O que é uma espécie? A resposta desta pergunta aparentemente simples influência toda a nossa compreensão da diversidade biológica. Sendo um produto da evolução gerando diversidade via o processo de especiação, a resposta a ela também se encontra na base de como ordenamos e classificamos a diversidade biológica. Em outras palavras, um processo contínuo de diversificação (evolução) produz descontinuidades na natureza a qual chamamos de espécies. No entanto, o que parece uma questão simples, "O que é uma espécie?", na verdade se revelou como uma das questões mais complicadas e debatidas dentro da biologia ao longo do século 20. Muito papel foi gasto na história da biologia para responder a esta simples pergunta.

Aqui, vamos olhar do ponto de vista teórico esta questão e tentar responde-la ou ao menos apresentar os conceitos de espécies utilizados na biologia moderna. Um outro lado da questão seria a prática de identificar espécies na natureza, mas aqui não há controvérsias. Na buscamos descontinuidades na natureza tomando cuidado prática, descontinuidades entre espécies da variação intra-específica que pode ter origem sexual (dimorfismo sexual por exemplo, tão comum em passarinhos), populacional (variação geográfica existente entre populações componentes de uma espécie), ontogenética (variação decorrente do desenvolvimento dos organismos, produzindo diferenças entre indivíduos de idades diferentes). Em outras palavras, as espécies são reconhecidas na natureza em termos de caracteres morfológicos facilmente identificáveis, confiáveis e consistentes (ou seja, todos os organismos daquela espécie apresentam aquele caráter). Se um grupo de organismos difere de outros organismos este será considerado uma espécie. Também não iremos detalhar a parte prática pois a morfologia de cada grupo é estudada através de métodos particulares. No entanto, o próprio exame dos conceitos deverá lançar alguma luz sobre como os biólogos modernos reconhecem "espécies" na natureza.

Conceito tipológico – Este é um conceito historicamente importante, mas sem aplicação na biologia moderna. Ele remonta a Platão, sendo baseado na noção de que toda a diversidade observada no universo reflete a existência de um número limitado de "universais", ou tipos básicos. Esta filosofia Platônica "essencialista" foi profundamente influente no pensamento da humanidade. Por ela, indivíduos componentes de uma espécie não têm relação especial entre si, são meras expressões do mesmo tipo, essência ou idéia (eidos) existente no plano metafísico das idéias. A variação é o resultado de manifestações imperfeitas da idéia implícita de cada espécie. Logo, a variação não é importante, são meras sombras projetadas na parede de uma caverna e o que nos importa é procurar o que estas sombras têm em comum e o que podem nos dizer sobre a idéia ou tipo verdadeiro e perfeito existente no plano metafísico. A presença da "essência" é inferida pela similaridade e para o essencialista a semelhança é o critério de espécie. Se este conceito fosse aplicado hoje ignorando as fontes de variação discutidas acima o que você acha que ocorreria com espécies apresentando dimorfismo sexual bem marcado? Se um sexo fosse preto com a cara amarela (como nos macacos parauacus) e o outro preto salpicado de branco pelo corpo e com o peito amarelo. Seriam eles classificados como a mesma espécie? Não, e de fato Lineu ao utilizar o conceito tipológico, errou inúmeras vezes criando espécies diferentes para os dois sexos de diversos pássaros e macacos da região Neotropical.

Conceito nominalista – Pelo conceito nominalista não existem universais. Existem apenas os indivíduos e as espécies são abstrações da mente humana. Este ponto de vista foi expresso com particular vigor em 1908 por Bessey: "A natureza produz apenas indivíduos...as espécies não têm existência real na natureza. São conceitos mentais e nada mais...as espécies foram inventadas para se poder referir coletivamente a um grande número de indivíduos". Embora

este conceito tenha importância histórica, ele é apresentado aqui apenas como referência a evolução das idéias sobre o tema. Nenhum biólogo moderno considera seriamente este conceito, sendo indefensável sob vários pontos de vista. De agora em diante passaremos a discutir os conceitos atuais de espécie. Todos eles partem de um princípio fundamental, de que as espécies têm uma existência real na natureza.

Conceito de isolamento (biológico) - Conhecido como "biológico" por ser aplicável apenas a biologia (o conceito tipológico por exemplo pode ser aplicado a cadeiras, mesas, planetas assim como na biologia) este conceito deve ser referido mais propriamente como de isolamento. Popularizado por Mayr e Dobzhansky, dois grandes arquitetos da teoria neodarwinista, diz que: "espécies são grupos de populações naturais reais ou potencialmente intercruzantes, isoladas reprodutivamente de grupos similares" (Mayr, 1963). Este é o conceito predominante na biologia sendo a ortodoxia vigente, apesar de várias críticas a ele. Ele enfatiza o fato de que a espécie consiste de populações, são reais e têm uma coesão interna devido ao programa genético, historicamente desenvolvido, compartilhado por todos os indivíduos que a compõe. Repare que, por este conceito, um único mecanismo evolutivo está sendo considerado, o fluxo gênico. Os membros de uma espécie constituem:

- uma comunidade reprodutiva: indivíduos respondem entre si como cônjuges potenciais e procuram uns aos outros com finalidade reprodutiva.
- 2) unidade ecológica: independentemente dos indivíduos que a compõem, interagem com outras espécies com a qual dividem o ambiente como uma unidade.
- unidade genética: consiste de um grande patrimônio gênico em intercomunicação, enquanto indivíduos carregam apenas uma pequena porção do conteúdo total do patrimônio genético.

Por este conceito existem adaptações que funcionam como mecanismos de isolamento impedindo o fluxo gênico interespecífico (tabela 1).

Tabela 1
Uma classificação dos mecanismos de isolamento nos animais (Mayr, 1993):

1. Mecanismos pré-copulatórios: impedem cruzamentos inter-específicos
a. Parceiros em potencial não se encontram (isolamento sazonal ou de hábitat)
b. Parceiros em potencial encontram-se, mas não copulam (isolamento etológico)
c. A cópula é tentada, mas não há transferência de espermatozóides (isolamento
mecânico)
2. Mecanismos pós-copulatórios: reduzem o completo sucesso dos cruzamentos inter-
específicos
Pré-zigóticos
a. A transferência de espermatozóides ocorre, mas o ovo não é fertilizado (mortalidade
gamética, incompatibilidade, etc.)
Pós-zigóticos
b. O ovo é fertilizado, mas o zigoto morre (mortalidade zigótica por incompatibilidade
de cariótipos, etc.)
c. O zigoto produz uma F1 de híbridos inviáveis ou com viabilidade reduzida
(inviabilidade do híbrido)
d. Os zigotos dos híbridos da F1 são completamente viáveis, mas parcial ou
completamente estéreis ou ainda produzem uma F2 deficiente (esterilidade do híbrido)

Conceito de reconhecimento- (H. Paterson, 1985)— Espécies são definidas como a população mais inclusiva (no sentido de conjunto mais abrangente) de organismos individuais biparentais que compartilham um sistema de fertilização comum. Paterson (1985) percebeu que isolamento é irrelevante para entender a especiação (particularmente quando esta se dá em alopatria, ou seja, populações disjuntas, separadas no espaço geográfico). O que importa são os mecanismos de fertilização que garantem a fecundação e a reprodução intra-específica.

Basicamente este é o outro lado da moeda do conceito de isolamento e ao invés de procurarmos adaptações que impedem o fluxo gênico entre espécies diferentes passamos a olhar estas adaptações como mecanismos que facilitam a troca gênica entre indivíduos de uma mesma espécie. Por exemplo, rituais de corte e sinais de acasalamento têm outras funções que apenas impedir o fluxo gênico entre espécies distintas. Eles podem funcionar na supressão do escape ou do comportamento agressivo no animal cortejado; podem atuar na sincronização das atividades reprodutivas; persuadir o parceiro em potencial a continuar a corte; a coordenação no tempo e espaço dos padrões de acasalamento; a orientação dos parceiros para a cópula e finalmente a fertilização em si. Um ótimo exemplo são os lagartos *Cnemidophorus* uniparens. Esta espécie é totalmente constituída de fêmeas que se reproduzem de forma assexuada via partenogênese. Nestes lagartos inseminação e isolamento pré-zigótico são totalmente irrelevantes já que a reprodução é estritamente partenogenética. No entanto, as fêmeas mostram um comportamento elaborado de corte que é similar ao comportamento de machos em espécies proximamente relacionadas. Estes comportamentos servem como gatilhos neuroendócrinos que coordenam os eventos reprodutivos. Obviamente o comportamento de corte nestes lagartos facilita a reprodução, mas o isolamento reprodutivo é totalmente irrelevante.

Conceito evolutivo - (G. G. Simpson, 1961) "Uma espécie é uma linhagem (uma sequência de organismos ancestrais e descendentes) evoluindo separadamente de outras e com suas próprias tendências e papel evolutivo". (E. O. Wiley, 1978) "Uma espécie é uma linhagem única de populações de organismos ancestrais e descendentes que mantém sua identidade em relação a outras linhagens similares e que tem suas próprias tendências evolutivas e destino histórico". Este conceito têm a vantagem de se aplicar a todo espectro da vida e não apenas organismos de reprodução sexuada como os conceitos baseados no fluxo gênico. Além disso

pode ser aplicado a grupos vivos ou extintos. É um conceito próximo ao critério operacional utilizado por taxonomistas e paleontólogos: coesão fenotípica dentro de um grupo de organismos versus descontinuidade fenotípica entre grupos.

Conceito ecológico - "Uma espécie é uma linhagem que ocupa uma zona adaptativa minimamente diferente de qualquer outra linhagem em sua distribuição e que evolui separadamente de todas as outras linhagens fora desta distribuição" (L. Van Valen, 1976). Em outras palavras, o que Van Valen fez foi levantar a questão, em uma época (década de 70) em que todos pareciam estar apenas preocupados com o fluxo gênico para definir espécies, de que a seleção natural pode ser responsável por manter uma espécie separada da outra, já que cada uma ocupa uma zona adaptativa diferente das outras. Você pode imaginar uma zona adaptativa quase como um nicho ecológico, sendo portanto a combinação de todas as variáveis ambientais sob as quais uma espécie ou população pode persistir.

Conceito de coesão - "Uma espécie é a população mais inclusiva de indivíduos que tem o potencial para a coesão fenotípica através de mecanismos intrínsecos de coesão" (A. R. Templeton, 1989). Que mecanismos de coesão são estes? Alan Templeton é um geneticista de populações e, para ele, o principal objetivo do conceito de coesão é lançar alguma luz sobre o processo de especiação. Sendo assim, ele incorporou no seu conceito os mecanismos evolutivos já conhecidos por vocês: fluxo gênico, seleção natural e deriva genética. Já discutimos o papel do fluxo gênico em manter uma espécie (e sua coesão fenotípica) nos conceitos de isolamento e de reconhecimento. Fluxo gênico neste sentido pode ser visto tanto de uma forma negativa (como no conceito de isolamento), ao impedir ou reduzir ao mínimo a troca de material genético entre populações de espécies diferentes, como de uma forma positiva (como no de reconhecimento), se o encaramos como mecanismos (adaptações)

facilitando a troca de material genético e reprodução entre indivíduos de uma mesma espécie. O papel da seleção também já foi parcialmente discutido no conceito ecológico de espécie. Uma outra perspectiva sobre a seleção como um mecanismo causando coesão fenotípica é pensar no seu papel de jogar parte da variação genética fora e, ao mesmo tempo, manter certas variantes genéticas na população. Ao fazer isto, a seleção está estabelecendo relações de ancestralidade-descendência entre genes (e os indivíduos que os carregam) e, portanto, determinando a coesão fenotípica das espécies. Pensem por exemplo em espécies assexuadas, elas não existem? Claro que não, espécies assexuadas têm uma existência tão real quanto as sexuadas e seleção deve ter um papel fundamental ao manter sua coesão (já que obviamente o fluxo gênico não o faz!). Deriva genética também estabelece relações de ancestrais-descendentes entre alelos ao descartar ao acaso, ao longo do tempo, parte desses alelos constituindo uma população, enquanto outros aumentam em freqüência até serem fixados (lembrem-se da discussão sobre autozigotos e alozigotos na aula de deriva).

O conceito de coesão evita então dois grandes problemas que os conceitos baseados apenas em fluxo gênico compartilham entre si: Muito sexo e pouco sexo!

Pouco sexo - Os conceitos reprodutivos discutidos acima (isolamento e reconhecimento) não se aplicam a boa parte da diversidade da vida, ou seja, todos aquele organismos que apresentam reprodução assexuada. Não existem espécies assexuadas? Já vimos acima que sim. Em rotíferos por exemplo as espécies assexuadas são até mais bem delimitadas que as sexuadas. Em organismos assexuados, portanto, outras forças devem estar mantendo a coesão fenotípica observada, e estas forças devem ser a seleção natural e a deriva genética atuando no sentido de estabelecer relações de ancestralidade-descendência.

Muito sexo - Isto se refere ao fato de que diversas espécies, particularmente em grupos mais complexos (em termos de organização) como os vertebrados e as plantas com flores, freqüentemente apresentam as linhagens divididas em Syngameons. Syngameons se refere a

grupos de espécies proximamente relacionadas que ainda têm a capacidade de trocar genes na natureza mas que se comportam como unidades evolutivas independentes. Diversos exemplos são conhecidos. Por exemplo, "poplars" e "cottonwoods", duas espécies de árvores norteamericanas aparentadas ao salgueiro (ambas do gênero Populus), ainda hoje apresentam zonas híbridas no encontro das respectivas distribuições. No entanto, o registro fóssil mostra que elas são (e têm sido) distintas por cerca de 12 milhões de anos a despeito da hibridação durante todo este período. Muito embora os híbridos até sejam espacialmente dispersos, férteis e antigos, estas duas espécies de árvores mantiveram e continuam mantendo uma coesão fenotípica, genética e ecológica dentro delas e sendo distintas entre elas há pelo menos 12 milhões de anos, se comportando como linhagens evolutivas distintas e separadas. O mesmo ocorre com diversas espécies de carvalhos na América do Norte. Este fenômeno não é restrito apenas às plantas. Lobos e coiotes são morfologicamente, ecologicamente e genéticamente distintos. Lobos caçam em bandos, têm uma estrutura familiar, são sociais e apresentam uma morfologia bem diferente da do coiote. Por outro lado os coiotes são solitários no seu comportamento de caça e não podem ser confundidos de forma alguma com os lobos em termos de morfologia. Mas ainda hoje estas duas espécies são capazes de híbridar na natureza sendo o híbrido fértil e viável (o lobo-vermelho é, na verdade, híbrido entre lobos e coiotes). No entanto, apesar da troca de genes que já dura pelo menos 500.000 anos, lobos e coiotes, apesar de não satisfazer o critério de isolamento, são de fato duas linhagens evolutivas independentes. Diversos outros exemplos existem como em Drosophila heteroneura e D. silvestris no Havaí e os sagüis do leste brasileiro (Callitrhix ou micosestrela).

A idéia mais geral de espécie

Tendo examinado todos estes conceitos você pode estar esperando que agora ao final deste capítulo um conceito maravilhoso de espécie possa ser formulado que vai dar conta de todas as situações possíveis discutidas acima. Bom, sinto informar que não. Todos os conceitos modernos discutidos acima são muito bons dentro de certo contexto e para certos organismos. Mas existe sim um ponto em comum a todos os conceitos acima. Esta idéia mais geral do que é uma espécie, esta explícita ou implícita em cada um dos conceitos discutidos acima. Podemos chama-la de "conceito geral de linhagem" que, de uma forma muito simples, coloca que uma espécie é uma linhagem, ou seja, uma seqüência temporal/espacial de populações ancestrais e descendentes.

Generalização sistemática e o problema das espécies.

Robert O'Hara (1993) publicou um trabalho que considero revolucionário, e simples, sobre o "problema da espécie". O'Hara faz uma analogia entre o processo de produção de mapas, conhecido como generalização cartográfica e o processo de generalização sistemática pelo qual as espécies são reconhecidas na natureza. Na cartografia, tudo o que fazemos é simplificar a realidade para produzir um mapa que represente o mundo real de uma forma que seja útil para um propósito específico. Por exemplo, se você fosse um motorista de caminhão vindo do Sul do país e levando carga através da cidade de São Paulo para o Nordeste, você estaria interessado em saber quais são as vias de acesso principal a cidade e como fazer para entrar e sair de SP pelo caminho mais rápido e curto. Você teria praticamente nenhum interesse em saber quais são as linhas de Metrô e suas estações. Portanto um mapa rodoviário produzido com esta finalidade poderia muito bem não representar as linhas de metro. Por outro lado se você fosse um turista ou morador recém-chegado a cidade, certamente você precisaria de um mapa mostrando as estações de metrô. Ambos os mapas são representações razoáveis do mundo, mas mostram características diferentes do mesmo. Um mapa não é mais

verdadeiro do que o outro. Na cartografia fazemos uma generalização do espaço, o mundo real é representado de uma forma simplificada em uma folha de papel, seja eliminando pontos e objetos ou apenas simplificando o contorno dos objetos.

No caso da biologia, o processo de generalização sistemática é análogo ao cartográfico, mas simplificamos o mundo a partir de uma dimensão temporal. Quando nossa narrativa é retrospectiva não temos nenhum problema em representar a diversidade da vida em categorias superiores bem marcadas como gêneros, famílias, ordens etc. Os eventos evolutivos envolvidos na origem destes táxons superiores já estão tão distantes no tempo que não existe dúvida sobre as descontinuidades apresentadas. No entanto, quando nos aproximamos do nível hierárquico das espécies e populações nossa narrativa evolutiva deixa de ser retrospectiva e passa a ser prospectiva. Somos neste caso narradores envoltos em uma história que está acontecendo e que portanto não está totalmente determinada. Todos os conceitos de espécies discutidos acima são simplificações e aproximações a uma história que está acontecendo, sendo assim baseados em julgamentos de valor sobre as descontinuidades observadas na natureza, descontinuidades estas que podem ou não ser definitivas.