

É possível colocar espécies biológicas em cladogramas?

Jerzy André Brzozowski

RESUMO

Por meio de metodologias da sistemática filogenética, as relações genealógicas entre grupos de seres vivos podem ser representadas em diagramas arborescentes denominadas cladogramas. Para que um grupo possa ser colocado nos ramos terminais de um cladograma, é necessário que ele seja monofilético, ou seja, composto de um ancestral comum e todos seus descendentes. Alguns autores apontam para um conflito entre o chamado conceito biológico de espécie e a reconstrução da história evolutiva de certos grupos por meio da sistemática filogenética. A principal objeção é a de que o conceito biológico ocasionalmente recorta a diversidade biológica em unidades que, por não serem monofiléticas, não são legítimas do ponto de vista filogenético. Neste artigo, examinaremos esta objeção na forma de três problemas levantados por Joel Velasco. Em seguida, proporemos uma solução com base na ideia de que a história captada pelo conceito biológico é complementar, não concorrente, à história filogenética.

Palavras-chave: Cladogramas. Conceito biológico de espécie. Sistemática filogenética. Linguagem e representações na biologia. Filosofia e ensino de biologia.

Is it possible to put biological species on phylogenetic trees?

ABSTRACT

Phylogenetic systematics provides us with a set of methodological tools that allow for the discovery of genealogic relationships among groups of organisms. The main sort of diagram used by phylogenetic systematics are the so-called phylogenetic trees. In order that a group may be placed on a tree, it needs to be *monophyletic*, that is, composed of a single common ancestor and all of its descendants. Some authors point out that there is a conflict between the *biological species concept* and the recovery of evolutionary history through phylogenetic methods. The main objection is that the biological concept sometimes divides biological diversity into units that, not being monophyletic, are not legitimate from the phylogenetic standpoint. In this article, we shall examine this objection in the form of three problems raised by Joel Velasco. We then propose a solution based on the idea that the history captured by the biological species concept is complementary to, and does not conflict with, phylogenetic history.

Keywords: Phylogenetic trees. Biological species concept. Phylogenetic systematics. Language and representations in biology. Philosophy and teaching of biology.

Jerzy André Brzozowski é Doutor, professor adjunto do Colegiado de Filosofia da Universidade Federal da Fronteira Sul (UFFS). Endereço: Av. Dom João Hoffmann, 313, Bairro Fátima, Erechim – RS, CEP 99700-000. E-mail: jerzyab@gmail.com

Recebido para publicação em 15/12/2013. Aceito, após revisão, em 13/05/2014.

INTRODUÇÃO

Embora o conceito de espécie ocupe, pelo menos desde Darwin, um lugar central na biologia evolutiva, há uma notável falta de consenso a respeito de vários aspectos relacionados a ele. Parte dessa falta de consenso, e grande parte da literatura recente sobre o chamado “problema das espécies” (ERESHEFSKY, 1992; HEY; FITCH; AYALA, 2005; WHEELER; MEIER, 2000; WILSON, 1999) concentra-se na discussão sobre qual seria a definição teórica correta do termo “espécie” e sobre se há uma única definição aceitável para ele.

Para se ter uma ideia da dimensão do problema, González (2011) conta *treze* definições que já foram propostas. Não pretendemos analisar todas essas definições aqui¹; vamos nos concentrar sobre uma delas (talvez a mais famosa), o chamado *conceito biológico de espécie* proposto por Dobzhansky (1937) e Mayr (1942). Segundo o conceito biológico, espécies são “grupos de populações naturais capazes de intercruzamento que estão reprodutivamente isolados de outros desses grupos” (MAYR, 1989, p.138).

Alguns autores (BRANDON; MISHLER, 1996; CRACRAFT, 1992; VELASCO, 2008) apontam para um conflito entre o conceito biológico de espécie e a reconstrução da história evolutiva de certos grupos por meio da *sistemática filogenética*. A sistemática filogenética, disciplina fundada na década de 1950 pelo entomólogo alemão Willi Hennig, tem por objetivo fornecer metodologias para a reconstrução das relações genealógicas entre grupos de seres vivos. Por meio da sistemática filogenética, as genealogias podem ser representadas em diagramas arborescentes denominados cladogramas. Para que um grupo possa ser colocado nos ramos terminais de um cladograma, é necessário que ele seja *monofilético*, ou seja, composto de um ancestral comum e todos seus descendentes. A principal objeção dos autores supracitados ao conceito biológico é o de que o conceito biológico ocasionalmente recorta a diversidade biológica em unidades que, por não serem monofiléticas, não são legítimas do ponto de vista filogenético.

O objetivo deste artigo é discutir esta objeção, na forma de três problemas levantados por Joel Velasco (2008). Iniciamos por uma apresentação geral a respeito de cladogramas e do conceito biológico de espécie. Em seguida, reproduzimos os três problemas tais como Velasco os enuncia. Por fim, propomos uma solução com base na ideia de que a história captada pelo conceito biológico é complementar, não concorrente, à história filogenética.

LENDO CLADOGRAMAS

Para desenvolver o argumento deste artigo, é necessário apresentarmos inicialmente os rudimentos da leitura dos cladogramas, diagramas que têm por objetivo representar *hipóteses* sobre as relações genealógicas entre grupos de seres vivos. Um exemplo de

¹ O leitor interessado pode consultar o texto de González, que é uma boa introdução em português sobre o assunto.

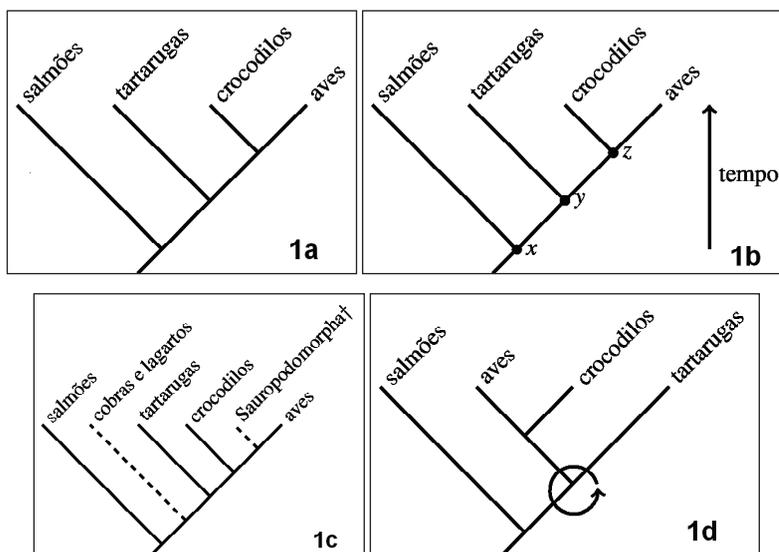
cladograma estabelecendo uma hipótese sobre as relações entre salmões, tartarugas, crocodilos, e aves, é mostrado na Figura 1a. A partir desse cladograma podemos dizer, por exemplo, que aves e crocodilos são parentes mais próximos entre si do que qualquer um dos dois o é em relação aos salmões. Isso ocorre, pois o ancestral comum entre aves e crocodilos é mais recente que o ancestral comum entre, digamos, aves e salmões.

Na Figura 1b, apresentamos algumas das convenções por trás desse tipo de cladograma. O tempo é representado como transcorrendo da raiz para os ramos, e os vértices intermediários correspondem aos ancestrais comuns. Neste cladograma, o tempo não está mostrado em escala, ou seja, embora os ancestrais estejam representados de forma equidistante, isso não quer dizer nada a respeito dos relativos tempos de divergência dessas linhagens. Outro ponto é que, embora os sistemas falem em “ancestral comum”, nem sempre está claro se estão se referindo a um organismo, uma população, ou uma espécie.

Por enquanto, suponhamos que cada ancestral comum seja uma espécie inteira. Nesse caso, os ancestrais não podem receber nomes nos cladogramas, uma vez que é muito difícil, senão impossível, estabelecer exatamente qual espécie é o ancestral comum de um conjunto de grupos biológicos (SANTOS, 2008; SOBER, 1988). Outra omissão importante diz respeito a grupos intermediários e extintos. O grupo das cobras e lagartos (Squamata), por exemplo, poderia aparecer como um ramo entre salmões e tartarugas (CRAWFORD et al., 2012, v. também Figura 2a). Do mesmo modo, Sauropodomorpha, um grupo extinto que inclui dinossauros herbívoros de pescoço longo, poderia ser representado como grupo-irmão das aves.

De acordo com Baum, Smith e Donovan (2005), uma das dificuldades mais comuns na leitura de cladogramas é causada pela ideia errônea de que os grupos nos ramos devem ser lidos da esquerda para direita, o da esquerda sendo o “menos evoluído” e o da direita o “mais evoluído”. Pensando dessa maneira, uma pessoa poderia concluir a partir da Figura 1a que salmões são genealógicamente mais próximos de tartarugas do que de aves. Porém, os ramos que partem de um vértice podem ser girados em torno desse vértice (v. Figura 1d). Portanto, a relativa recência de ancestralidade comum é mais importante do que a posição dos ramos no topo do diagrama. De acordo com o cladograma 1a, a distância genealógica entre salmões e tartarugas é exatamente igual àquela entre salmões e aves, já que o ancestral comum mais recente entre os primeiros dois grupos é o mesmo que o ancestral comum mais recente destes dois últimos (no caso, trata-se do ancestral marcado como *x* na Figura 1b).

FIGURA 1 – (a) Exemplo de cladograma. (b) Algumas convenções por trás do diagrama: a direção do tempo é representada da “raiz” para os “ramos”, e o tempo aqui não está em escala; os ancestrais comuns hipotéticos ocupam as posições dos vértices internos (x, y, e z), mas não são nomeados. Note-se que esse é um cladograma baseado em vértices, ou seja, os táxons ocupam a posição dos vértices, não das arestas. (c) Dois dos muitos grupos omitidos no cladograma original. (d) O mesmo cladograma que (a), com uma rotação em torno do vértice marcado pela seta circular.



Fonte: elaborada pelo autor.

Talvez o conceito mais central para a prática da sistemática filogenética seja o conceito de *monofilia*. Willi Hennig, o criador da sistemática filogenética, fornece duas definições equivalentes para o conceito de *grupo monofilético*:

- 1 Um grupo é monofilético se “for possível mostrar que não somente todas as espécies (ou indivíduos) incluídos nele de fato descendem de uma única espécie-tronco [*stem species*], mas também que nenhuma espécie derivada dessa espécie-tronco é alocada fora do grupo em questão” (HENNIG, 1966, p.73).
- 2 “Um grupo monofilético é um grupo de espécies no qual cada espécie está mais proximamente aparentada com todas as outras espécies do grupo que com qualquer outra espécie que é classificada fora do grupo” (HENNIG, 1966, p.73).

Em termos práticos, diante de um cladograma, o conjunto de um vértice interno (um ancestral comum) com todos os ramos que partem dele forma um grupo monofilético. Por exemplo, tomando o vértice *y* na Figura 1b e todos os ramos que partem dele, temos um grupo monofilético que inclui tartarugas, crocodilos, e aves. Note-se que isso não quer dizer que esses três são os *únicos* membros desse grupo. Conforme mencionamos anteriormente, se quisermos incluir o grupo Sauropodomorpha em nosso cladograma,

ele também faria parte desse grupo. Em outras palavras, todos os grupos omitidos que são também descendentes do ancestral comum mais recente de tartarugas e aves estão também incluídos nesse grupo.

Por isso, conforme ressalta Elliott Sober (1988, p.19), o conceito de monofilia é mais bem entendido como um conceito relativo. Diante de um cladograma como o da Figura 1a dizemos que crocodilos e aves formam um grupo monofilético, queremos dizer que são membros de um grupo monofilético que não inclui, digamos, as tartarugas. Da mesma maneira, crocodilos e tartarugas não formam, sozinhos, um grupo monofilético, pois o ancestral comum mais recente destes dois grupos é também um ancestral comum das aves.

Nesse caso, o grupo formado por crocodilos e tartarugas é dito um grupo *parafilético*. Um grupo parafilético é aquele formado por um ancestral comum e alguns, mas não todos, seus descendentes. A despeito das considerações de Sober, na grande maioria das vezes, quando se diz que um grupo é parafilético, costuma-se deixar implícito quais os descendentes que foram deixados de fora do grupo. Dessa maneira, é comum dizer que o grupo dos répteis, tradicionalmente concebido de modo a incluir cobras, lagartos, e tartarugas, é parafilético. Com isso, entende-se que as *aves*, que são também descendentes do mais recente ancestral comum a esses grupos, foram deixadas de fora.

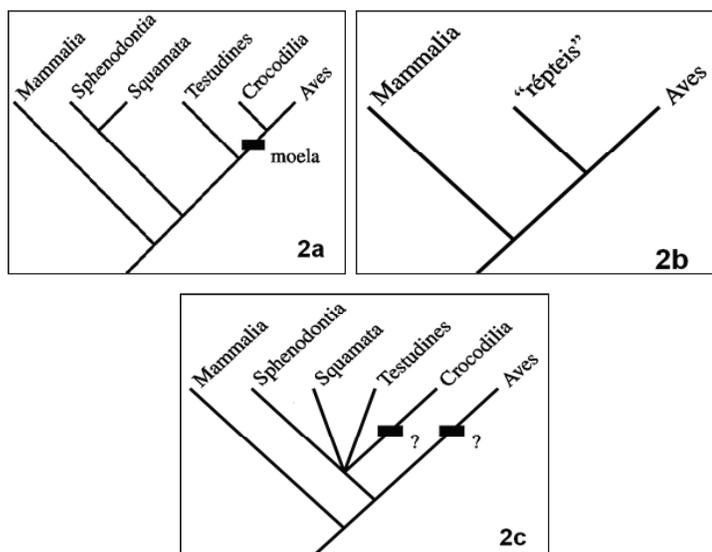
O problema que pretendemos discutir neste artigo emerge da exigência de que os grupos que estão colocados nos ramos de um cladograma *têm de ser monofiléticos*. Para entender essa exigência, consideremos a Figura 2a. Os animais popularmente considerados répteis estão distribuídos entre os grupos Sphenodontia (tuataras), Squamata (cobras e lagartos), Testudines (tartarugas), e Crocodilia (jacarés e crocodilos). Conforme já mencionamos, esse grupo não é monofilético, pois Aves é também um descendente do mais recente ancestral comum aos membros do grupo.

A despeito disso, suponhamos que coloquemos esse grupo parafilético em um ramo de nosso cladograma, como na Figura 2b. Fazer isso, ou seja, considerar um grupo parafilético como se ele fosse monofilético, nos levaria a inferências errôneas a respeito da história evolutiva de certos grupos e estruturas. Por exemplo, há fortes evidências de que a moela – uma estrutura adjacente ao estômago que permite que certos animais ingiram pedras de modo a realizar a digestão mecânica dos alimentos – surgiu em algum ponto do ramo que leva até crocodilos e aves (v. Figura 2a). Se considerássemos os répteis como um grupo monofilético, teríamos que postular duas origens evolutivas independentes para a moela. A pergunta “quando surgiu a moela?” não faria sentido nesse caso, já que não haveria uma única entidade histórica chamada “moela”, mas duas. A moela seria como a asa ou o olho, estruturas que evoluíram independentemente muitas vezes². Diante de análises filogenéticas complexas, que levam em conta muitos caracteres (além da

²Na verdade, há estruturas semelhantes à moela em alguns peixes e minhocas (VELASCO, 2013). Porém, essas estruturas não estão filogeneticamente relacionadas à moela das aves e crocodilos. É essa estrutura histórica em particular, uma *apomorfia* (característica derivada compartilhada) das aves e crocodilos, que nos interessa aqui.

moela) dos grupos biológicos em questão, os sistematas inferem que o cladograma mais parcimonioso (SOBER, 1988) é aquele que postula uma única origem para a moela.

FIGURA 2 – (a) Árvore filogenética dos amniotas, adaptada de Shedlock e Edwards (2009, p.276). Se aceitamos o grupo tradicional dos répteis (aqui representado pelas ordens Squamata, Sphenodontia, Crocodilia e Testudines) como um grupo monofilético (b), não somos capazes de reconstruir a história evolutiva da moela (c).



Fonte: 2a) adaptada de Shedlock e Edwards (2009); 2b) elaborada pelo autor; 2c) adaptada de Velasco (2008).

Esse exemplo está alinhado ao ideal de Hennig segundo o qual “apenas grupos monofiléticos podem ser considerados naturais, pois eles são os únicos que carregam a informação completa da história evolutiva de determinada linhagem” (SANTOS, 2008, p.192). Nesse sentido, Hennig oferece uma metodologia para a sistemática que ele descreve metaforicamente como uma “reconstrução de família”, semelhante àquela utilizada por diversas organizações ao tentar reagrupar famílias humanas que foram fragmentadas pela II Guerra Mundial (HENNIG, 1966, p.80).

O próprio Darwin já havia sugerido que as semelhanças entre os organismos – que ele chamava de *Unidade de Tipo* – podem ser explicadas por filiação comum; portanto, é possível levantar hipóteses de filiação comum a partir das semelhanças entre os caracteres dos organismos. Para usar a analogia proposta por Simpson (1961, p.168–9), dois indivíduos não são gêmeos monozigóticos (“idênticos”) porque são tão semelhantes, eles são tão semelhantes porque são gêmeos monozigóticos. Poderíamos dizer que a *história* transcorre da filiação comum para a semelhança de caracteres, enquanto a *reconstrução da história* parte da semelhança de caracteres para inferir comunidade de filiação (v. Figura 3).

FIGURA 3 – A partir da filiação comum, produz-se a semelhança de caracteres. A reconstrução da história procede no sentido inverso: a partir da semelhança de caracteres, infere-se a filiação comum.



Fonte: elaborada pelo autor.

A metodologia de Hennig não foi a única nem a primeira a se basear nesses princípios; a *taxonomia evolutiva* das décadas de 1930 e 1940 – cuja referência fundamental é o trabalho de Simpson (1961) – é uma importante precursora da sistemática filogenética. Alguns conceitos utilizados pela taxonomia evolutiva, como o próprio conceito de monofilia, foram reinterpretados por Hennig, e é predominantemente nessa nova interpretação que eles são empregados hoje. Não é nosso objetivo aqui entrar em detalhes a respeito da metodologia da sistemática filogenética³. Basta dizer que o método de Hennig, devido a sua fecundidade e relativa facilidade de aplicação, triunfou por sobre o método de Simpson.

Os grupos não monofiléticos não são entidades genuínas para a sistemática filogenética porque não refletem toda a história evolutiva das linhagens a que pertencem. Podemos agora retornar à metáfora de Hennig sobre a reconstrução de uma família. Se duas pessoas são mais semelhantes entre si do que cada uma delas é em relação a uma terceira, há grandes possibilidades de essas duas que tenham um ancestral comum mais recente que o último ancestral comum de todas as três pessoas. Se há dúvidas sobre alguma relação de parentesco, pode ser feito um teste de DNA – na sistemática filogenética, isso equivaleria a traçar uma filogenia molecular (ver exemplos em Avise, 2006). De qualquer forma, tanto na sistemática filogenética quanto na reconstrução genealógica, deixar alguém de fora da história da família (parafilia) ou só contar a história de alguns membros da família (polifilia) significa não contar a história da família inteira.

Analogamente, se quiséssemos contar a história de todas as mudanças evolutivas sofridas pelo grupo Reptília, mas disséssemos que nenhum membro desse grupo desenvolveu endotermia e penas (como as aves), estaríamos incorrendo no erro de não contar a história completa do grupo. Assim, o grupo tradicional (parafilético) dos répteis não pode ser o sujeito de uma história evolutiva completa, já que exclui um grupo que representa importantes inovações evolutivas, as aves. Da mesma forma, a história evolutiva de grupos polifiléticos como o dos animais endotérmicos não é uma história que tem um único sujeito, e sim duas ou mais histórias evolutivas independentes, cada uma delas com seu próprio sujeito.

³ Para uma boa introdução em português, ver Amorim (2002).

O CONCEITO BIOLÓGICO DE ESPÉCIE

Feita essa breve apresentação a respeito dos rudimentos da sistemática filogenética, chegou a hora de expormos o problema central deste artigo, ou seja, por que não é possível colocar espécies nos ramos dos cladogramas. Para tanto, consideraremos apenas aquela que é, indiscutivelmente, a definição mais influente (e controversa) já dada para o conceito de espécie (RIDLEY, 2004); trata-se do chamado *conceito biológico de espécie*. É comum encontrarmos, em livros didáticos, formulações semelhantes à seguinte: uma espécie é um grupo de organismos que, na natureza, se cruzam entre si, produzindo descendentes férteis⁴. Essa definição é baseada no conceito biológico de espécie, proposto por Dobzhansky (1937) e Mayr (1942). Em uma formulação posterior, Mayr escreve: “Espécies são grupos de populações naturais capazes de intercruzamento que estão reprodutivamente isolados de outros desses grupos” (MAYR, 1989, p.138).

O conceito biológico de espécie está fundado nas noções de intercruzamento e isolamento reprodutivo. Se os indivíduos de uma população são capazes de intercruzar com indivíduos de outra população, produzindo descendentes férteis, então as duas populações fazem parte da mesma espécie. O isolamento reprodutivo é outra face dessa mesma moeda: populações reprodutivamente isoladas pertencem a espécies diferentes. Há diversos mecanismos de isolamento reprodutivo, e nem todos eles são de natureza geográfica. Duas espécies de pássaro podem estar reprodutivamente isoladas entre si por razões etológicas, como por exemplo uma diferença nos respectivos cantos de acasalamento, embora ocupem a mesma região geográfica⁵.

O conceito biológico de espécie, segundo Ridley, é importante porque faz coincidir as unidades taxonômicas com as unidades evolutivas. O conceito biológico de espécie, segundo Ridley,

[...] coloca a taxonomia das espécies naturais dentro do esquema conceitual da genética de populações. Uma comunidade de organismos capazes de intercruzamento constitui, nos termos da genética de populações, um *pool* gênico. Na teoria, o *pool* gênico é a unidade dentro da qual as frequências gênicas podem mudar. No conceito de espécie biológica, os *pools* gênicos se tornam mais ou menos identificáveis com as espécies. [...] A espécie, neste conceito, é a unidade da evolução. (RIDLEY, 2004, p.351)

Porém, o conceito biológico de espécie tem alguns problemas, já bastante conhecidos. O mais evidente é que o conceito não se aplica a organismos de reprodução assexuada; por isso, é um bom conceito para os zoólogos, mas botânicos e microbiólogos muitas

⁴ Uma exceção é o livro de Lopes e Rosso, que apresenta uma definição derivada do conceito filogenético de Cracraft (1992): “[Uma espécie é uma] População ou conjunto de populações definidas por uma ou mais condições derivadas, constituindo o menor agrupamento taxonômico reconhecível” (LOPES; ROSSO, 2010, p.26).

⁵ Uma lista com os diferentes tipos de isolamento reprodutivo identificados por Dobzhansky pode ser vista em Ridley (2004, p.356).

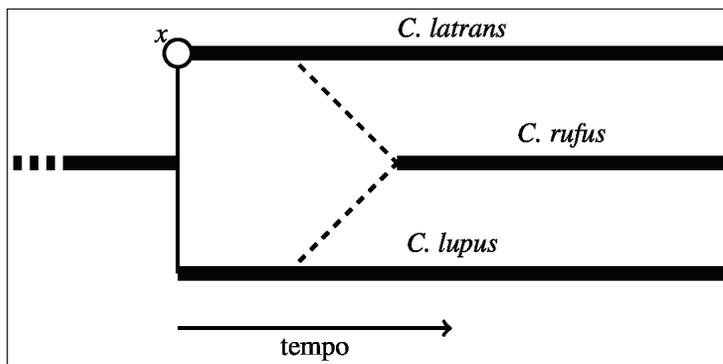
vezes não podem aplicá-lo diretamente. Outro problema famoso para o conceito biológico é o de que o isolamento reprodutivo não é uma questão “tudo ou nada”; o isolamento reprodutivo entre duas espécies pode ser uma questão de grau. Esse problema se manifesta no fato de que a hibridização entre espécies diferentes produzindo descendentes férteis é um fenômeno muito comum na biologia.

Nesse sentido, um livro didático que desenvolve uma boa discussão sobre o conceito biológico e seus problemas é Amabis e Martho (2010). Em primeiro lugar, Amabis e Martho apresentam uma versão do conceito biológico de Dobzhansky e Mayr que ressalva que o intercruzamento tem de se dar “em condições naturais”. Isso é importante “pois há espécies cujos indivíduos podem se cruzar e produzir descendentes férteis em condições artificiais de cativeiro, embora nunca se cruzem em condições naturais” (AMABIS; MARTHO, 2010, p.24). Os autores apresentam então os são já bastante conhecidos casos dos híbridos férteis *liger* (resultado do cruzamento de um leão com uma tigresa) e *tigon* (resultado do cruzamento de tigre com uma leoa).

Entretanto, se a hibridização fosse um fenômeno restrito aos animais em cativeiro, de fato não representaria problema algum para o conceito biológico de espécie. A questão é que espécies resultantes de hibridização interespecífica surgem na natureza. Esse é o caso da hortelã-pimenta (*Mentha X piperita*), híbrido entre *Mentha aquatica* e *Mentha spicata*, e do lobo vermelho (*Canis rufus*), híbrido de coiotes (*C. latrans*) com lobos (*C. lupus*) (REICH; WAYNE; GOLDSTEIN, 1999). A hibridização interespecífica é um dos modos pelos quais as espécies biológicas podem ser grupos não monofiléticos de populações.

De acordo com Reich e colaboradores (1999), o lobo vermelho surgiu como resultado de hibridizações que ocorreram nos últimos 12.800 anos, e com maior probabilidade durante os últimos 2.500 anos. É claro que um único lobo vermelho não faz uma espécie; para tanto, são necessários vários intercruzamentos ao longo de muitas gerações. Mas, se simplificarmos a história em um diagrama como aquele representado na Figura 4, fica mais fácil ver por que a hibridização torna as espécies parafiléticas. Nesse diagrama (que não pretende ser um cladograma), as espécies – entendidas aqui como linhagens de populações (CAPONI, 2013; DE QUEIROZ, 1999) – estão representadas como linhas grossas. Supondo que *x* seja o ancestral comum de todos os membros da espécie *C. latrans*, essa espécie passa a ser parafilética, já que todos os membros da espécie *C. rufus* são também descendentes desse ancestral.

FIGURA 4 – Hipótese sobre a história populacional (não é um cladograma) no contexto da origem de *C. rufus* por hibridização interespecífica entre *C. latrans* e *C. lupus*. Se considerarmos *x* como o ancestral comum de todos membros da espécie *C. latrans*, ela é parafilética, pois todos os membros de *C. rufus* são também descendentes desse ancestral, mas não estão incluídos em *C. latrans*.

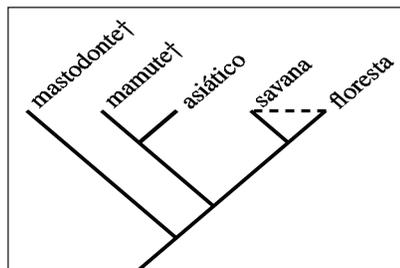


Fonte: elaborada pelo autor.

O exemplo do lobo vermelho diz respeito ao caso em que o conceito biológico de espécie nos levaria a reconhecer mais entidades (*três* espécies) do que talvez seria aceitável do ponto de vista filogenético – a partir do qual teríamos que contar apenas *um* grupo monofilético. Podemos mencionar um exemplo do caso inverso, ou seja, no qual a filogenia nos diz que há duas entidades, enquanto o conceito biológico contaria apenas uma.

Atualmente, a União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN) reconhece apenas uma espécie de elefante africano, a *Loxodonta africana*, classificada como “vulnerável” (BLANC, 2011), com duas subespécies – o elefante da savana e o da floresta. Essa contagem pode ser baseada no conceito *biológico* de espécie, dado que as duas subespécies produzem híbridos férteis (VELASCO, 2011). Entretanto, um estudo filogenético recente (ROHLAND et al., 2010) revelou que as linhagens de elefantes da savana e da floresta se separaram entre 2,6 e 5,6 milhões de anos atrás, aproximadamente no mesmo período de separação entre as linhagens do elefante asiático (gênero *Elephas*) e do mamute (gênero *Mammuthus*). Diante desse dado, a hibridização entre as duas subespécies de elefante africano é um fenômeno recente (ROHLAND et al., 2010, p.7). O problema então é: se elefante asiático e mamute são *gêneros* diferentes, por que não considerar que o elefante da savana e o da floresta sejam pelo menos *espécies* diferentes? Se o ponto de vista filogenético for efetivamente adotado e a nomenclatura for revisada, pode ocorrer que sejam reconhecidas duas espécies, *L. africana* (da savana) e *L. cyclotis* (da floresta), em risco de extinção ainda maior (VELASCO, 2011).

FIGURA 5 – Cladograma baseado no modelo demográfico de Rohland et al. (2010) para a história dos Elephantidae. O tempo de divergência entre as linhagens de mamute e elefante asiático é aproximadamente o mesmo que o de divergência entre o elefante africano da savana e o da floresta (entre 2,5 e 5,5 milhões de anos atrás). A linha tracejada indica hibridização recente entre os elefantes da savana e da floresta, o que levaria o conceito biológico a considerá-los (o que de fato ocorre) como membros da mesma espécie.



Fonte: adaptada de Rohland et al., 2010.

TRÊS PROBLEMAS PARA O CONCEITO BIOLÓGICO

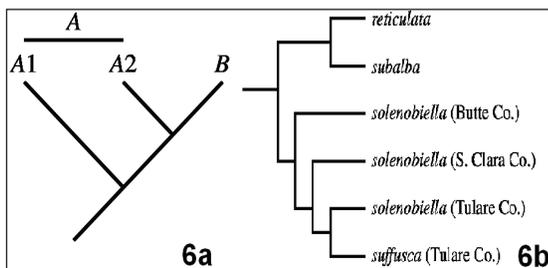
Podemos agora sistematizar os conflitos entre as representações da história filogenética das linhagens e o conceito biológico de espécie na forma de três principais problemas. Para tanto, seguiremos aqui a apresentação de Velasco (2008). Os três problemas, na nomenclatura sugerida por Velasco, são: o problema da parafilia, o do “nenhum cladograma”, e o do “cladograma errado”. Os três problemas decorrem do fato de que os métodos de sistemática filogenética não necessariamente captam a mesma história de especiação que seria contada pelo conceito de espécie biológica. Para Velasco (2008; 2013), a filogenia é a história das *cisões* populacionais, e ela nem sempre coincide com a história do isolamento reprodutivo entre as populações. (No que se segue, utilizaremos o termo “espécie biológica” como abreviatura de “espécie identificada através do conceito biológico”).

O PROBLEMA DA PARAFILIA

Imaginemos que haja uma espécie biológica, A, composta de duas populações, A1 e A2, sem nenhum tipo de isolamento reprodutivo entre elas. Suponhamos então que uma subpopulação de A2 desenvolve isolamento reprodutivo em relação a A1 e A2, tornando-se assim uma nova espécie biológica, B, diferente da espécie biológica A. Se representarmos em um cladograma a história de divergência das populações envolvidas (v. Figura 6a), obtemos o resultado de que a espécie biológica A é parafilética.

Um estudo filogenético envolvendo espécies de mariposas do gênero *Greya* (Prodoxidae) (BROWN et al., 1994) exemplifica esse fenômeno. Das 16 espécies estudadas por Brown et al., duas são parafiléticas (na Figura 6b, mostramos a parafilia de *G. solenobiella*). Longe de ser um fenômeno isolado, os resultados de Brown et al. refletem uma tendência de larga escala na biologia. Nesse sentido, Velasco cita o estudo de Funk e Omland (2003), que analisaram estudos filogenéticos de um total de 2.319 espécies, e detectaram parafilia ou polifilia em 23% delas.

FIGURA 6 – O problema da parafilia. (a) A espécie biológica A é parafilética (ver texto para detalhes). (Figura adaptada de VELASCO, 2008, p.410.) (b) Espécies do gênero de mariposas *Greya* (Prodoxidae), evidenciando parafilia na espécie *G. solenobiella*. Os nomes entre parênteses indicam os locais de amostragem. As três diferentes populações de *solenobiella* são análogas às populações da espécie Amostradas em (a), enquanto *suffusca* é análoga à espécie B.

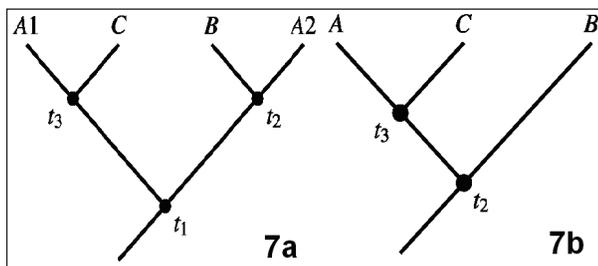


Fonte: adaptada de Brown et al., 1994, p.133.

O PROBLEMA DO “NENHUM CLADOGRAMA”

Para entender o segundo problema, retomemos o cladograma da Figura 6a, imaginando agora que um terceiro grupo, C, se separa da população A1, e em seguida se torna reprodutivamente isolado em relação à espécie A. Ou seja, a história da divergência das populações ocorre como mostrado na Figura 7a, sendo que os tempos de divergência das linhagens estão indicados por meio de nós com as indicações t_1 , t_2 , e t_3 . Nesse caso, o conflito reside no fato de que o conceito biológico conta uma história a respeito do isolamento reprodutivo que pode levar a perguntas que não fazem sentido do ponto de vista da história das populações.

FIGURA 7 – O problema do “nenhum cladograma”. O cladograma que representa a história do isolamento reprodutivo não corresponde a nenhum cladograma no nível populacional. (a) Cladograma “correto”, representando a história de cisão das populações. Em t_1 , as populações A1 e A2 se separam. Em t_2 , B se separa de A2 e fica reprodutivamente isolada da espécie A. Em t_3 , C se separa de A1 e fica reprodutivamente isolada da espécie A. (b) Cladograma “errado” representando a história de isolamento reprodutivo. Em t_2 , B se isola reprodutivamente das duas populações da espécie A. Em t_3 , o mesmo ocorre com C. Este cladograma representa, erroneamente, a espécie A como tendo uma história evolutiva única.



Fonte: adaptada de Velasco, 2008, p.412.

O cladograma traçado a partir do conceito biológico de espécie (Figura 7b) colocaria as espécies A e C como sendo mais proximamente aparentadas, e formando um grupo monofilético. Isso faz sentido, e é consistente com o conceito biológico, uma vez que o isolamento reprodutivo entre as espécies A e C ocorreu em um tempo mais recente, t_3 , do que o isolamento entre (A+C) e B, que ocorreu em t_2 .

Neste caso, o cladograma populacional capta uma distinção que o cladograma baseado no conceito de espécie não é capaz de captar, ou seja, que A1 é mais proximamente aparentada de C, e A2 de B. Segundo Velasco (2008, p.412), a pergunta “A é mais proximamente aparentada de B ou C?” envolve uma falsa pressuposição, a saber, de que A tem uma história evolutiva única. De acordo com Velasco,

É como perguntar se os animais voadores são mais proximamente aparentados dos crocodilos ou dos primatas. Não há resposta – *alguns* animais voadores (como os pássaros) são mais próximos dos crocodilos, enquanto *outros* animais voadores (como os morcegos) são mais próximos dos primatas. É um erro se perguntar pela genealogia dos animais voadores (pássaros+morcegos), porque eles não têm uma história genealógica única. Semelhantemente, é um erro se perguntar sobre a genealogia da espécie biológica A [...]. (VELASCO, 2008, p.412)

Velasco chama este problema de “nenhum cladograma” pelo fato de que o conceito biológico de espécie desenha um cladograma que não corresponde a nenhum cladograma traçado pela história populacional.

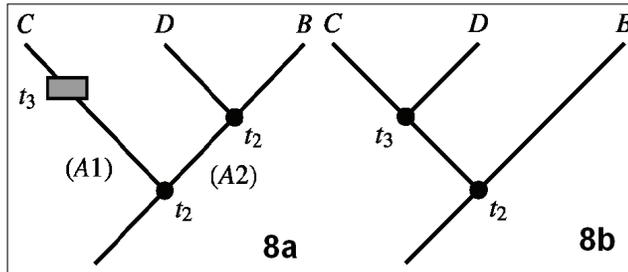
Se o problema anterior dizia respeito à parafilía, aqui, embora não o diga explicitamente, Velasco parece estar acusando o conceito biológico de criar espécies *polifiléticas*, já que “animais voadores” seria um caso típico de grupo polifilético. Um grupo polifilético, tal como mencionamos anteriormente, é aquele no qual o ancestral comum mais recente dos membros do grupo não é, ele próprio, um membro do grupo. O ancestral comum mais recente dos animais voadores não era, ele próprio, um animal voador; do mesmo modo, o ancestral comum mais recente dos animais endotérmicos não era, ele próprio, um animal endotérmico. Portanto, se esta nossa interpretação a respeito da crítica de Velasco estiver correta, então a estatística de Funk e Omland, citada anteriormente, se refere aos problemas 1 e 2 *somados*.

O PROBLEMA DO “CLADOGRAMA ERRADO”

Neste terceiro cenário (Figura 8), imaginemos que, em t_1 , a população A1 se separa de A2, como nos cenários anteriores. Em seguida, em t_2 , a população A2 dá origem à espécie B, reprodutivamente isolada tanto de A1 quanto de A2. Por fim, em t_3 , não há mais nenhuma divergência populacional, mas A1 se torna reprodutivamente isolada de A2 (este evento está representado por um retângulo na Figura 8a). Como não fica claro qual

das duas populações, A1 ou A2, é a espécie biológica A após o isolamento reprodutivo, simplesmente mudaremos o nome delas para C e D, respectivamente.

FIGURA 8 – O problema do “cladograma errado”. Neste caso, o cladograma que representa a história do isolamento reprodutivo apresenta os mesmos grupos que o populacional, porém estabelece relações diferentes entre eles. (a) Cladograma “correto”, representando a história de cisão das populações. Em t_1 , as populações A1 e A2 se separam. Em t_2 , B se separa de A2 e fica reprodutivamente isolada da espécie A. Em t_3 , A1 se torna reprodutivamente isolada em relação a A2 (evento representado pelo retângulo). Como não fica claro se A1 ou A2 permanecem como a espécie A, o nome das duas foi mudado para C e E, respectivamente. (b) Cladograma “errado” representando a história de isolamento reprodutivo. Como o isolamento reprodutivo entre C e D é mais recente que o entre (C+D) e B, C e D são representadas como sendo mais proximamente aparentadas entre si, enquanto a árvore populacional sugere o contrário.



Fonte: adaptada de Velasco, 2008, p.412.

Aqui, a discordância entre a história do isolamento reprodutivo e a história das cisões populacionais ocorre pelo fato de que a divisão entre as populações que dariam origem às espécies biológicas C e D ocorre *antes* (em t_1) que o estabelecimento do isolamento reprodutivo entre elas (que só ocorre em t_3). Velasco chama esse problema de “cladograma errado” porque o cladograma do isolamento reprodutivo é “errado” em relação ao populacional (compare as Figuras 8a e 8b), pois coloca C e D como sendo mais proximamente aparentadas em relação a B, enquanto de fato são D e B que são mais proximamente aparentadas em relação a C.

CLADOGRAMAS, ESPÉCIES E MODELOS

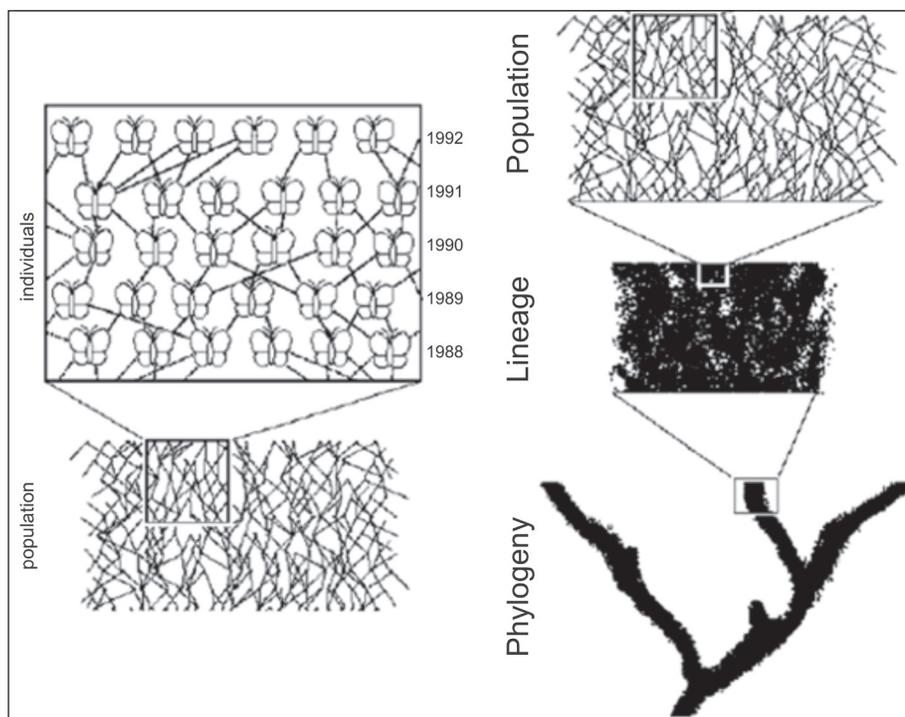
Sobre os problemas levantados acima, Velasco afirma que os defensores do conceito biológico têm duas repostas possíveis: ou negar que esses problemas ocorrem, ou negar que são problemas. A primeira opção não é viável; embora Velasco não mencione exemplos reais do problema 3, ele cita o trabalho de LaPorte (2005), onde esses exemplos podem ser encontrados. O já citado trabalho de Funk e Omland (2003) apresenta boas evidências de que problemas de parafilia e polifilia ocorrem em quase um quarto das espécies animais.

Entretanto, é necessário ter cautela em relação ao modo como os resultados de Funk e Omland são apresentados por Velasco. A retórica utilizada por Velasco faz parecer que a única causa possível para a parafilia e polifilia é o emprego do conceito biológico de

espécie. Funk e Omland (2003, p.399) listam *onze* possíveis causas para os fenômenos de polifilia e parafilia; atribuir toda a culpa ao conceito biológico de espécie parece, no mínimo, inadequado.

Outra ressalva importante é que Velasco considera que um cladograma é genuíno se e somente se representar a história populacional. O autor apresenta a Figura 9 como uma representação adequada a respeito do que é a filogenia: uma representação em larga escala das relações genealógicas que efetivamente ocorreram entre os organismos individuais dentro de um grupo de seres vivos. Nesse mesmo sentido, em outro artigo, Velasco (2013) argumenta que a filogenia nada é senão a história das populações. Velasco pode ter razão, e pode ser verdade que os métodos filogenéticos sejam aptos para captar, antes de mais nada, a história das populações (v. também BRANDON; MISHLER, 1996; CRACRAFT, 1989).

FIGURA 9 – A filogenia como um padrão de larga escala da rede de relações genealógicas entre organismos.



Fonte: reproduzida de Velasco, 2008, p.413.

Mas não podemos esquecer que há muitos outros tipos de cladograma (ou “árvores”, se quisermos reservar a palavra “cladograma” para as árvores populacionais), que não pretendem contar a história das populações. As árvores que contam as histórias do

isolamento reprodutivo, tais como as apresentadas nas Figuras 6b, 7b e 8b, são apenas uma dentre as muitas alternativas às árvores populacionais. Conforme exemplificado por Avise e Wollenberg (1997), até mesmo certas linhagens, como uma linhagem patrilineal ao interior de uma população, pode entrar em conflito com a história dessa mesma população. Para citar outro exemplo, o fato de que as chamadas “árvores de genes” (isto é, cladogramas construídos a partir da amostragem de genes específicos), na maioria dos casos, também discordam das árvores populacionais, é tão bem conhecido que há modelos matemáticos descrevendo as relações entre determinada árvore de genes e a árvore populacional subjacente (PAMILO; NEI, 1988).

Feitas essas considerações, cumpre esboçarmos uma resposta aos problemas levantados por Velasco, tomando o segundo caminho mencionado por ele, ou seja, negando que se trata de problemas. Nossa principal estratégia é tomar uma ideia desenvolvida pelo próprio Velasco em um artigo recente (2012), de que os cladogramas (e as árvores em geral) são *modelos*, ou seja, representações simplificadas de fenômenos multidimensionais que, portanto, omitem certos detalhes que podem ser captados por outros tipos de modelo. Assim, as árvores populacionais são apenas um dentre vários tipos de modelos da história evolutiva dos grupos de seres vivos; árvores de genes e árvores da história de isolamento reprodutivo são outros tipos.

A história contada pelo conceito biológico de espécie pode ser uma história do isolamento reprodutivo *potencial*, enquanto a história populacional é uma história do isolamento reprodutivo *real* (BRANDON; MISHLER, 1996, p.117). Pensamos que esses dois aspectos do processo evolutivo devem ser vistos como complementares, e não conflitantes. Ao descobrimos que duas populações podem, potencialmente, intercruciar, isso significa que há a possibilidade de haver fluxo gênico entre elas e, portanto, de elas funcionarem como uma unidade diante da evolução.

O isolamento reprodutivo potencial, no sentido requerido pelo conceito biológico de espécie, permanece como uma dimensão válida e importante da evolução. Velasco e outros defensores da filogenia poderiam defender uma postura *eliminativista* frente ao conceito biológico de espécie, dizendo que ele deveria ser eliminado frente às histórias das populações (v. também MISHLER, 1999). Essa postura implica que toda a informação obtida através do conceito biológico de espécie deveria poder ser obtida recorrendo-se unicamente à história populacional. Porém, isso não parece ser possível: dizer “esta espécie biológica é um grupo parafilético”, apesar de tudo, é mais informativo que dizer “este grupo de populações é um grupo parafilético”. A primeira frase nos informa sobre *duas* dimensões do processo evolutivo: as populações em questão não estão reprodutivamente isoladas, mas formam um grupo parafilético. A segunda frase nos informa apenas que o grupo em questão é parafilético.

Conforme dissemos anteriormente, o conceito biológico de espécie surgiu no cerne da genética de populações com o intuito de fazer coincidir as unidades taxonômicas com as unidades evolutivas. Pelo fato de que a genética de populações persiste como uma disciplina importante ao interior da biologia, não podemos menosprezar os resultados obtidos através da aplicação do conceito biológico de espécie. Porém, a história do

conceito biológico o levou por outros caminhos que o distanciaram das ideias sobre as forças evolutivas (seleção natural, deriva genética, seleção sexual, mutação e/ou migração) originalmente propostas pelos arquitetos da genética de populações⁶.

Velasco está ciente deste fato, e escreve:

Populações conspecíficas não são unidas no que diz respeito às forças da evolução, e é por isso que as espécies tipicamente evoluem a partir de populações individuais e não de uma espécie ancestral inteira [...]. O próprio fenômeno das espécies parafiléticas serve para reforçar este ponto. Quando as árvores de espécies e de populações discordam, essa discordância surge porque uma espécie não funcionou como uma única unidade evolutiva. (VELASCO, 2013, p.10)

Um conceito proposto por Caponi (2013), que ele chama de *conceito microevolutivo de espécie*, procura resgatar as forças evolutivas para dentro da espécie, o que permitiria resolver problemas como esse apontado por Velasco. De acordo com Caponi (2013, p.396), uma espécie é “uma linhagem de populações entre as quais nunca se chegou a estabelecer um isolamento microevolutivo”. Por sua vez, duas populações estão *microevolutivamente isoladas* se e somente se “os processos microevolutivos que afetam uma delas (a saber: seleção natural, deriva genética, seleção sexual, mutação e/ou migração) não podem estender-se à outra” (idem, p.404).

Nos moldes do que pensavam Dobzhansky e Mayr, podemos dizer que o isolamento reprodutivo é certamente uma condição suficiente para o isolamento microevolutivo. Porém, não é condição necessária: duas espécies de bactérias, organismos de reprodução assexuada, podem estar microevolutivamente isoladas sem estar reprodutivamente isoladas *sensu* Mayr (CAPONI, 2013). Desse modo, pelo fato de que a noção de isolamento microevolutivo é mais ampla que a de isolamento reprodutivo, o conceito de Caponi tem uma vantagem por sobre o conceito de Mayr.

Desta maneira, o conceito de Caponi proíbe que ocorra uma situação como a mencionada por Velasco, ou seja, que populações *conspecíficas* não estejam “unidas no que diz respeito às forças da evolução” (2013, p.10). No conceito de Caponi, se duas populações não estão unidas no que diz respeito às forças da evolução, então elas *não são* conspecíficas. É provável que o conceito microevolutivo de espécie não seja capaz de evitar os problemas levantados por Velasco. O próprio Velasco pensa que nenhum critério não filogenético utilizado para agrupar organismos em espécies (nem mesmo aqueles que se propõem “filogenéticos”; ver Baum e Donoghue (2006)) seria capaz de evitar esses problemas (VELASCO, 2008, p.410).

⁶Pode-se pensar que estamos reivindicando que seria necessário algo como uma *síntese estendida* (PIGLIUCCI, 2009) para dar conta da pluralidade adquirida pelo conceito de espécie desde a Síntese Moderna. Embora isso seja verdade, estamos tentando chamar atenção para o fato de que as próprias forças clássicas da evolução, do modo como estabelecidas pela Síntese Moderna, não podem ser negligenciadas no(s) conceito(s) de espécie adotado(s) pela síntese estendida.

Porém, isso não é importante, pois o que o conceito microevolutivo faz é resgatar a ideia de que há grupos evolutivamente significativos para além dos grupos monofiléticos. Ou seja, tanto espécies microevolutivas (ou biológicas) quanto grupos monofiléticos de populações são unidades importantes da evolução. Uma compreensão ampla da evolução deve abarcar todas essas diferentes dimensões.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Desde que a análise de árvores filogenéticas passou a figurar explicitamente entre os Parâmetros Curriculares Nacionais para o Ensino Médio⁷, estes diagramas passaram a figurar de modo proeminente nos livros didáticos de biologia (v. p.ex. AMABIS; MARTHO, 2010; BIZZO, 2010; LOPES; ROSSO, 2010). De fato, alguns autores consideram a capacidade de interpretar cladogramas e árvores filogenéticas ser tão central para a biologia, quanto a capacidade de interpretar mapas o é para a geografia (BAUM; SMITH; DONOVAN, 2005).

Talvez a maior dificuldade que se apresenta ao ensino de ciências seja comunicar a natureza bem-consolidada e, ao mesmo tempo, *falível* do conhecimento científico. Nesse sentido, este artigo teve por objetivo apresentar algumas complicações para a interpretação de cladogramas que podem ser causadas pelo conflito entre a história do isolamento reprodutivo e a história da cisão de populações. Pensamos que estas discussões podem ser responsabilmente levantadas em sala de aula, desde que se tenha a consciência de que elas não têm por objetivo desmerecer o conceito biológico de espécie.

A analogia entre cladogramas e mapas é frutífera, pois, assim como diferentes mapas com diferentes propósitos podem ser feitos a respeito da mesma região geográfica, também há diferentes cladogramas que podem ser feitos com os mesmos grupos de organismos. Cada um desses diferentes cladogramas é a ilustração de um aspecto da complexa história evolutiva dos seres vivos⁸.

REFERÊNCIAS

- AMABIS, J. M.; MARTHO, G. R. *Biologia*. v.2. São Paulo: Moderna, 2010.
- AMORIM, D. S. *Fundamentos de Sistemática Filogenética*. Ribeirão Preto: Holos, 2002.
- AVISE, J. C. *Evolutionary Pathways in Nature: a phylogenetic approach*. New York: Cambridge University Press, 2006.
- AVISE, J. C.; WOLLENBERG, K. Phylogenetics and the origin of species. *PNAS* 94, p.7748–7755. 1997.

⁷ Ver PCN+ (n.d.): Tema 4, unidade temática 3; Tema 6 unidades temáticas 2 e 3.

⁸ O autor deste artigo gostaria de agradecer aos professores Gustavo Caponi, Nei Nunes-Neto, Matt Haber e Joel Velasco, por discussões sobre os temas aqui tratados e também aos revisores que melhoraram o texto.

- BAUM, D. A.; SMITH, S. D.; DONOVAN, S. S. The Tree-Thinking Challenge. *Science*, v.310, p.979-980. 2005.
- BAUM, D. A.; DONOGHUE, M. J. Choosing Among Alternative ‘Phylogenetic’ Species Concepts. In: SOBER, E. (Org.). *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*. Cambridge, MA: Bradford Books, 2006. p.387-406.
- BIZZO, N. *Novas Bases da Biologia: ensino médio*. São Paulo: Ática, 2010.
- BLANC, J. *Loxodonta africana*. 2011. Disponível em: www.iucnredlist.org. Acesso em: 15 dez. 2013.
- BRANDON, R. N.; MISHLER, B. Individuality, Pluralism, and the Phylogenetic Species Concept. In: BRANDON, R. N. (Org.). *Concepts and Methods in Evolutionary Biology*. New York: Cambridge University Press, 1996. p.106-124.
- BROWN, J. M.; PELLMYR, O.; THOMPSON, J. N.; HARRISON, R. B. Phylogeny of *Greya* (Lepidoptera: Prodoxidae), Based on Nucleotide Sequence Variation in Mitochondrial Cytochrome Oxidase I and II: Congruence with Morphological Data. *Molecular Biology and Evolution*, v.11, p.128-141. 1994.
- CAPONI, G. Las especies son linajes de poblaciones microevolutivamente interconectadas: una mejor delimitación del concepto evolucionario de especie. *Principia*, v.17, n.3, p.395-418. 2013.
- CRACRAFT, J. Speciation and its Ontology: The Empirical Consequences of Alternative Species Concepts for Understanding Patterns and Processes of Differentiation. In: OTTE, D.; ENDLER, J. A. (Org.). *Speciation and its Consequences*, Sunderland: Sinauer Associates, 1989. p.28-59.
- _____. 1992. Species Concepts and Speciation Analysis. In: ERESHEFSKY, M. (Org.). *The Units of Evolution: essays on the nature of species*. Cambridge, MA: MIT Press, 1992. p.93-120.
- CRAWFORD, N. G.; FAIRCLOTH, B. C.; MCCORMACK, J. E.; BRUMFIELD, R. T.; WINKER, K.; GLENN, T. C. More than 1000 ultraconserved elements provide evidence that turtles are the sister group of archosaurs. *Biology Letters*, p.1-4. 2012.
- DE QUEIROZ, K. The General Lineage Concept of Species and the Defining Properties of the Species Category. In: WILSON, R. A. (Org.). *Species: New Interdisciplinary Essays*. Cambridge, MA: Bradford Books, 1999. p.49-89.
- DOBZHANSKY, T. *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press, 1937.
- ERESHEFSKY, M. *The Units of Evolution: Essays on the Nature of Species*. Cambridge, MA: MIT Press, 1992.
- FUNK, D. J.; OMLAND, K. E. Species-Level Paraphyly and Polyphyly: Frequency, Causes, and Consequences, with Insights from Animal Mitochondrial DNA. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v.34, p.397-423, 2003.
- GONZÁLEZ, F. O problema da espécie 150 anos depois de *A origem*. In: ABRANTES, P. (Org.). *Filosofia da Biologia*. Porto Alegre: Artmed, 2011. p.97-122.
- HENNIG, W. *Phylogenetic Systematics*. Chicago, IL: University of Illinois Press, 1966.
- HEY, J.; FITCH, W. M.; AYALA, F. J. *Systematics and the Origin of Species: on Ernst Mayr’s 100th Anniversary*. Washington: The National Academies Press, 2005.

- LAPORTE, J. Is There a Single Objective, Evolutionary Tree of Life? *The Journal of Philosophy*, v.102, p.357-374, 2005.
- LOPES, S.; ROSSO, S. *Bio*. v.3. São Paulo: Saraiva, 2010.
- MAYR, E. *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist*. New York: Columbia University Press, 1942.
- _____. Species Concepts and Their Application. In: RUSSE, M. (Org.). *Philosophy of Biology*. New York: Macmillan, 1989. p.136-145.
- MISHLER, B. Getting Rid of Species? In: WILSON, R. A. (Org.). *Species*. Cambridge, MA: Bradford Books, 1999. p.307-315.
- PAMILO, P.; NEI, M. Relationships between Gene Trees and Species Trees. *Molecular Biology and Evolution*, v.5, p.568-583, 1988.
- PCN+. PCN+ Ensino Médio – Ciências da Natureza, Matemática e Suas Tecnologias. 1997. Disponível em: <http://portal.mec.gov.br/seb/arquivos/pdf/CienciasNatureza.pdf>. Acesso em: 15 dez. 2013.
- PIGLIUCCI, M. An Extended Synthesis for Evolutionary Biology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, v. 1168, n.1, p.218-228. 2009.
- REICH, D. E.; WAYNE, R. K.; GOLDSTEIN, D. B. Genetic evidence for a recent origin by hybridization of red wolves. *Molecular Ecology*, v.8, p.139-144, 1999.
- RIDLEY, M. *Evolution*. Oxford: Blackwell, 2004.
- ROHLAND, N.; REICH, D.; MALLICK, S.; MEYER, M.; GREEN, R. E.; GEORGIADIS, N. J.; ROCA, A. L.; HOFREITER, M. Genomic DNA Sequences from Mastodon and Woolly Mammoth Reveal Deep Speciation of Forest and Savanna Elephants. *PLoS Biology*, v.8, p.1-10, 2010.
- SANTOS, C. M. D. Os dinossauros de Hennig: sobre a importância do monofiletismo para a sistemática biológica. *Scientia Studia*, v.6, p.179-200, 2008.
- SIMPSON, G. G. *Principles of Animal Taxonomy*. New York: Columbia University Press, 1961.
- SOBER, E. *Reconstructing the Past: Parsimony, Evolution, and Inference*. Cambridge, MA: Bradford Books, 1988.
- VELASCO, J. Species concept should not conflict with evolutionary history, but often do. *Studies in the History and Philosophy of Biology and Biomedical Sciences*, v.39, p.407-414. 2008.
- _____. Review of the Species Problem, by Richard Richards. *The Philosophical Review*, v.120, p.598-602. 2011.
- _____. The Future of Systematics: Tree Thinking without the Tree. *Philosophy of Science*, v.79, p.624-636, 2012.
- _____. Phylogeny as population history. *Philosophy and Theory in Biology*, v.5, p.1-18. 2013.
- WHEELER, Q. D.; MEIER, R. M. *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*. New York: Columbia University Press, 2000.