



Espeiação e seus mecanismos: histórico conceitual e avanços recentes

Speciation and its mechanisms: conceptual background and recent advances

Eduardo Colley

Pesquisador colaborador do Departamento de Zoologia/
Universidade Federal do Paraná.
Caixa Postal 19020
81531-980 – Curitiba – PR – Brasil
eduardocolley@yahoo.com.br

Marta Luciane Fischer

Professora do Laboratório Núcleo de Estudos do Comportamento
Animal/Pontifícia Universidade Católica do Paraná.
Rua Imaculada Conceição 1155
80215-901 – Curitiba – PR – Brasil
marta.fischer@pucpr.br

Recebido para publicação em novembro de 2011.

Aprovado para publicação em maio de 2012.

<http://dx.doi.org/10.1590/S0104-597020130005000013>

COLLEY, Eduardo; FISCHER, Marta Luciane. Espeiação e seus mecanismos: histórico conceitual e avanços recentes. *História, Ciências, Saúde – Manguinhos*, Rio de Janeiro, v.20, n.4, out.-dez. 2013, p.1671-1694.

Resumo

Apresenta uma abordagem histórica sobre conceitos gerais de espeiação e seus mecanismos, a partir das ideias primordiais até as teorias mais recentes que visam elucidar a origem da biodiversidade. Sabe-se que espeiação é um tema polêmico e complexo que abrange praticamente todas as linhas de pesquisa dentro da biologia, além da geologia e da paleontologia. O objetivo principal do artigo é clarificar os conceitos teóricos sobre a origem das espécies animais, na ordem cronológica em que foram estabelecidos, ao longo do desenvolvimento da biologia evolutiva como ciência.

Palavras-chave: evolução; espeiação; seleção natural; biodiversidade; Charles Darwin (1809-1882).

Abstract

This paper presents a historical approach on general concepts of speciation and its mechanisms, from the primordial ideas to the most recent theories that seek to elucidate the origin of biodiversity. It is common knowledge that speciation is a controversial and complex issue that encompasses virtually all the lines of research of biology, in addition to geology and paleontology. The main objective of the paper is to clarify the theoretical concepts on the origin of the animal species, in the chronological order in which they became established throughout the whole of the development of evolutionary biology as a science.

Keywords: evolution; speciation; natural selection; biodiversity; Charles Darwin (1809-1882).

O tema ‘especiação e seus mecanismos’, essencialmente, busca responder quais teorias foram elaboradas ao longo do tempo sobre como surgiu a diversidade biológica. A tentativa de elucidar a origem das espécies e a maneira pela qual elas se formam são os principais questionamentos dos biólogos evolucionistas (Regner, 2001; Wilkins, 23 dez. 2005). Essa foi a imprescindível pergunta que Charles Darwin (1859) sustentou ao longo de mais de vinte anos em busca do mistério dos mistérios, a origem de novos seres no planeta.

A maior característica da história da vida é o legado de constante mudança, ainda que as espécies apresentem aspecto aparentemente estável. Incontáveis tipos de forma de vida, entre plantas, animais e outros organismos, têm surgido e desaparecido, às vezes deixando indícios de sua existência em registros fósseis. Muitos desses, ainda que nem todos, possuem descendentes atuais que apresentam semelhança com seus ancestrais já extintos (Hickman, Roberts, Larson, 2001). As espécies têm sua origem na multiplicação de outras mais antigas que ocorre durante o processo evolutivo e sobrevivem por períodos variáveis de tempo. Nessa fase, elas podem ou não deixar descendentes e, então, se extinguem (Brown, Lomolino, 2006). O nascimento e a morte dos indivíduos em si são eventos distintos, facilmente reconhecíveis, mas com frequência é difícil admitir quando uma espécie está plenamente formada ou completamente extinta.

A observação da história evolutiva dos animais revela a existência conjunta de três grandes processos: anagênese, cladogênese e extinção. A anagênese é um processo que ocorre apenas em nível de espécie, alterando as características de um ramo filético sem provocar a divisão do próprio ramo. Se em uma espécie surgir e se fixar uma novidade evolutiva, conseqüentemente, todas as espécies descendentes serão herdeiras dessa modificação. Essa novidade pode ser resultado de mutação, que gera novos alelos, recombinação, seleção diferencial de genótipos e deriva genética que alteram sua frequência e eventualmente eliminam alelos (Amorim, 2002; Ruppert, Fox, Barnes, 2004; Wiley, 1981). De maneira distinta, a cladogênese ocorre quando há fragmentação de um ramo filético em dois ramos ou mais, isolados, que passam a evoluir independentemente. Nesse caso, ocorre o isolamento reprodutivo entre duas populações que, originalmente, formavam um único grupamento com fluxo gênico efetivo. O resultado é a divisão de uma espécie ancestral em duas espécies descendentes, isoladas reprodutivamente uma da outra (Mayr, 1963; Winston, 1999). Nesse processo, a vicariância e a dispersão podem atuar diretamente como agentes causais, como será visto com mais detalhe adiante. A extinção é um terceiro processo fundamental que altera o padrão de especiação dos animais, remodelando o direcionamento evolutivo das espécies de modo imprevisível.

Existem ainda casos de cladogênese reticulada, em que linhagens são unidas, reunidas e entrelaçadas à medida que são analisadas ao longo do tempo, como, por exemplo, naqueles que ocorre hibridização de duas espécies parentais para produzir uma única espécie descendente (Brooks, McLennan, 1991; Wiley, 1981). Episódios repetitivos de especiação, radiação e extinção de linhagens têm ocorrido durante toda a história da Terra para produzir a variedade de organismos atuais e aqueles conhecidos apenas pelo registro fóssil (Blackburn, Gaston, 2004; Coyne, 1994; Dobzhansky, 1973; Eldredge, 1985; Gould, 1980). De todas as espécies que já existiram, a maior parte foi extinta sem deixar descendentes. Entretanto, algumas linhagens obviamente sobrevivem a partir de uma descendência que remonta a um ancestral comum na origem da vida (Amorim, 2002; Brusca, Brusca, 2003).

Histórico conceitual – pré-darwiniano

Uma das primeiras ideias propostas em busca de responder sobre a origem da biodiversidade está no livro do Gênesis, na Bíblia (Papavero, Teixeira, 2001; Papavero, 2011). Essa visão se estabeleceu com a ascendência da Igreja católica entre os séculos V e XV e contribuiu para que permanecesse vigente durante toda a Idade Média. O texto do Gênesis considera que a diversidade biológica surgiu uma única vez em um local definido da Terra, o Éden, sendo esse o centro de origem primordial. Do monte Ararat, pós-dilúvio, centro de origem secundário, as espécies que saíram da arca de Noé se dispersaram para povoar o mundo (Thompson, 2000). No entanto, a descoberta pelos europeus de animais e populações humanas nos continentes longínquos obrigou os pensadores a buscar novas teorias para explicar a imensa diferença morfológica do crescente número de espécies que estavam sendo descritas (Kury, 2001). Nesse sentido, entre o século XVII e o XVIII foram propostas e perduraram ideias de que Deus criara as espécies separada e simultaneamente, cada qual em sua região, sendo o dilúvio um evento local (Papavero, Pujol-Luz, 1997).

Na contracorrente da intolerância vigente nesse período é que emergiram na Europa as bases da teoria moderna da evolução biológica, sendo a França o centro desse movimento. As primeiras ideias foram provavelmente desenvolvidas pelo filósofo Charles de Secondat Montesquieu (1689-1755) ao concluir que, no início da história da vida, devia haver poucas espécies que vêm se multiplicando desde então por meio de mecanismos naturais. Outro importante pensador e historiador natural foi Benoit de Maillet (1656-1738), cujo livro sobre evolução teve publicação póstuma em 1748. Nesse livro, Maillet sugere que os peixes foram precursores evolutivos das aves, mamíferos e do homem (Bergman, 2002; Castaneda, 1995; Francis, 2007).

Dentre os evolucionistas pré-darwinianos destacam-se os nomes de Pierre Lois Maupertuis (1698-1759) que, em 1751, concluiu em seu livro que novas espécies muitas vezes resultam de recombinação casual de diferentes partes de animais vivos. Por volta do mesmo período, o enciclopedista Frances Denis Diderot (1713-1784) ensinava que todos os animais evoluíram de um organismo primitivo. Esse organismo protótipo serviu como molde para todos os demais animais vivos por meio de seleção natural (Bergman, 2002; Ridley, 2004). O naturalista George Louis Buffon (1707-1788) foi quem primeiramente postulou que homens e outros primatas apresentam um ancestral comum e ainda que todos os animais apresentam um mesmo ancestral (Caponi, 2009, 2011; Castaneda, 1995). A ideia de Jean Baptiste Lamarck (1744-1829) de que a variação morfológica se dava pela progressão com aperfeiçoamento, a partir da transmissão de caracteres adquiridos, desviando a linha evolutiva das espécies, também influenciou a teoria darwiniana (Caponi, 2011; Francis, 2007; Ridley, 2004; Teixeira, 2009).

Contudo, é provável que a maior influência sobre a ideia central de Darwin tenha origem nas discussões evolutivas promovidas por seu avô Erasmus Darwin (1731-1802) em dois volumes do livro intitulado *Zoonomia*, publicado em 1794. Nessa obra Erasmus já considerava que a evolução poderia se dar pelo acúmulo de pequenas mudanças ocorridas ao acaso e estabelecidas por seleção natural (Bergman, 2002; Ridley, 2004). Robert Chambers (1802-1871) foi outro importante pensador pré-darwiniano. Seu livro *Vestiges of the natural history of creation*, publicado pela primeira vez em 1844, trouxe avanços relacionados à teoria

evolutiva e lançou o argumento de que o mundo natural “poderia ser melhor compreendido pelo apelo das leis da natureza do que por qualquer intervenção divina” (Chambers, 1847, p.94).¹ Sem o livro de Chambers, Darwin admite que jamais poderia ter escrito *A origem das espécies* (Bergman, 2002).

Outros personagens menos conhecidos, porém não menos importantes para o estabelecimento da teoria moderna da evolução, são escocês Patrick Matthew (1790-1874), que discutiu especificamente aspectos da seleção natural, e o naturalista inglês Edward Blyth (1810-1873), que publicou dois trabalhos sobre evolução e seleção natural em 1835 e 1837 (Bergman, 2002).

Histórico conceitual – a partir de Darwin

O estabelecimento da nova linha do pensamento evolutivo culminou com a apresentação do artigo de Charles Darwin (1809-1882) e dos ensaios evolutivos de Alfred Russell Wallace (1822-1913) à Sociedade Lineana de Londres, no dia 1º de julho de 1858. Entretanto, as ideias revolucionárias só se popularizaram e ganharam mais notoriedade um ano depois, com a publicação do livro de Darwin *Sobre a origem das espécies por meio da seleção natural* (Coyne, 1994; Teixeira, 2009). Apesar de Darwin não ter sido o primeiro a lançar a ideia evolutiva, foi enfim o primeiro que conseguiu ir além das fronteiras da ciência e estabelecer que a evolução das espécies ocorre ao longo do tempo por meio da mudança gradual na forma dos indivíduos de populações isoladas. E que tais mudanças culminariam na formação de novas espécies tendo a seleção natural como o principal mecanismo de especiação (Fernandez, 2009; Ridley, 2004).

Ainda assim, a resposta definitiva sobre ‘o mistério dos mistérios’ ou sobre a ‘origem das espécies’, que seria a especiação, não foi apresentada no livro publicado por Darwin, como o título da sua obra sugere. Essa resposta veio sendo formulada ao longo do aperfeiçoamento da proposta darwiniana a partir de novos fatos científicos que foram sendo revelados pela sistemática, ecologia, paleontologia, biogeografia e biologia molecular. A teoria de Darwin não explicava como os novos caracteres adquiridos por meio da seleção natural eram transmitidos ao longo das gerações. A busca por essa resposta é que conduziu à redescoberta das leis da hereditariedade de Gregor Mendel (1822-1884) no início do século XX. Sua importante contribuição para formulação da teoria darwiniana foi notada quando os evolucionistas perceberam que a seleção natural atuava sobre a mudança na frequência gênica, e não sobre o fenótipo, direcionando a mudança dos organismos dentro das populações (Eldredge, 1989; Freire-Maia, 1990; Silva, 2001). Essa noção surgiu como alternativa à ideia da época de que a transmissão dos caracteres se dava pela fusão de elementos paternos e maternos. A identificação do DNA como molécula responsável por essa herança também foi um importante passo que corroborou com a nova proposta (Fernandez, 2009; Freire-Maia, 1990). O ponto de maior destaque foi compreender que não é o indivíduo que se perpetua diferenciando-se em relação ao coespecífico ao longo das gerações, mas são os genes que o fazem por meio das informações contidas na molécula de DNA. E é a seleção natural que segrega e acumula os genes mais bem adaptados, os quais conduzem as mudanças na população, denominadas evolução (Fernandez, 2009; Teixeira, 2009).

Micro e macroevolução

A ideia inicial postulada por Darwin, quando integrada às descobertas de Mendel, estabeleceu que a mudança gradual da frequência gênica dentro de uma população ao longo das gerações era direcionada pela seleção natural para a formação diferenciada de subgrupos, subespécies ou do inglês *demes* (Dobzhansky, 1937a, 1937b, 1941, 1951). O desenvolvimento dessa noção evolutiva só foi obtido pelo aperfeiçoamento teórico do início do século XX, baseado inicialmente nas análises experimentais dos biólogos geneticistas Sewall Wright (1889-1988), Ronald Fisher (1890-1962), John Haldane (1892-1964) e Theodosius Dobzhansky (1900-1975) (Charlesworth, Lande, Slatkin, 1982; Silva, 2001). Esses pesquisadores baseavam seus estudos na mudança evolutiva resultante de nascimentos, mortes e de distintas características herdáveis dentro da população de organismos contemporâneos observados em laboratório ou em campo (Coyne, 1994; Teixeira, 2009). Esse foi o escopo prevaletente da teoria da evolução até meados da década de 1940, que culminou na elaboração da ‘nova síntese darwiniana’. O foco de estudo dos arquitetos da nova síntese era a genética de populações, que se preocupava com o resultado dos mecanismos de variação dos genes pela seleção natural, mutação, desvio genético e fluxo gênico. Essas pequenas mudanças em nível genético, e sua consequência lenta e gradual dentro de uma população, foram denominadas ‘microevolução’ (Arnold, Pfrender, Jones, 2001; Charlesworth, Lande, Slatkin, 1982; Erwin, 2000).

O consenso quanto às bases teóricas desse processo evolutivo foi mantido até que pesquisadores eminentes da época, como o paleontólogo George Simpson (1902-1984) e o zoólogo Ernst Mayr (1904-2005), enfatizaram que as taxas evolutivas podiam variar amplamente, mesmo dentro de uma única linhagem evolutiva (Mayr, 1963; Simpson, 1953). Os mesmo autores sugeriam que mudanças grandes e rápidas podiam ocorrer durante o processo de especiação. À medida que o estudo dos registros fósseis avançou, consequentemente passou a representar uma fonte de esclarecimento distinta sobre os padrões e processos da evolução. Nesse contexto é que, nos anos 1970, os paleontólogos Stephen J. Gould (1941-2002) e Niles Eldredge (1943-) desafiaram a lógica microevolucionista difundindo a ideia de que as mudanças evolutivas observadas no registro fóssil tendiam a ser marcadas por grandes eventos de especiação e extinção (Eldredge, Gould, 1972). A análise dos fósseis evidenciou que a evolução das espécies consistia de períodos longos sem mudança, denominados ‘estase’, intercalados por períodos de rápida mudança seguida de cladogênese. Esse padrão de especiação foi denominado ‘equilíbrio pontuado’. Tendo em vista que esse processo era responsável por divergências morfológicas acentuadas em nível de espécie e táxons superiores, eles denominaram tais mudanças ‘macroevolução’.

A partir da publicação do trabalho de Eldredge e Gould (1972) ficou evidente a controvérsia entre o ponto de vista tradicional microevolutivo e a nova perspectiva macroevolutiva. O aparente antagonismo entre as duas perspectivas evolutivas promoveu fervorosos embates científicos entre os defensores de cada uma das linhas de pesquisa microevolutiva (Bush et al., 1977; Charlesworth, Lande, Slatkin, 1982; Coyne, Orr, 2004; Lande, 1985; Wright, 1982) e macroevolutiva (Blackburn, Gaston, 2004; Eldredge, 1985; Erwin, 2000; Gould, 1980; Gould, Eldredge, 1977).

O mais importante dessa disputa é compreender que não há um ponto de vista certo e outro errado, mas cada um está avaliando o processo evolutivo com base em escalas diferentes (Jablonski, 2007). As perspectivas de ambos são complementares e necessárias para compreender a origem e formação de novas espécies (Arnold, Pfrender, Jones, 2001; Jablonski 2007). Os microevolucionistas lidam com mudanças evolutivas em escala genética e pequenas mudanças na morfologia dentro de populações, as quais estão relacionadas a diferentes características herdáveis. Tais mudanças podem ocorrer numa escala variável de tempo e acarretar uma alteração dentro da população quanto a biologia, ecologia e comportamento. Contudo essa variação temporal microevolutiva é considerada muito modesta quando comparada com a variação temporal macroevolutiva. Os macroevolucionistas lidam com mudanças em larga escala morfológica desde o surgimento de novas estruturas e padrões corporais até tendências evolutivas, irradiação adaptativa, relações filogenéticas entre espécies e grandes extinções em massa. Essas mudanças divergentes entre as linhagens de espécies monofiléticas e de táxons superiores é que podem ser reconhecidas no registro fóssil (Arnold, Pfrender, Jones, 2001; Coyne, Orr, 2004; Eldredge, 1985; Erwin, 2000; Gould, 1980; Gould, Eldredge 1977; Jablonski, 2007; Wrigth, 1982).

Conceito de espécie

Para melhor compreensão dos fatos se faz necessário determinar com clareza qual conceito de espécie está sendo levado em conta. Neste caso está sendo considerada a definição clássica, segundo o conceito biológico de Mayr (1942, 1963), que define espécie como uma população de organismos naturais que se entrecruzam e estão isolados reprodutivamente de grupos semelhantes por características biológicas ou biogeográficas. O principal critério empregado nesse conceito é o isolamento reprodutivo pré e pós-zigótico. Entretanto, ele não pode ser aplicado quando se está avaliando organismos fósseis, organismos exclusivamente assexuados ou híbridos viáveis e férteis. Visando suprir essa deficiência também está sendo levado em conta o conceito evolutivo definido por Wiley (1981). Nesse caso, espécie é considerada uma única linhagem de população ancestral-descendente que mantém sua identidade em relação a outras linhagens e que possui sua própria tendência evolutiva e destino histórico.

Síntese evolutiva

A contribuição de cada um dos evolucionistas das distintas áreas da ciência foi imprescindível para compreender a ação da mutação como um dos principais mecanismos produtores de diversidade. A diversidade é expressa pela frequência dos novos alelos que surgem na população, os quais variam principalmente em decorrência da seleção natural. Por sua vez, a seleção natural atua com maior força sobre as características genéticas, as quais devem prevalecer em detrimento de outras que serão transmitidas hereditariamente por meio da reprodução. Essa definição resumida pode ser considerada o cerne da teoria darwiniana somado ao conhecimento desenvolvido até a formulação da nova síntese evolutiva (Pigliucci,

2007, 2009). Outros mecanismos encarregados da variação da frequência dos alelos são representados pelo desvio genético, fluxo gênico e variação geográfica (King, 1995).

A partir do aperfeiçoamento recente das análises evolutivas, a tendência nos últimos anos tem sido de incorporar o conhecimento de mecanismos produtores de diversidade negligenciados durante a elaboração da síntese moderna (herança epigenética, diversidade genética adaptativa, análise genômica e potencial ecológico evolutivo). A incorporação desses novos conceitos representa uma extensão da nova síntese e indica que o paradigma da teoria evolutiva permanece em contínuo desenvolvimento (Pigliucci, 2007, 2009).

O estabelecimento das bases teóricas sobre a origem das espécies também favoreceu o debate filosófico sobre evolução. Trabalhos importantes incluem revisões sobre conceitos teleológicos da visão darwinista (Caponi, 2003; Castaneda, 1995) e abordagens dialéticas idiossincráticas (Regner, 2001; Silva, 2001; Wilkins, 2009).

O escopo do presente trabalho é a discussão biológica, e, nesse sentido, serão apresentados alguns dos principais aspectos dos mecanismos de especiação. O surgimento de novas espécies, ou seja, o processo de cladogênese de um ramo filético pode ocorrer por especiação alopátrica, também denominada especiação geográfica, pois ocorre quando as populações se tornam geograficamente isoladas a ponto de interromper o fluxo gênico entre elas até se diferenciar (Mayr, 1942, 1963). Por outro lado, quando o surgimento de novas espécies acontece dentro de populações espacialmente contíguas, tal processo é denominado especiação simpátrica (Smith, 1962, 1978). Esse modelo também pode ser denominado parapátrico ou estasipátrico, tendo em vista que as populações divergentes utilizam nichos distintos, mas permanecem em contato (Bush et al., 1977). Levando-se em conta esses processos de especiação, quando uma linhagem ancestral não se ramifica, mas é transformada em uma única espécie descendente, o processo é denominado especiação filética (Freire-Maia, 1990; Simpson, 1944; Wiley, 1981). O embasamento teórico descrito até aqui permitirá que o foco central do texto a seguir seja desenvolver uma revisão crítica sobre especiação e os avanços recentes a respeito de seus mecanismos.

Especiação: compreensão e avanços de seus mecanismos

O evento crucial para a origem de uma nova espécie é o isolamento reprodutivo. No caso dos animais, muitas espécies se distinguem por ser reprodutivamente isoladas, o que representa um elemento-chave na pesquisa sobre especiação. Dentro da biologia evolutiva existe consenso quanto à ocorrência de especiação alopátrica, ou seja, a formação de novas espécies em populações geograficamente isoladas de uma mesma espécie ancestral (Eldredge, 1985; Erwin, 2000; Freire-Maia, 1990; Gould, 1980; Gould, Eldredge, 1977; Mayr, 1942, 1963; Ridley, 2004).

A divisão de uma população amplamente distribuída em populações separadas por barreiras extrínsecas que limitam a dispersão dos indivíduos, conseqüentemente, impedirá que haja o fluxo gênico livre entre todas elas (De Queiroz, 1998). Entretanto, o isolamento por barreira por si só não representa um mecanismo de especiação. Ocorre que essas populações isoladas geograficamente estarão evoluindo de modo independente, e genes diferentes serão fixados em cada uma delas, seja por deriva ou por adaptação a ambientes heterogêneos em

resposta à seleção natural e ao desvio genético. Caso o fluxo genético entre as populações se mantenha constante, ambas sustentarão a coesão da espécie sem se diferenciar. A teoria da especiação alopátrica sugere que, em consequência do isolamento geográfico, o fluxo gênico é completamente interrompido, e as duas populações desenvolverão alguma característica nova que atuará como barreira intrínseca de isolamento reprodutivo (Mayr, 1942, 1963; Orr, Smith, 1998; Rice, 1987; Ritchie, 2007; Simpson, 1944).

Especiação alopátrica

Um dos melhores exemplos desse processo de isolamento com posterior radiação adaptativa pode ser observado a partir das aves conhecidas como tentilhões de Darwin. Esses pássaros são representantes da família *Thraupidae*, descendentes de uma única espécie continental que colonizou as ilhas do isolado arquipélago de Galápagos, no Equador, e ilhas Cocos, na Costa Rica (Hau, Wikleski, 2001). Os tentilhões de Darwin receberam essa denominação por ser um dos exemplos mais conhecidos de descendência com modificação estudada pelo naturalista inglês durante a viagem a bordo do *Beagle* (1831-1836) (Darwin, 1890). Esse caso seguiu sendo examinado por outros eminentes pesquisadores como David Lambert Lack (1988) e Jeffrey Podos (2001), com destaque para o trabalho desenvolvido pelo casal Peter e Rosemary Grant ao longo de mais de trinta anos (Grant, Grant, 2002, 2003, 2006, 2009).

Esses pássaros ilustram muito bem como uma variedade de espécies de aves pôde evoluir a partir de uma única linhagem ancestral. Inicialmente, os dados sobre a diversificação dos tentilhões foram obtidos por Darwin sem experimentação; no entanto, têm sido sistematicamente corroborados por numerosas análises posteriores (Gibbs, Grant, 1987; Grant, Grant, 2002, 2003, 2006, 2009; Podos, 2001; Vincek et al., 1997). Essas aves são representadas atualmente por 13 espécies no arquipélago de Galápagos (formado por 13 ilhas maiores e seis menores) e uma espécie na ilha Cocos, que variam desde a cor da plumagem e a forma do bico até outros aspectos morfológicos, comportamentais, biológicos, ecológicos e genéticos (Grant, Grant, 2006). A diversidade de espécies é resultante do isolamento sexual e variação ambiental nas diferentes ilhas e condicionada primeiramente pela pressão ecológica em relação às distintas fontes de alimento, conseqüentemente, desencadeando a radiação adaptativa em relação à morfologia do bico (Gibbs, Grant, 1987).

A forma do bico, no caso dos tentilhões, pode influenciar o comportamento reprodutivo. A pesquisa de Podos (2001) demonstrou que a forma do bico está associada com o tipo de canto que a ave entoa. As espécies com bicos pequenos produzem trinados rápidos e com maior variação de frequência, enquanto espécies com bicos grandes produzem trinados mais lentos com menor número de frequências. O tamanho do bico nessas aves está primeiramente relacionado com o tipo de alimento, sendo os menores bicos para sementes pequenas e os maiores para sementes grandes. Tendo em vista que os tentilhões de Darwin escolhem seus parceiros, pelo menos em parte, por meio do canto que entoam, uma mudança na dieta em longo prazo pode promover o isolamento reprodutivo.

Análises genéticas sugerem que a população fundadora era composta por um único grupo com mais de trinta indivíduos que chegou ao arquipélago entre seiscentos mil e cinco milhões de anos atrás (Vincek et al., 1997). A colonização inicial a partir de uma pequena população

fundadora que se dispersou através de uma barreira preexistente acelera a divergência entre as espécies. Isso se deve à reduzida variabilidade genética, às mudanças aleatórias na frequência dos alelos, à deriva genética e à seleção natural (Templeton, 1980). Depois de se diferenciarem isoladamente, certas populações invadiram áreas de outras ilhas previamente colonizadas, e, atualmente, cerca de dez espécies passaram a conviver simpatricamente (Hau, Wikleski, 2001).

Efeito fundador

O caso dos tentilhões de Darwin traz implícita a ideia de que a fauna existente no arquipélago de Galápagos se dispersou do continente para colonizar as ilhas. Isso porque esses pedaços de terra habitada localizados a mil quilômetros da costa sul-americana não se desprenderam do continente, mas têm origem vulcânica e foram formadas após erupções ocorridas entre nove e três milhões de anos atrás (Hau, Wikleski, 2001). Esse tipo de evento no qual alguns indivíduos se dispersam através de uma barreira preexistente colonizando uma região inabitada foi descrito por Mayr em 1954 (citado em Templeton, 1980) e denominado dispersão ou efeito fundador. Nesse caso, cada população fundadora sofre uma variação genética considerável em relação à população ancestral, tanto em termos de redução da variabilidade genética quanto em relação a mudanças aleatórias dos alelos devido à deriva genética (Wright, 1982). O mesmo autor enfatiza que deriva genética e seleção natural interagem com maior efeito sobre populações pequenas, gerando mudanças adaptativas radicais, o que, em grandes populações, a própria seleção impediria.

Para Mayr (citado em Templeton, 1980) o acúmulo de endogamia é a consequência mais importante do efeito fundador, tendo em vista que o resultado é a rápida e elevada mudança adaptativa. Esses efeitos foram largamente testados e corroborados cientificamente com a avaliação de populações naturais e artificiais de organismos vertebrados e invertebrados (Boileau, Heber, Schawartz, 1992; Carson, 1983; Gravilets, Hastings, 1996; Moreira et al., 2007; Sene, Carson, 1977; Templeton, 1980). O efeito fundador geralmente está associado à colonização de ilhas oceânicas distantes do continente, como foi o caso dos tentilhões em Galápagos. Contudo, ao longo da história evolutiva da biota da Terra, o mesmo efeito ocorreu em níveis micro e macroevolutivos com populações fundadoras tanto da flora, quanto da fauna, incluindo a espécie humana (Ramachandran et al., 2005). Essas populações, em suas distintas escalas, dispersaram-se e colonizaram diferentes locais antes desabitados e isolados da população original, como ilhas, cavernas, lagos, rios, montanhas, desertos, entre tantos outros.

Eventos vicariantes

Um evento distinto do efeito fundador, mas que também promove o isolamento de populações, acontece quando uma mudança ambiental separa uma população previamente conectada, criando uma barreira que impede a dispersão dos indivíduos e, conseqüentemente, o entrecruzamento. Ao contrário do efeito fundador, no qual indivíduos da população original se dispersam através de uma barreira geográfica, gerando isolamento, no caso em questão a população original é fragmentada em duas ou mais áreas pelo surgimento de uma barreira

geográfica que isola os indivíduos, impedindo o fluxo gênico (Wiley, 1988). Tais mudanças ambientais são denominadas ‘eventos vicariantes’, os quais, muitas vezes, têm o potencial de separar populações relativamente grandes, que, uma vez isoladas, podem responder independentemente às pressões do meio e se diferenciar, resultando em novas espécies. Os eventos tectônicos, por exemplo, podem acarretar a separação de parte de um continente, isolando populações antes unidas, ou, inversamente, massas continentais podem derivar, isolando oceanos outrora contíguos. Outros casos podem ser atribuídos à elevação do nível do mar e ao conseqüente isolamento de uma ilha em uma plataforma continental, bem como a eventos glaciais e à formação de grandes cadeias de montanhas que alteram a distribuição de um táxon e fragmentam sua população em grupos isolados (Brown, Lomolino, 2006; Carvalho, Almeida, 2011).

Os exemplos de vicariância permitem ao leitor compreender a dimensão que tais eventos exercem sobre a biota da Terra. A disciplina científica que está mais diretamente ligada às análises evolutivas relacionadas à vicariância é a biogeografia histórica. Está inserida nas ciências biológicas como um ramo da biogeografia e se dedica ao estudo das distribuições dos organismos e da história de suas linhagens envolvendo os padrões de variação da superfície da Terra (Brown, Lomolino, 2006; Carvalho, Almeida, 2011; Morrone, Crisci, 1995; Wiley, 1988).

O conceito de biogeografia histórica como se conhece atualmente pode ser considerado recente, tendo em vista seu rápido desenvolvimento científico nos últimos quarenta anos (Almeida, Santos, 2011). Esse fato se deve principalmente ao progresso crescente do conhecimento da diversidade biológica e sua distribuição geográfica em paralelo com o refinamento das informações sobre a geologia do planeta. Nesse sentido é importante ressaltar que o dispersionismo era o paradigma predominante em relação à distribuição da biota na Terra e era defendido pela maioria dos evolucionistas até depois da metade do século XX, quando ainda não havia evidências científicas de que os continentes se moviam.

O dispersionismo, em resumo, pressupõe que cada espécie se origina em um centro a partir do qual se dispersa em várias direções, produzindo diversidade de espécies por radiação adaptativa (Brown, Lomolino, 2006; Wiley, 1988). Entretanto, o padrão de distribuição de milhares de organismos filogeneticamente distantes e endêmicos, que apresentam distribuição disjunta, não podia ser explicado pelo dispersionismo. O primeiro pesquisador a reconhecer que esse padrão de distribuição da biodiversidade refletia a fragmentação de uma biota originalmente conectada e testar sua hipótese por meio de um método analítico foi o cientista italiano Léon Croizat (1894-1982) (Croizat, 1952, 1958, 1960, 1964). Seu trabalho de 1958 intitulado *Panbiogeography* demonstrou que plantas e animais de todo o planeta exibiam disjunção similar e que esses padrões de distribuição correspondiam ao legado relictivo de táxons ancestrais amplamente distribuídos no passado. Resumindo, Croizat concluiu que, se biotas inteiras tinham distribuições congruentes, não era porque os organismos se moviam entre os continentes, mas porque os continentes se moviam carregando as biotas (Craw, 1984; Ebach, 2004). Essa informação, atualmente muito familiar, representou há pouco mais de cinquenta anos uma mudança inovadora na perspectiva evolutiva e um salto conceitual para entender os mecanismos de especiação.

A ideia revolucionária foi inicialmente considerada um absurdo por biólogos evolutivos como Mayr e Simpson, que defendiam tenazmente o dispersionismo (Colacino, Grehan,

2003; Cracraft, 1975; Croizat, 1984; Fernandez, 2009). A corroboração da hipótese de Croizat só aconteceu a partir de 1967, com sistemáticas comprovações vindas do campo da geologia quanto ao movimento da crosta terrestre, formada por placas sobre magma, denominado tectônica das placas (Brown, Lomolino, 2006; Fernandez, 2009; Wiley, 1988). Apesar de a abordagem panbiogeográfica proposta por Croizat possuir significativas falhas (desde erros técnicos, disjunções baseadas em uma sistemática questionável e a total rejeição das visões alternativas como dispersão, transposição de barreiras e deriva continental), ele foi o primeiro a propor um método formal para inferir sobre a distribuição pretérita da biodiversidade a partir do cenário atual.

A partir do aperfeiçoamento de sua síntese e metodologia, a panbiogeografia de Croizat se consolidou como uma escola de biogeografia muito utilizada. Posteriormente, outros métodos de análise para tentar reconstruir a origem, distribuição histórica e extinção dos táxons ao longo do tempo evolutivo foram desenvolvidos, como: a biogeografia de vicariância, biogeografia cladística e a filogeografia. Os biogeógrafos são como historiadores que buscam compreender a evolução da biodiversidade no espaço geográfico ao longo do tempo. As evidências dessa história, no entanto, muitas vezes desaparecem no caminho da evolução ou são obscurecidas por outros sinais históricos conflitantes. Por esse motivo é que o resultado dos estudos biogeográficos frequentemente demonstra congruência apenas parcial entre a história evolutiva dos táxons e das áreas em que eles são encontrados (Parenti, Humphries, 2004). Uma parcela dessa imperfeição se deve ao fato de que táxons de uma linhagem muitas vezes apresentam histórias vicariantes simultâneas à história de dispersão e extinção. Na biogeografia, os métodos analíticos se propõem justamente a lidar com essa falta de congruência do registro histórico deixado pela evolução biológica e espacial dos táxons (Almeida, Santos, 2011; Walter, 2004). Como, porém, o objetivo do presente trabalho é a especiação e o avanço recente na compreensão dos seus mecanismos, os diferentes métodos de análise biogeográficos não serão contemplados neste artigo.

Especiação simpátrica

Ao longo do desenvolvimento da teoria sintética clássica da evolução muitos biólogos evolutivos, como Mayr (1942, 1963), consideravam que a especiação só ocorria precedida pelo isolamento geográfico. Entretanto, Smith (1962, 1978) demonstrou que, em alguns casos, poderia haver diferenciação de espécies dentro de populações espacialmente contíguas, pelo processo denominado 'especiação simpátrica'. Desde esse período inicial de análises, muitas evidências científicas têm corroborado em seu favor, ganhando até a aceitação de muitos céticos (Orr, Smith, 1998; Coyne, Orr, 2004). Existem quatro critérios para diferenciar especiação simpátrica de não simpátrica, os quais devem ser atendidos para que de fato ela ocorra: as novas espécies devem se distribuir por áreas sobrepostas; a especiação deve ser completa (conceito biológico e evolutivo); necessariamente devem ser espécies irmãs ou monofiléticas; e a história evolutiva biogeograficamente deve evidenciar que a especiação alopátrica é improvável (Bolnick, Fitzpatrick, 2007). Na natureza, têm sido observados dois tipos de especiação simpátrica que atendem esses critérios e são denominadas 'seleção disruptiva' e 'alterações cromossômicas'.

Seleção disruptiva

O primeiro caso pode ocorrer quando fortes pressões seletivas fazem com que uma determinada população se adapte a dois ou mais regimes ambientais diferentes (ou nichos), gerando isolamento progressivo das subpopulações e, por fim, resultando em especiação (Rueffler et al., 2006). A revisão da literatura mostrou que a especiação simpátrica disruptiva é, sem dúvida, a mais bem documentada dos dois modelos simpátricos de especiação e a que apresenta o maior número de análises empíricas corroboradas (Barluenga et al., 2006; Bush et al., 1977; Kocher, 2004; Meyer, 1993; Rice, 1987; Rice, Salt, 1988, 1990; Savolainen et al., 2006; Schliewen, Tautz, Paabo, 1994; Sorenson, Sefc, Payne, 2003; Zardoya et al., 1996).

Alguns dos casos mais convincentes apresentados nesses estudos envolvem a radiação adaptativa e a divergência da flora e fauna em ilhas oceânicas (Savolainen et al., 2006) e em lagos isolados (Kocher, 2004; Meyer, 1993; Schliewen, Tautz, Paabo, 1994; Zardoya et al., 1996), nos quais algumas poucas linhagens fundadoras se ramificam em centenas de espécies. As espécies resultantes exibem enorme variação na morfologia, principalmente relativa à especialização para dieta, além de coloração e comportamento relacionado ao acasalamento.

Contrariamente, alguns céticos sustentam a hipótese de repetidas colonizações, seguidas de alopatria e eventos vicariantes crípticos para explicar a especiação, ainda que se tratando de áreas isoladas (Mayr, 1942, 1963; Taylor, McPhaill, 2000). No entanto, para todos esses casos a explicação mais parcimoniosa é que houve diferenciação das espécies ao explorar os diferentes recursos disponíveis em condições simpátricas (Bolnick, Fitzpatrick, 2007). Esses autores ressaltam que existe uma série de casos de especiação simpátrica em configurações geográficas semelhantes que ainda não foram analisadas. Um bom exemplo a ser avaliado é o caso dos moluscos terrestres de ilhas isoladas, que sugerem a seleção disruptiva na exploração de nichos distintos como uma força poderosa para produzir especiação, mesmo na ausência de isolamento geográfico (Cowie, 1995; Cowie, Holland, 2006; Grunder et al., 2008). Estudos baseados em táxons diversos evidenciam que a seleção natural originada pela mudança de ecossistemas ou colonização de novos *habitat* pode causar uma adaptação divergente extremamente rápida, representando papel fundamental na especiação (Orr, Smith, 1998).

Thompson (1988) realizou uma revisão sobre a coevolução entre plantas e os processos ecológicos evolutivos de insetos fitófagos. Esses dados indicaram que a especiação simpátrica por seleção disruptiva pode ser comum para esse grupo de insetos, bem como em parasitas animais, os quais são altamente especializados em relação a plantas e hospedeiros (Rice, 1987; Rueffler et al., 2006). Na teoria, a seleção para encontrar um novo hospedeiro poderia potencialmente conduzir uma população simpátrica a diferenciação e especialização rápida. Ainda que os organismos ocorram espacialmente próximos o bastante para acasalar, eles não o fazem, tendo em vista que o acasalamento ocorre frequentemente dentro do hospedeiro.

Um exemplo bastante claro desse efeito é observado em *Gyrodactylus Nordmann*, 1832, *Monogenea (Platyhelminthes)* que reúne mais de quatrocentas espécies ectoparasitas de peixes (Zietara, Lumme, 2002). Esses autores explicam que a especiação e a radiação adaptativa devidas à mudança de hospedeiro têm sido a hipótese apresentada para justificar a riqueza incomum das espécies do gênero. Segundo Boeger, Kritsky e Pie (2003), o aumento da diversificação

desse grupo é resultado composto das características biológicas, que facilitam a adaptação e, conseqüentemente, reduzem a mortalidade. Entre essas características, as inovações consideradas mais importantes são a hiperviviparidade e a partenogênese.

Entre os *Gyrodactylidae*, outra característica que tem desempenhado papel importante na viviparidade é a capacidade de transmissão como adultos. Nesse sentido, a habilidade de transmissão contínua ao longo de toda a vida aumenta o sucesso de especiação do parasita, que pode migrar para um organismo menos resistente dentro de uma população de novas espécies de hospedeiros. Essa oportunidade de migração também aumenta quando comparada com outras espécies parasitas que só realizam a transmissão uma única vez, durante o estágio larval. Portanto, no percurso da evolução, a mudança para uma nova espécie de hospedeiro deve preceder o evento de especiação e guiar as demais alterações necessárias, como a resistência mecânica, tolerância contra defesas e elevada capacidade de explorar os novos recursos (Kuusela, Zietara, Lumme, 2008; Zietara, Lumme, 2002). Essas características são comumente observadas entre os *Gyrodactylidae*, tanto em análises empíricas quanto experimentais (Kuusela, Zietara, Lumme, 2008). No caso dessa família, a aquisição da capacidade de transmissão contínua após a perda evolutiva dos ovos adesivos foi uma inovação essencial (Boeger, Kritsky, Pie, 2003).

Um recente estudo (Bueno-Silva, Boeger, 2009) registrou a ocorrência de *Gyrodactylus corydory* explorando duas espécies de hospedeiro simpátricas, *Corydoras paleatus* (Jenyns, 1842) e *Corydoras ehrhardti* (Steindachner, 1910) (Bueno-Silva, Boeger, Pie, 2011). Diante disso, duas hipóteses foram propostas: a primeira é de que a espécie parasita pode utilizar indiscriminadamente duas espécies de hospedeiros simpátricos sem qualquer evidência de especiação; e a segunda é que *G. corydory* é composta de duas linhagens adaptadas a espécies hospedeiras distintas e exclusivas que coexistem simpatricamente.

A primeira alternativa seria confirmada se não houvesse distinção genotípica seguida de preferência de hospedeiro entre as possíveis linhagens existentes, embora a plasticidade morfológica pudesse estar presente. O segundo caso seria evidenciado se a distinção morfológica fosse corroborada geneticamente e a escolha do hospedeiro não fosse aleatória. Contudo, ainda que a distinção entre as linhagens fosse evidente, esta poderia ter ocorrido por especiação alopátrica (Mayr, 1942, 1963; Taylor, McPhaill, 2000). Portanto, o cenário atual de simpatria entre as espécies seria resultado de um contato secundário, a partir da eliminação do evento vicariante. O resultado da investigação de Bueno-Silva, Boeger, Pie (2011) mostrou estruturalmente a existência de dois clados geneticamente distintos, bem como pelos dados morfométricos. Entretanto, a fraca relação entre os dados genéticos e morfométricos reforça a existência de elevada plasticidade dos representantes de *Corydoras*. Ainda assim, a existência dos dois clados com limitado fluxo gênico sugere que *G. corydory* representa no momento duas espécies crípticas com menos de um milhão de anos. Esses dados refletem o modelo de especiação simpátrica contínua de Rice (1987) e Rueffler et al. (2006) como exemplo de casos semelhantes cientificamente documentados.

Alterações cromossômicas

O segundo caso de especiação simpátrica, denominado alterações cromossômicas, é observado com menos frequência na natureza, entre os animais (Rieseberg, 2001), quando

comparada com a origem e evolução de vegetais silvestres e cultivados (para uma revisão sobre esse tipo de especiação em vegetais, ver Shifino-Wittmann, 2004; Soltis, Soltis, Tate, 2003). As alterações cromossômicas podem conduzir ao rearranjo do material genético do progenitor durante a meiose ou de um embrião durante a fertilização ou no início do desenvolvimento (Regateiro, 2003).

No caso de animais, que é o foco deste trabalho, essas alterações podem reduzir a fertilidade em híbridos heterozigotos e, portanto, muitos pesquisadores têm questionado qual seria o papel desempenhado por esse rearranjo na especiação de populações simpátricas (Rieseberg, 2001). Segundo um dos pontos de vista, essas alterações representam o mecanismo principal no curso da especiação (Wolfe, 2003). Opinião alternativa, e também mais difundida, sugere que o acúmulo de diferenças cromossômicas entre populações favorece apenas ocasionalmente as especiações (Coyne, Orr, 2004; Sites et al., 1990). A maior razão para duvidar da importância do papel da alteração do cariótipo na especiação inclui quatro questões que são mais facilmente encontradas na literatura.

Primeira, a observação de inúmeros casos de rearranjos demonstra pouco efeito sobre a fertilidade (Coyne et al., 1993); segunda, dificilmente essas alterações são fixadas na população, tendo em vista que em geral estão associadas a cromossomos recessivos (Lande, 1985); terceira, a ineficácia das supostas diferenças cromossômicas de atuar como uma barreira ao fluxo gênico (Barton, 1979); quarta, a percepção de que os eventos, pré-reprodutivo e isolamento por barreira, devem preceder o rearranjo cromossômico no processo de especiação e, portanto, são mais propensos a desencadeá-la (Schemske, 2000; Schluter, 2001).

Ainda assim, Rieseberg (2001) assume que existem modelos na natureza nos quais a diferença adaptativa associada à reorganização cromossômica induz à formação de uma população distinta que pode ocupar novos nichos mesmo em contato com a população ancestral (direcionando ao mecanismo de seleção disruptiva). Porém, a primeira dificuldade que surge é a fixação dos novos arranjos não dominantes na população. Isso poderia ocorrer ao acaso por meio da deriva genética em uma população pequena ou homozigota, isto é, endogâmica (Lande, 1985). A dificuldade é acentuada no caso de populações simpátricas, quando o contato com indivíduos do grupo original pode favorecer a perda da mutação. Por outro lado, nessas populações a alteração cromossômica pode ser fixada pela ocorrência de um evento que favoreça o isolamento dos indivíduos mutantes. Essa hipótese foi testada e corroborada por Baker e Bickham (1986) a partir de dois modelos que suprimem os problemas teóricos associados à fixação das mutações não dominantes e fornecem exemplos convincentes de especiação cromossômica na natureza.

O primeiro modelo, denominado 'rearranjo', pode ocorrer se mutações forem neutras em relação aos heterozigotos dominantes, e, por um efeito de fusões cumulativas, gerarem um isolamento da população ancestral. No segundo, denominado 'homologia monobraquial' ou 'robertsoniana' (em homenagem ao professor Robert Matthey, o primeiro a descrever esse modelo), a especiação resulta da fusão por escolha independente entre os indivíduos com o novo arranjo, conduzindo mais rapidamente a diferenciação.

As alterações cromossômicas são vistas como uma fonte instantânea de especiação sem formas de transição (Haddad, Pombal Jr., Batistic, 1994), e possivelmente estão envolvidos na evolução de grupos de vertebrados roedores, equídeos, quirópteros e primatas (Bush et al., 1977).

Segundo Regateiro (2003), as alterações cromossômicas algumas vezes podem mudar o número de cromossomos, e isso ocorre de duas maneiras: quando um único cromossomo se quebra e se combina com outro, alterando o número de cromossomos para mais ou para menos (aneuploidia); ou quando um conjunto inteiro de cromossomos é transmitido ao descendente, alterando o número em múltiplos (poliploidia).

A poliploidia pode surgir dentro de uma população (autopoliploidia) ou como resultado da hibridização entre populações de espécies irmãs, ou seja, monofiléticas (alopoliploidia) (Brown, Lomolino, 2006). A distinção entre os dois casos em populações naturais não é fácil: para alguns autores, a autopoliploidia é mais frequente (Haddad, Pombal Jr., Batistic, 1994), enquanto outros consideram a aloploidia o evento principal desse tipo de especiação (Evans et al., 2005). Esses autores explicam que a maior frequência de aloploidias ocorre pelo fato de eles possuírem um genoma maior do que a espécie parental e serem intermediários quanto a determinadas características, o que lhes confere maior capacidade de competição em determinados *habitat*.

A poliploidia em especial é evento considerado recorrente entre anfíbios anuros, sendo conhecidas mais de vinte espécies de sapos de oito famílias com poliploidia variando entre $4n$ e $12n$ (Evans et al., 2005; Haddad, Pombal Jr., Batistic, 1994; Martino, Sinsch, 2002). Várias espécies diploides e tetraploides de anfíbios têm sido investigadas detalhadamente com o objetivo de entender se os pares de espécies correspondem a linhagens evolutivas em comum ou independentes (Pombal, Haddad, Kasahara, 1995; Evans et al., 2005; Haddad, Pombal Jr., Batistic, 1994; Martino, Sinsch, 2002).

A diferença no número dos cromossomos em geral está associada à divergência geográfica e a comportamentos reprodutivos, como vocalização pré-cópula, que representa uma forma de isolamento reprodutivo entre as espécies (Stock et al., 2001); o que caracteriza justamente os casos de aloploidia. Uma exceção à regra parece ser *Phyllomedusa distincta* ($2n$) e *Phyllomedusa tetraploidea* ($4n$), que apresentam vocalização muito semelhante, distribuição geográfica sobreposta e elevadas taxas de hibridização (Haddad, Pombal Jr., Batistic, 1994); o que caracteriza um exemplo clássico de autopoliploidia. Diante dessas variadas formas de possíveis alterações cromossômicas em anfíbios com subsequente especiação é que foi realizado um trabalho para avaliar a população diploide e tetraploide de *Odontophrynus americanus* (Duméril, Bibron, 1841) na província de Córdoba, região central da Argentina (Martino, Sinsch, 2002).

Os autores examinaram três caracteres independentes (morfologia externa, vocalização e aloenzimas) para saber se os dois grupos representam espécies crípticas distintas ou a mesma espécie, como tem sido considerado até o presente. Os resultados foram comparados com o mesmo tipo de análise realizada para espécie congênica e simpátrica *Odontophrynus occidentalis* (Berg, 1886). A análise multivariada de 15 caracteres morfométricos indicou notável diferenciação entre as duas populações, mas não o suficiente para uma discriminação precisa (taxa de 25% de erro). Entretanto, garantiu 100% de acerto em comparação a *O. occidentalis*. Por outro lado, a vocalização garantiu a distinção entre os três grupos analisados de diploides, tetraploides e da espécie irmã. Assim como a aloenzima, que, apesar de mostrar a íntima relação entre as espécies, apontou uma distância suficiente que permitiu a separação dos três táxons analisados. Portanto, Martino e Sinsch (2002) concluíram que o grau de diferenciação entre

diploides e tetraploides, aliado a uma distribuição geográfica não sobreposta, corresponde a duas espécies distintas. Desse modo, o táxon *O. americanus* se refere às espécies tetraploides, encontradas ao sul; e uma nova espécie, *O. cordobae*, foi descrita (Martini, Sinsch, 2002), correspondente às espécies diploides distribuídas mais ao norte.

Especiação filética

O segundo modo pelo qual se reconhece a diferenciação de espécies é denominado ‘especiação filética’ (Mayr, 1963; Wiley, 1981) ou ‘evolução filética’ (Simpson, 1944, 1953; Freire-Maia, 1990).

A inferência sobre eventos de especiação filética leva em conta a mudança na morfologia da linhagem de um táxon em camadas estratigráficas, no qual se observa a substituição de organismos semelhantes por outros sucessivamente mais jovens numa sequência evolutiva denominada ‘cronoespécie’ (Benton, Pearson, 2001). A versão mais comum para definir evolução filética em trabalhos de língua inglesa associa esse modelo de especiação como sinônimo da ‘nova síntese darwiniana’ (Eldredge, Cracraft, 1980; Freire-Maia, 1990). A ênfase do processo se dá por uma transformação lenta, contínua e gradual da espécie ancestral em outra descendente. Essencialmente, considera-se que as atribuições genéticas e fenotípicas de uma determinada espécie se modificam a tal ponto que sua população, ao longo do tempo, pode ser reconhecida como uma espécie distinta. Em outras palavras, corresponde à transformação, com o tempo, de uma espécie em outra, sem a ramificação da linhagem.

Por esse motivo, em geral, essa série de transformação homóloga é inferida a partir do registro fóssil em que se observa uma alteração da condição mais antiga (plesiomórfica) em outra mais recente (apomórfica). Em alguns casos, também são realizados estudos utilizando táxons atuais incluindo análises genéticas, nos quais o objetivo é avaliar as taxas de especiação dentro das linhagens (Mindell, Sites, Graur, 1990). Contudo, considera-se que apenas a linha de pesquisa fóssil tem sua premissa e suas hipóteses reconhecidamente relacionadas à investigação de tal processo (Eldredge, Cracraft, 1980).

O primeiro ponto polêmico do debate sobre especiação filética diz respeito ao fato de que, segundo seus críticos, tal modelo teórico não é reconhecido conceitualmente como um processo real de especiação (Eldredge, Cracraft, 1980; Gould, Eldredge, 1977; Wiley, 1981). O conceito de especiação filética esbarra primeiramente na definição de espécie biológica e evolutiva, tendo em vista que, com base nessas definições, tal processo não pode transformar a população de uma espécie indiscriminadamente em outra (Wiley, 1981). Isso porque, nessa situação, não há evidência de isolamento reprodutivo e, conseqüentemente, rompimento da linhagem filética parental entre a população ancestral e a população descendente (Eldredge, Cracraft, 1980). Nesse caso, não existem espécies diferentes e sim uma variação dentro da mesma população, o que, por fim, invalidaria a hipótese de especiação.

Outra versão descrita para definir especiação filética observada na literatura foi estabelecida por Simpson (1944) como sendo um processo igualmente contínuo e gradual (direcional, mas não necessariamente de maneira retilínea) da transformação dentro de uma linhagem evolutiva através do tempo, sem ramificação da linhagem. A definição difere da anterior pelo fato de que as alterações das características (genéticas e fenotípicas)

abrangem diferentes categorias supraespecíficas como gênero, subfamílias ou família. O que, na natureza, corresponderia à progressão de uma linhagem filética (individual ou múltipla) confinada em uma zona evolutiva ampla. Seguindo esse ponto de vista, existem autores que consideram, portanto, o processo de anagênese sinônimo de especiação filética quando, na realidade, não são (Brooks, McLennan, 1991; Freire-Maia, 1990; Wiley, 1981). Assim, como descrito na introdução, a definição de anagênese aceita neste artigo baseia-se em um processo que ocorre apenas em nível de espécie, alterando as características de um ramo filético pela fixação de novidades evolutivas sem provocar a divisão do próprio ramo e sem gerar especiação.

O modelo firmado na definição de Simpson (1944) tem sido severamente criticado por ser considerado o reflexo de extrapolação injustificada dentro de uma visão inapropriadamente muito longa de escala temporal (Eldredge, Gould, 1972, 1974; Gould, Eldredge, 1977). Os criadores da teoria do equilíbrio pontuado consideram que a forma e as taxas de especiação observadas dentro da linhagem evolutiva, ou seja, o aparecimento de espécies novas ocorre de maneira súbita, intercalado por longos períodos sem mudança. Para tanto, se baseiam em estudos realizados com diferentes organismos fósseis que revelam a ocorrência de espécies durante períodos entre cinco e dez milhões de anos ou mais sem evidência do acúmulo de mudanças intrínsecas (Eldredge, 1989).

As evidências da ocorrência de especiação filética são ainda consideradas escassas, ao ser observadas por registro fóssil, além de refletir uma série de transformações irregulares que recupera apenas uma parte da história (Eldredge, 1989; Wiley, 1981). Assim, os pontualistas consideram que a interpretação dos registros fósseis revelaria uma linha de evolução filética, tendo em vista a falta de registros das espécies menos adaptadas que teriam se extinguido após cada cladogênese. Portanto, o resultado observado seria o acúmulo de cladogêneses filtradas por forças que direcionam a seleção de espécies e que, desse modo, tornaria causal a associação entre evolução filética e especiação.

Como visto, a especiação é a consequência de uma gama de fatores intrínsecos e extrínsecos sobre uma população e envolve a ocorrência de eventos estocásticos e determinísticos que não obrigatoriamente obedecem a uma frequência. Portanto, diante dessas divergências conclui-se que a pluralidade dos processos micro e macroevolutivos e dos padrões de anagênese e cladogênese observados ocorrendo de forma gradual ou pontuada pode ser considerada real.

Certamente esse debate permanece em aberto e ainda poderá enriquecer muito a atual perspectiva de especiação. E o trabalho conjunto de biólogos evolutivos e paleontólogos permitirá minimizar as incertezas sobre o modo pelos quais certas linhagens sofreram especiação no passado.

Considerações finais

Tratar de especiação como tema central de um artigo é tarefa extenuante, e discorrer em detalhes sobre cada um dos seus mecanismos representa um trabalho desafiador. Por isso, buscou-se realizar uma abordagem histórica sobre especiação animal, desde as primeiras hipóteses sobre a origem das espécies, passando pela proposta da síntese darwiniana até seu desenvolvimento atual. Ficou claro que Darwin não foi o primeiro a propor uma teoria

evolutiva para as espécies, tendo em vista que seus antecessores evolucionistas já haviam discorrido sobre todos os principais aspectos contemporâneos relacionados à evolução. Contudo, Darwin teve a magnífica capacidade de sintetizar as evidências evolutivas de modo convincente e compreensivo, em que a seleção natural atua como um mecanismo de especiação que promove a evolução.

Tradicionalmente, desde Darwin, a tendência tem sido considerar que as taxas de mudanças genéticas e fenotípicas variam em frequência regular e linear, seguindo um processo de anagênese, até a diferenciação total da espécie ancestral em distintas espécies descendentes. Essa linha de pensamento foi reforçada pela inclusão do impulso molecular como novo fator de importância micro e macroevolutiva, desencadeada com as redescobertas das leis de Mendel e aperfeiçoada pelos trabalhos de genética populacional.

Entretanto, o conceito estabelecido pela teoria do equilíbrio pontuado quanto à taxa evolutiva temporal e dentro das linhagens observadas nos registros fósseis reacendeu o debate sobre as bases teóricas da evolução das espécies. Os pontualistas consideram que o surgimento de novas espécies ocorre a partir de mudanças adaptativas concentradas em episódios curtos na escala evolutiva, que são revelados por rápidos eventos de cladogênese precedidos e seguidos por intervalos extensos sem variação.

Outra importante influência sobre a diversificação das espécies se dá pela ocorrência de eventos de extinção em massa que interrompem transversalmente a evolução das linhagens sem considerar o estágio de adaptação relacionado às intensas mudanças ambientais. Por isso, as extinções em massa eliminam adaptações evolutivas complexas, redefinindo a seleção de genes e o caminho de adaptação das espécies ao ambiente e, conseqüentemente, redirecionando a história evolutiva. Por outro lado, sem a ocorrência dos episódios de extinção em massa, o surgimento de novidades evolutivas que marcaram alterações em larga escala taxonômica e que serviram de alicerce para macroevolução seriam raramente observados na história filogenética.

Os processos de especiação alopátrica, simpátrica e filética descritos ao longo do trabalho serviram de base para discutir cada um dos mecanismos de especiação que foram analisados em importantes estudos científicos desenvolvidos no passado e no presente. Os distintos pontos de vista evolutivos foram apresentados imparcialmente, lançando luz aos debates que fizeram parte do progresso científico sobre especiação e seus mecanismos. Por fim, foi visto que atualmente existe um consenso de que a especiação pode ocorrer a partir do isolamento reprodutivo por alopatria. Porém, ainda há uma enorme discordância em relação à diferenciação de espécies que vivem em populações simpátricas e, principalmente, em relação aos mecanismos que promovem os diferentes tipos de especiação. Contudo, entre os três processos de especiação apresentados, o modo de especiação filética é o que apresenta maior resistência em ser aceito, tendo em vista a falta de critério no delineamento teórico, bem como no estabelecimento dos métodos de análise que corroboram tal processo.

Ainda existem muitos pontos discutíveis sobre eventos, taxas, frequência, processos e os padrões de especiação, além de muitos aspectos negligenciados que ainda devem ser analisados, principalmente a partir do aperfeiçoamento teórico e tecnológico. O tema especiação abrange praticamente todas as linhas de pesquisa dentro da biologia, além da geologia e paleontologia. Por isso é que a resposta à pergunta de Darwin sobre o ‘mistério dos

mistérios' vem sendo construída ao longo dos anos a partir da contribuição de pesquisadores especialistas de distintas áreas estimulados por novas descobertas científicas e tecnológicas. Porém, mesmo que um grande avanço tenha sido alcançado nas últimas décadas, um progresso muito superior ainda se faz necessário para reconstruir os cenários reais de especiação. E nesse sentido é preciso ter em mente que o problema básico da evolução como um todo é tão amplo que não se pode tentar encará-lo com uma única disciplina científica. Ao mesmo tempo, é importante saber que não existe um processo universal de especiação, mas há uma enorme variação de mecanismos agindo sobre organismos distintos em contextos históricos e ambientais específicos.

NOTA

¹ Nessa e nas demais citações em língua estrangeira, a tradução é livre.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, Eduardo A.B.; SANTOS, Charles Morphy. Lógica da biogeografia de vicariância. In: Carvalho, Cláudio J.B.; Almeida, Eduardo B. *Biogeografia da América do Sul: padrões e processos*. São Paulo: Roca. p.52-62. 2011.
- AMORIM, Dalton de Souza. *Fundamentos de sistemática filogenética*. São Paulo: Holus. 2002.
- ARNOLD, Stevan J.; PFRENDER, Michael E.; JONES, Adam G. The adaptive landscape as a conceptual bridge between micro and macroevolution. *Genetica*, Dordrecht, v.112-113, n.1, p.9-32. 2001.
- BAKER, Robert J.; BICKHAM, John W. Speciation by monobrachial centric fusions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Washington, v.83, n.21, p.8245-8248. 1986.
- BARLUENGA, Marta et al. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. *Nature*, London, v.439, n.9, p.719-723. 2006.
- BARTON, Nick. Gene flow past a cline. *Heredity*, Cardiff, v.43, n.3, p.333-339. 1979.
- BENTON, Michael; PEARSON, Paul. Speciation in the fossil record. *Ecology & Evolution*, London, v.16, n.7, p.405-411. 2001.
- BERGMAN, Jerry. Did Darwin plagiarize his evolution theory? *Technical Journals*, New York, v.16, v.3, p.58-63. 2002.
- BLACKBURN, Tim M.; GASTON, Kevin J. Macroecology. *Basic and Applied Ecology*, Berlin, v.5, n.1, p.385-387. 2004.
- BOEGER, Walter A., KRITSKY, Delane C.K., PIE, Marcio R. Context of diversification of the viviparous *Gyrodactylidae* (Platyhelminthes, Monogeneoidea). *Zoologica Scripta*, Oslo, v.32, n.5, p.437-448. 2003.
- BOILEAU, Marc G.; HEBER, Paul D.N.; SCHAWARTZ, Steven S. Non-equilibrium gene frequency divergence: persistent founder effects in natural populations. *Journal of Evolution Biology*, Basilea, v.5, n.1, p.25-39. 1992.
- BOLNICK, Daniel; FITZPATRICK, Benjamin M. Sympatric speciation? Models and empirical evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, s.l., v.38, p.459-487. 2007.
- BROOKS, Daniel R.; McLENNAN, Deborah. *Phylogeny, ecology and behavior: a research program in comparative biology*. Chicago: University of Chicago Press. 1991.
- BROWN, James H.; LOMOLINO, Mark V. *Biogeografia*. Ribeirão Preto: Funpec. 2006.
- BRUSCA, Richard C.; BRUSCA, Gary. *Invertebrates*. Sunderland: Sinauer Associates. 2003.
- BUENO-SILVA, Marlus; BOEGER, Walter A. Neotropical monogeneoidea *Gyrodactylus corydori* sp. n. and redescription of *Gyrodactylus anisopharynx* (Gyrodactylidae: Gyrodactylidae), parasites of *Corydoras* spp. (Siluriformes: Callichthyidae) from southern Brazil. *Folia Parasitologica*, Ceske Budejovice, v.56, n.1, p.13-20. 2009.

- BUENO-SILVA, Marlus; BOEGER, Walter A.; PIE, Marcio R.
Choice matters: Incipient speciation in *Gyrodactylus corydori* (Monogeneoidea: Gyrodactylidae). *Journal of Parasitology*, West Lafayette, v.41, n.6, p.657-667. 2011.
- BUSH, Guy L. et al.
Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals. *Genetics*, Bethesda, v.9, n.9, p.3942-3946. 1977.
- CAPONI, Gustavo.
Los taxones como tipos: Buffon, Cuvier y Lamarck. *História, Ciências, Saúde – Manguinhos*, Rio de Janeiro, v.18, n.1, p.15-31. 2011.
- CAPONI, Gustavo.
La miseria de la degeneración: el materialismo de Buffon y las 'limitaciones' de su transformismo. *História, Ciências, Saúde – Manguinhos*, Rio de Janeiro, v.16, n.3, p.683-703. 2009.
- CAPONI, Gustavo.
Darwin: entre Paley y Demócrito. *História, Ciências, Saúde – Manguinhos*, Rio de Janeiro v.10, n.3, p.993-1023. 2003.
- CARSON, Hampton L.
Chromosomal sequences and interisland colonization in Hawaiian *Drosophila*. *Genetics*, Bethesda, v.103, n.3, p.465-482. 1983.
- CARVALHO, Claudio José Barros; ALMEIDA, Eduardo A.B.
Biogeografia da América do Sul: padrões e processos. São Paulo: Roca. 2011.
- CASTANEDA, Luzia Aurelia.
História natural e as ideias de geração e herança no século XVIII: Buffon e Bonnet. *História, Ciências, Saúde – Manguinhos*, Rio de Janeiro, v.2, n.2, p.33-50. 1995.
- CHAMBERS, Robert.
Vestiges of the natural history of creation. London: John Churchill. 1847.
- CHARLESWORTH, Brian; LANDE, Russell; SLATKIN, Montgomery.
A neo-Darwinian commentary on macroevolution. *Evolution*, Boston, v.36, n.3, p.474-498. 1982.
- COLACINO, Carmine; GREHAN, John R.
Suppression at the frontiers of evolutionary biology: Léon Croizat's case. *Scienza e Democrazia*, Napoli, v.4, n.1, p.1-16. 2003.
- COWIE, Robert H.
Variation in species diversity and shell shape in Hawaiian land snails: in situ speciation and ecological relationships. *Evolution*, Boston, v.49, n.6, p.1191-1202. 1995.
- COWIE, Robert H.; HOLLAND, Brenden S.
Dispersal is fundamental to biogeography and the evolution of biodiversity on oceanic islands. *Journal of Biogeography*, Oxford, v.33, n.2, p.193-198. 2006.
- COYNE, Jerry A.
Ernst Mayr and the origin of species. *Evolution*, Boston, v.48, n.1, p.19-31. 1994.
- COYNE, Jerry A. et al.
The fertility effects of pericentric inversions in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, Bethesda, v.134, n.2, p.487-496. 1993.
- COYNE, Jerry A.; ORR, H. Allen.
Speciation. Sunderland: Sinauer Associates. 2004.
- CRACRAFT, Joel.
Historical biogeography and Earth history: perspectives for a future synthesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, Missouri, v.62, p.227-250. 1975.
- CRAW, Robin C.
Biogeography and biogeographical principles. *New Zealand Entomology*, Auckland, n.8, n.1, p.49-52. 1984.
- CROIZAT, Léon.
Croizat's Panbiogeography and Principia botanica. *Tuatara*, Wellington, v.27, n.1, p.48-66. 1984.
- CROIZAT, Léon.
Space, time and form: the biological synthesis. Caracas: publicação do autor. 1964.
- CROIZAT, Léon.
Principia botanica. Caracas: publicação do autor. 1960.
- CROIZAT, Léon.
Panbiogeography. Caracas: publicação do autor. 1958.
- CROIZAT, Léon.
Manual of phytogeography. Haia: Dr. W. Junk. 1952.
- DARWIN, Charles.
On the origin of species by means of natural selection. London: John Murray. 1859.
- DARWIN, Charles.
The voyage of the Beagle. S.l.: Forgotten Books. 1.ed. 1839. 1890.
- DE QUEIROZ, Kevin.
The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification and terminological recommendations. In: Howard, Daniel J.; Berlocher, Stewart H. (Ed.). *Endless forms: species and speciation*. Oxford: Oxford University. p.57-75. 1998.

- DOBZHANSKY, Theodosius G.
Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *The American Biology Teacher*, Berkeley, v.35, n.3, p.125-129. 1973.
- DOBZHANSKY, Theodosius G.
Genetics and origin of species. New York: Columbia University. 1951.
- DOBZHANSKY, Theodosius G.
Genetics and origin of species. 2.ed. New York: Columbia University. 1941.
- DOBZHANSKY, Theodosius G.
Genetics and origin of species. New York: Columbia University. 1937a.
- DOBZHANSKY, Theodosius G.
Genetics and origin of species. *American Naturalist*, Chicago, v.71, n.1, p.404-420. 1937b.
- EBACH, Malte C.
Forum on biogeography: introduction. *Taxon*, Salt Lake City, v.53, n.4, p.889-891. 2004.
- ELDREDGE, Niles.
Macroevolutionary dynamics: species, niches and adaptative peaks. New York: McGraw-Hill. 1989.
- ELDREDGE, Niles.
Unfinished synthesis: biological hierarchies and modern evolutionary thought. New York: Oxford University. 1985.
- ELDREDGE, Niles; CRACRAFT, Joel.*Phylogenetic patterns and the evolutionary process: method and theory in comparative biology*. New York: Columbia University. 1980.
- ELDREDGE, Niles; GOULD, Stephen Jay.
Reply to Hecht. *Evolutionary Biology*, New York, v.7, n.1. p.303-308, 1974.
- ELDREDGE, Niles; GOULD, Stephen Jay.
Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf, Thomas J.M. (Ed.). *Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper and Company. p.82-115. 1972.
- ERWIN, Douglas H.
Macroevolution is more than repeated rounds of microevolution. *Evolution & Development*, s.1., v.2, n.2, p.78-84. 2000.
- EVANS, Ben J. et al.
Evolution of RAG-1 in polyploid clawed frogs. *Molecular Biology Evolution*, Oxford, v.22, n.5, p.1193-1207. 2005.
- FERNANDEZ, Fernando.
O poema imperfeito: crônicas de biologia, conservação da natureza, e seus heróis. Curitiba: Universidade Federal do Paraná. 2009.
- FRANCIS, Keith.
Charles Darwin and the origins of species. Westport: Greenwood Publishing Group. 2007.
- FREIRE-MAIA, Chautard E. A.
Aspectos polêmicos da teoria sintética da evolução. *Ciência e Cultura*, Campinas, v.42, n.5/6, p.360-368. 1990.
- GIBBS, H. Lisle ; GRANT, Peter R.
Oscillating selection on Darwin's finches. *Nature*, London, v.327, n.6122, p.511-513. 1987.
- GOULD, Stephen Jay.
Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleontological Journal*, Moscow, v.6, n.1, p.119-130. 1980.
- GOULD, Stephen Jay; ELDREDGE, Niles.
Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleontological Journal*, Moscow, v.3, n.2, p.115-151. 1977.
- GRANT, B. Rosemary; GRANT, Peter R.
What Darwin's Finches can teach us about the evolutionary origin and regulation of biodiversity. *BioScience*, Washington, v.53, n.10, p.965-975. 2003.
- GRANT, Peter R.; GRANT, B. Rosemary.
The secondary contact phase of allopatric speciation in Darwin's finches. *Proceedings of the National Academic of Science of United States of America*, Washington, v.106, n.48, p.141-148. 2009.
- GRANT, Peter R.; GRANT, B. Rosemary.
Finches evolution of character displacement in Darwin's finches. *Science*, Washington, v.313, n.5784, p.224-226. 2006.
- GRANT, Peter R.; GRANT, B. Rosemary.
Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. *Science*, Washington, v.296, n.5568, p.707-711. 2002.
- GRAVRILETS, Sergey; HASTINGS, Alan.
Founder effect speciation: a theoretical reassessment. *American Naturalist*, Chicago, v.147, n.3, p.466-491. 1996.
- GRUNDER, Daniel S. et al.
Does species richness drive speciation? A reassessment with the Hawaiian biota. *Ecography*, Lund, v.31, n.2, p.279-285. 2008.
- HADDAD, Célio F.B.; POMBAL JR., José P.; BATISTIC, Radenka F.
Natural hybridization between diploid and tetraploid species of leaf-frogs, genus *Phyllomedusa* (Amphibia). *Journal of Herpetology*, Claremont, v.28, n.4, p.425-430. 1994.
- HAU, Michaela; WIKLESKI, Martin.
Darwin's finches. In: *Encyclopedia of Life Sciences*. Chichester: John Willeys & sons. p.1-8. 2001.
- HICKMAN JR., Cleveland P.; ROBERTS, Larry S.; LARSON, Allan.
Integrates principles of zoology. New York: McGraw-Hill. 2001.

- JABLONSKI, David.
Scale and hierarchy in macroevolution. *Paleontology*, Aberystwyth, v.50, n.1, p.87-109. 2007
- KING, Max.
Species evolution: the role of chromosome change. Cambridge: Cambridge University Press. 1995.
- KOCHER, Thomas D.
Adaptative evolution and explosive speciation: the cichlid fish model. *Nature*, London, v.5, n.5, p.288-298. 2004.
- KUUSELA, Jussi; ZIETARA, Marek S.; LUMME, Jaakko.
Description of three new European cryptic species of *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 supported by nuclear and mitochondrial phylogenetic characterization. *Acta Parasitologica*, Warsaw, v.53, n.2, p.120-126. 2008.
- KURY, Lorelai.
Viajantes do Brasil oitocentista: experiência relato e imagem. *História, Ciências, Saúde – Manguinhos*, Rio de Janeiro, v.8, supl., p.863-880. 2001.
- LACK, David Lambert.
Darwin's finches. Cambridge: CUP Archive. 1.ed. 1947. 1988.
- LANDE, Russell.
The fixation of chromosomal rearrangements in a subdivided population with local extinction and colonization. *Heredity*, Oxford. v.54, n.3, p.323-332. 1985.
- MAYR, Ernest.
Animal species and evolution. Cambridge: Harvard University. 1963.
- MAYR, Ernest.
Systematics and the Origin of Species. New York: Columbia University Press. 1942.
- MARTINO, Adolfo L.; SINSCH, Ulrich.
Speciation by polyploidy in *Odontophrynus americanus*. *Journal of Zoology*, London, v.257, n.1, p.67-81. 2002.
- MEYER, Axel.
Phylogenetics relationships and evolutionary process in East African cichlid fishers. *Trends in Ecology and Evolution*, London, v.8, n.8, p.279-284. 1993.
- MINDELL, David P.; SITES Jr., Jack W.; GRAUR, Dan.
Mode of allozyme evolution: increase genetic distance associated with speciation events. *Journal Evolution Biology*, Lausanne, v.3, n.1-2, p.125-131. 1990.
- MOREIRA, Angela A. et al.
Variabilidade genética de duas variedades de tilápia nilótica por meio de marcadores microsatélites. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v.42, n.4, p.521-526. 2007.
- MORRONE, Juan; CRISCI, Jorge V.
Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Palo Alto, v.26, p.373-401. 1995.
- ORR, Matthew R.; SMITH, Thomas B.
Ecology and Speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, London, v.13, n.12, p.502-506. 1998.
- PAPAVERO, Nelson.
Prefácio. In: Carvalho, Cláudio J.B.; Almeida, Eduardo A. B. *Biogeografia da América do Sul: padrões e processos*. São Paulo: Roca. p.VII-IX. 2011.
- PAPAVERO, Nelson; TEIXEIRA, Dante Martins.
Os viajantes e a biogeografia. *História, Ciências, Saúde – Manguinhos*, Rio de Janeiro, v.8, supl., p.1015-1037. 2001.
- PAPAVERO, Nelson; PUJOL-LUZ, José Roberto.
Biogeografia IV: de Descartes a Leibniz (1628-1716). Rio de Janeiro: Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. 1997.
- PARENTI, Lynne R.; HUMPHRIES, Christopher J.
Historical biogeography, the natural science. *Taxon*, Bratislava, v.53, n.4, p.899-903. 2004.
- PIGLIUCCI, Massimo.
An extended synthesis for evolutionary biology. *Annals of the New York Academy of Science*, New York, v.1168, p.218-228. 2009.
- PIGLIUCCI, Massimo.
Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution*, Saint Louis, v.61, n.12, p.2743-2749. 2007.
- PODOS, Jeffrey.
Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's Finches. *Nature*, London, v.409, p.185-187. 2001.
- POMBAL, José R.; HADDAD, Célio F.B.; KASAHARA, Sanae.
A new species of *Scinax (Anura: Hylidae)* from Southeastern Brazil, with comments on the genus *Jost P.* *Journal of Herpetology*, Claremont, v.29, n.1, p.1-6. 1995.
- RAMACHANDRAN, Sohini et al.
Support from the relationship of genetic and geographic distance in human populations for a serial founder effect originating in Africa. *Proceedings of the National Academic of Science of United States of America*, Washington, v.102, n.44, p.942-947. 2005.
- REGATEIRO, Fernando J.
Manual de genética médica. Coimbra: Universidade de Coimbra. 2003.

- REGNER, Anna Carolina K.P.
O conceito de natureza em *A origem das espécies*. *História, Ciências, Saúde – Manguinhos*, Rio de Janeiro, v.8, n.3, p.689-712. 2001.
- RICE, William R.
Speciation via habitat specialization: the evolution of reproductive isolation as a correlated character. *Evolutionary Ecology*, Dordrecht, v.1, n.4, p.301-314. 1987.
- RICE, William R.; SALT, George W.
The evolution of reproductive isolation as a correlates character under sympatric conditions: experimental evidence. *Evolution*, Saint Louis, v.44, n.5, p.1140-1152. 1990.
- RICE, William R.; SALT, George W.
Speciation via disruptive selection on habitat preference: experimental evidence. *American Naturalist*, Chicago, v.31, n.6, p.911-917. 1988.
- RIDLEY, Mark.
Evolution. Massachusetts: Blackwell. 2004.
- RIESEBERG, Loren H.
Chromosomal rearrangements and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, London, v.16, n.7, p.351-357. 2001.
- RITCHIE, Michael G.
Sexual selection and speciation. *Annual Review of Ecology System*, Palo Alto, v.38, p.79-102. 2007.
- RUEFFLER, Claus et al.
Disruptive selection and then what? *Trends in Ecology and Evolution*, London, v.21, n.5, p.238-245. 2006.
- RUPPERT, Edward E.; FOX, Richard S.; BARNES, Robert D.
Invertebrate zoology. Belmont: Brooks; Cole-Thompson. 2004.
- SAVOLAINEN, Vincent et al.
Sympatric speciation in palms on an oceanic island. *Nature*, London, v.441, n.7090, p.210-213. 2006.
- SCHEMSKE, Douglas W.
Understanding the origin of species. *Evolution*, London, v.54, n.3, p.1069-1073. 2000.
- SCHLIEWEN, Ulrich K.; TAUTZ, Diethard; PAABO, Svant.
Sympatric speciation suggested by monophyly of crater lake cichlids. *Nature*, London, v.368, n.6472, p.629-632. 1994.
- SCHLUTER, Dolph.
Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology and Evolution*, London, v.16, n.7, p.372-380. 2001.
- SENE, Fabio M.; CARSON, Hampton L.
Genetic variation in Hawaiian *Drosophila*. IV. allozymic similarity between *S. silvestris* and *D. heteroneura* from the island of Hawaii. *Genetics*, Bethesda, v.86, n.1, p.187-198. 1977.
- SILVA, Edson Pereira da.
A short history of evolutionary theory. *História, Ciências, Saúde – Manguinhos*, Rio de Janeiro, v.8, n.3, p.671-987. 2001.
- SIMPSON, George Gaylord.
The major features of evolution. New York: Columbia University. 1953.
- SIMPSON, George Gaylord.
Tempo and mode in evolution. New York: Columbia University. 1944.
- SHIFINO-WITTMANN, Maria T.
Poliploidia e seu impacto na origem e evolução das plantas silvestres e cultivadas. *Revista Brasileira de Agrociência*, Pelotas, v.10, n.2, p.151-157. 2004.
- SITES, Jack W. et al.
The evolutionary history of parthenogenetic *Cnemidophorus Lemniscatus* (Sauria, Teiidae). I. Evidence for a hybrid origin. *Evolution*, London, v.44, n.4, p.906-921. 1990.
- SMITH, John Maynard.
Optimization theory in evolution. *Annual Review of Ecological System*, Palo Alto, v.9, p.31-56. 1978.
- SMITH, John Maynard.
Disruptive selection, polymorphism and sympatric speciation. *Nature*, London, v.7, n.4836, p.60-62. 1962.
- SOLTIS, Douglas E.; SOLTIS, Pamela S.; TATE, Jennifer A.
Advances in the study of polyploidy since plant speciation. *New Phytologist*, Lancaster, v.161, n.1, p.173-191. 2003.
- SORENSEN, Michael D.; SEFC, Kristina M.; PAYNE, Robert B.
Speciation by host switch in brood parasitic indigobirds. *Nature*, London, v.424, n.6951, p.928-931. 2003.
- STOCK, Matthias et al.
A review of the distribution of diploid, triploid and tetraploid green toads (*Bufo viridis* complex) in Asia including new data from Pakistan. *Asiatic Herpetological Research*, Chengdu, v.9, n.1, p.77-100. 2001.
- TAYLOR, Eric B.; McPHAIL, J. Donald.
Historical contingency and ecological determinism interact to prime speciation in sticklebacks, *Gasterosteus*. *Proceedings of the Royal Society of London B*, London, v.267, n.1460, p.2375-2384. 2000.

TEIXEIRA, Ricardo Roberto Plaza.
Argumentação e estilo em “A origem das espécies”. *Revista de Educação, Ciência e Cultura*, Canoas, v.14, n.1, p.11-27. 2009.

TEMPLETON, Alan R.
The theory of speciation via the founder principle. *Genetics*, Bethesda, v.94, n.4, p.1011-1038. 1980.

THOMPSON, Frank Charles.
Bíblia de referência Thompson. São Paulo: Vida. 2000.

THOMPSON, John N.
Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, Wageningen, v.47, n.1, p.3-14. 1988.

VINCEK, Vladimir et al.
How large was the founding population of Darwin's finches? *Proceedings of Royal Society of London*, London, v.264, n.1378, p.111-118. 1997.

WALTER, Hartmut S.
Understanding places and organisms in a changing world. *Taxon*, Bratislava, v.53, n.4, p.905-910. 2004.

WILEY, Edward O.
Vicariance biogeography. *Annual Reviews of Ecology System*, Palo Alto, v.19, p.513-542. 1988.

WILEY, Edward O.
Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematic. New York: John Wiley. 1981.

WILKINS, John S.
Species: a history of the idea; species and systematics. Berkley: University of California. 2009.

WILKINS, John S.
Relating speciation. Disponível em: <http://evolvethought.blogspot.com/2005/12/relating-speciation.html>. Acesso em: 22 nov. 2013. 23 dez. 2005.

WINSTON, Judith E.
Describing species: practical taxonomic procedure for biologists. New York: Columbia University. 1999.

WOLFE, Ken.
Evolutionary biology: speciation reversal. *Nature*, London, v.422, n.6927, p.25-26. 2003.

WRIGHT, Sewall.
The shifting balance of theory and macroevolution. *Annual Review of Genetics*, Palo Alto, v.16, p.1-20. 1982.

ZARDOYA, Rafael et al.
Evolutionary conservation of microsatellite flanking regions and their use in resolving the phylogeny of cichlid fishes (Pisces: Perciformes). *Proceedings of the Royal Society B*, London, v.263, n.1376, p.1589-1598. 1996.

ZIETARA, Marek S., LUMME, Jaakko.
Speciation by Host Switch and adaptive radiation in a fish parasite genus *Gyrodactylus* (*Monogenea, Gyrodactylidae*). *Evolution*, London, v.56, n.12, p.2445-2458. 2002.

