supra-específicos são coleções de linhagens (Figura 10.3). Quando monofiléticos, os táxons supra-específicos representam reconstruções históricas.

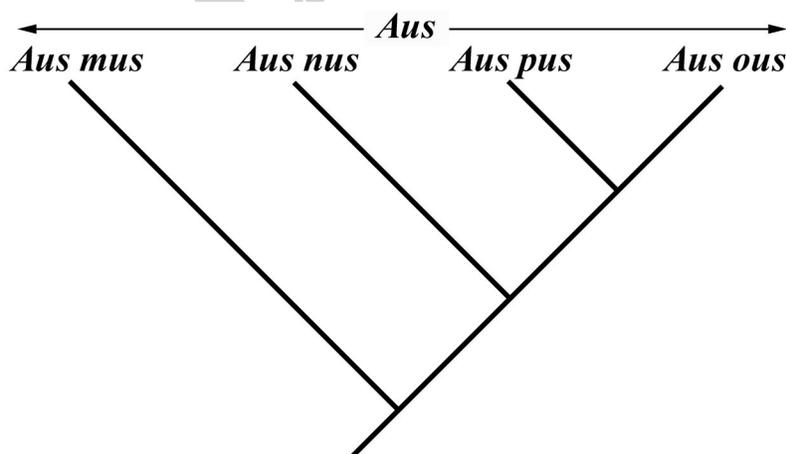


Figura 10.3. Cladograma mostrando as relações de parentesco entre as espécies do gênero *Aus*. Cada espécie é uma linhagem, enquanto o gênero *Aus* é o conjunto de linhagens.

2- Todo táxon supra-específico, no momento de sua origem, era composto por uma

Princípios de Sistemática e Biogeografia – Capítulo 10: Conceito de Espécie única espécie. Um táxon supra-específico não pode originar outro táxon supra-específico. Assim, uma família foi originada por uma espécie. Se o diagrama abaixo (Figura 10.4) representar a árvore filogenética das famílias da ordem X, teremos que o ancestral desse táxon foi uma espécie, no caso *Xus aus*.

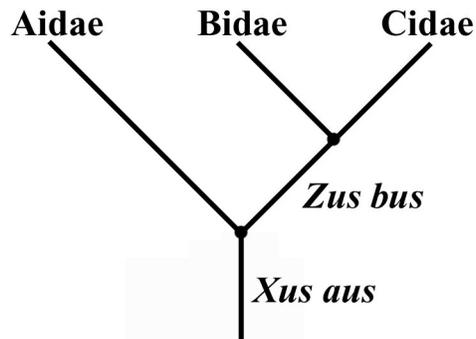


Figura 10.4. Arvore filogenética mostrando as relações entre 3 famílias hipotéticas (Aidae, Bidae e Cidae), e as espécie ancestrais *Xus aus* (ancestral das três famílias), e de *Zus bus* (ancestral de Bidae e Cidae).

3- A existência de híbridos, na natureza, pode ser resultado da retenção de características plesiomórficas, e não demonstram que as espécies que originaram os híbridos são as espécies mais próximas entre si. Isso foi demonstrado, por exemplo, por Rosen (1979), em um estudo de peixes do gênero *Xiphophorus*, no México e na América Central (Figura 10.5). Já para Mayr, com base no conceito biológico de espécie, casos de contatos secundários e hibridação eram considerados evidências de especiação incompleta.

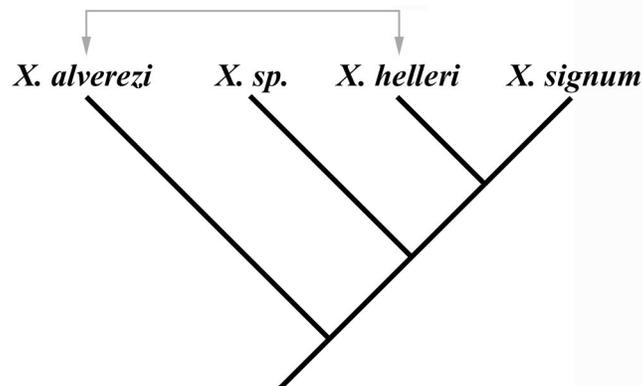


Figura 10.5. Cladograma mostrando as relações filogenéticas entre 4 espécies de peixes do gênero *Xiphophorus*. A linha em cinza indica a existência de híbridos entre as espécies *X. helleri* e *X. alvarezzi*. Entretanto, não foram encontrados híbridos entre as espécies mais próximas, *H. helleri* e *X. signum* (adaptado de Rosen, 1979).

4- As espécies podem ou não apresentar diferenças fenotípicas reconhecíveis. Espécies distintas podem ser muito semelhantes entre si. Nesses casos, são comumente

Princípios de Sistemática e Biogeografia – Capítulo 10: Conceito de Espécie denominadas espécies crípticas. Podem diferir em pequenos detalhes morfológicos, ou em características ecológicas ou comportamentais. Como exemplos clássicos de espécies crípticas são geralmente citadas as drosófilas *D. pseudoobscura* e *D. persimilis*. As duas espécies foram distinguidas, inicialmente, por diferenças cromossômicas e características ecológicas. Entretanto, posteriormente, foram encontradas diferenças morfológicas nas genitálias masculinas. Devido a existências das espécies crípticas, o número de espécies realmente existentes pode ser subestimado. Apenas um exame mais detalhado vai revelar a existência de mais de uma espécie onde, inicialmente, havia evidência de espécie única.

5- Uma única linhagem evolutiva não pode ser subdividida numa série de espécies, ancestral e descendentes. Entretanto, esse é um procedimento frequente, realizado por paleontólogos. As espécies assim delimitadas são denominadas espécies filéticas, paleoespécies ou cronoespécies. A delimitação de cada espécie passa a ser um processo arbitrário. Gingerich (1979), defensor da utilização desse conceito, considera que **espécie filética** é um “*segmento dividido arbitrariamente em uma linhagem evolutiva, que difere morfológicamente de outra espécie, na mesma ou em diferentes linhagens*”. Na Figura 10.6, a linhagem que apresenta anagênese acentuada é dividida em duas espécies, B e C. Porém, como apenas a anagênese é levada em consideração, a delimitação das espécies é arbitrária. Como não ocorreu cladogênese, B e C devem ser consideradas a mesma espécie. Para Darwin, esse seria o principal modo como ocorreria evolução. Segundo esse conceito, a espécie é considerada uma entidade abstrata, uma unidade de conveniência.

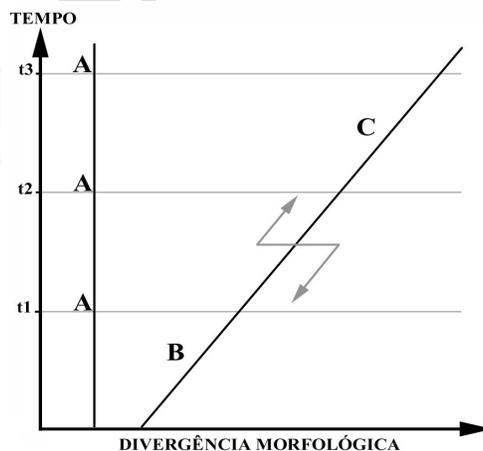


Figura 10.6. Diagrama mostrando a delimitação de espécies, segundo o conceito de cronoespécie. A linhagem A não apresentou anagênese, e apenas a espécie A é reconhecida. A outra linhagem apresentou anagênese, e duas espécies, B e C, são delimitadas arbitrariamente. Como na segunda linhagem não ocorreu cladogênese, B e C devem ser consideradas a mesma espécie.

6- Para vários cladistas, quando ocorre especiação cessa de existir a espécie ancestral e passam a existir duas ou mais espécies novas. Para outros cladistas, em alguns casos particulares, uma espécie ancestral poderia sobreviver ao evento da especiação (Wiley, 1979). Porém, não há como provar que isso tenha ocorrido. Nos exemplos abaixo, sempre há evidências de duas espécies atuais no instante t1, mas nem sempre há informações de como seria o ancestral no instante t0 (Figuras. 10.7-1-3).

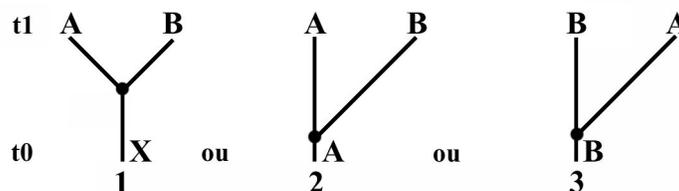


Figura 10.7. Cenários teóricos possíveis representados em árvores filogenéticas mostrando as relações entre a espécie ancestral e as espécies-filhas resultantes: **1**, X originou A e B, e cessou de existir; **2**, A originou B e continuou a existir como A; **3**, B originou A e continuou a existir como B.

Se houver heterobatmia (Figura 10.8), ou seja, cada espécie apresentar pelo menos uma apomorfia, fica demonstrado que A e B são distintas entre si, e que diferem, também, do ancestral X. As hipóteses representadas nas Figuras 10.7-2 e 10.7-3 são falseadas. Se não houver heterobatmia (Figura 10.8), não há como demonstrar se a ausência de apomorfia no ramo B é real ou resultado de falha operacional, ou seja, apomorfia existe, mas não foi encontrada. A hipótese representada pela Figura 10.7-2 não é falseada, mas também não pode ser corroborada.



Figura 10.8. Cladogramas mostrando as relações entre as espécies A e B: **1**, totalmente resolvido (com heterobatmia) e **2**, parcialmente resolvido (sem heterobatmia).

Para Hennig (1969), considerar a extinção da espécie ancestral quando ocorre a especiação é uma prática metodológica razoável, devido aos problemas relacionados com a classificação de espécies fósseis. Porém, esse não é um princípio biológico, mas sim metodológico. Além disso, considerar que a espécie ancestral se extinguiu reforça o fato de que ocorreu um evento cladogenético na história das duas linhagens, A e B.

Literatura Citada:

não distribuir