



FORMAS DE ESPECIAÇÃO NOS ANIMAIS *

por

CARLOS ALMAÇA

(Laboratório de Zoologia e Antropologia
— Faculdade de Ciências de Lisboa)

INTRODUÇÃO

A ideia de que o mundo vivo actual resulta de evolução dos animais e vegetais desde o seu aparecimento na história da Terra foi, a partir das primeiras décadas do século XIX, suportada por diferentes teorias pretendendo esclarecer os processos causadores das transformações dos seres organizados. Na maioria dos casos tais teorias explicavam a evolução como consequência da acção de um único factor ou realçando apenas um factor (Mayr, 1970). Assim, enquanto o lamarquismo se baseava nas alterações induzidas pelo ambiente no indivíduo e que se tornariam hereditárias, o darwinismo explicava a transformação das espécies pela selecção, também exercida pelo ambiente, da variabilidade melhor adaptada. Mais tarde, De Vries explicaria a evolução através das mutações, como antes Cuvier procurara conciliar a sua ideia de não-evolução

* Conferência proferida na Universidade dos Açores, Ponta Delgada, em 3 de Junho de 1980.

com o reconhecimento de que várias faunas e floras fósseis se tinham sucedido, através do catastrofismo e criacionismo.

Nas suas versões modernas, estas teorias aglutinaram-se, incorporaram os resultados de outras ciências, nomeadamente os da Genética, perdendo, assim, o carácter monístico que, inicialmente, reflectiam. Mas, apenas duas teorias, melhor dizendo dois grupos de teorias, tiveram persistência até bem dentro do nosso século: as neo-lamarquistas e as neo-darwinistas. Uma e outras realçavam o papel preponderante do ambiente, tomado na sua mais ampla acepção, no desencadeamento dos processos evolutivos. Porém, a forma como esse ambiente actuaria, de modo a provocar alterações com significado evolutivo, seria radicalmente diferente, segundo os neo-lamarquistas ou os neo-darwinistas. Para os primeiros o ambiente seria, de uma forma ou de outra, o indutor de alterações que, tornando-se hereditárias, transformavam os seres vivos. Para os neo-darwinistas o ambiente seria o agente filtrador da variabilidade genética produzida, não só por acção directa do ambiente (por exemplo, certas mutações), mas, sobretudo, por recombinação (sorteamento dos cromossomas durante a meiose e trocas de genes durante o *crossing-over*) e reprodução sexuada (fusão de gâmetas). A variabilidade genética assim produzida é infinita e constitui a matéria-prima sobre que actuará a selecção natural. Desta forma, seria de esperar que qualquer espécie com reprodução sexuada apresentasse populações locais com características diferentes: tais diferenças reflectiriam acções selectivas diversas sobre o genótipo comum à espécie provocadas pelos vários ambientes em que viviam as populações locais. A sistemática animal e vegetal demonstraria num enorme número de casos e com grande abundância de pormenores esta realidade. Diz Mayr (1970), e eu concordo em absoluto, que um dos acontecimentos mais revolucionários em Biologia foi a passagem da mentalidade tipológica para a populacional. É óbvio que, dentro de uma concepção essencialista, a variabilidade que as espécies apresentam na natureza — as populações locais a que aludi anteriormente — seria

reduzida a «tipos morfológicos», sem se considerar o dinamismo genético que os relaciona, sem procurar entender o que ele, de facto, significa e atribuindo categorias taxonómicas e nomes a cada um deles. Magníficas obras de taxonomia publicadas nas primeiras décadas do século XX, de que referirei apenas e por estar mais familiarizado com ela a de Miller (1912), reflectem com enorme clareza essa concepção essencialista e tipológica da natureza.

Perguntar-se-á por que razão a investigadores altamente qualificados como o que acabo de citar e tantos outros escapava a interpretação biológica, populacional, de grupos animais e vegetais de que eram profundos conhecedores. É que, os princípios e deduções que a permitiriam, despontados no fim da primeira década do século XX, apenas na terceira década deste século viriam a constituir um corpo cuja solidez o consentiu. A Genética populacional deu forma e conteúdo ao conceito biológico de espécie, como a Genética mendeliana fundamentara cientificamente a hereditariedade, base indispensável a qualquer teoria evolucionista, mas, naturalmente, pois só nos princípios do nosso século as suas leis foram redescobertas, apenas intuitiva e nebulosamente utilizadas por Lamarck e até mesmo por Darwin.

A GENÉTICA DAS POPULAÇÕES E A EVOLUÇÃO «FENOTÍPICA»

O neo-darwinismo actual, que assenta na *teoria sintética da evolução*, ou «síntese moderna», como inicialmente a denominou J. Huxley, deve a sua objectividade à Genética populacional. Muitos conceitos, fundamentais para a compreensão dos processos evolutivos, tais como os de selecção natural e adaptação — que certos autores desactualizados insistem em considerar viciosos — puderam ser, através da metodologia que lhe é própria, quantificados.

A Genética das populações surge em 1908, quando, independentemente um do outro, G. H. Hardy, um matemático inglês, e W. Weinberg, um geneticista alemão, estabeleceram a lei que rege os cruzamentos numa população panmíctica, isto é, em que a fusão dos gâmetas se faz ao acaso. O equilíbrio definido pela lei de Hardy-Weinberg, embora ideal, pois pressupõe várias condições realmente não verificadas nas populações (dimensão populacional infinita, cruzamentos ao acaso, isto é, todos os machos com igual probabilidade de se cruzarem com qualquer fêmea, ausência de actuação dos factores evolutivos como, por exemplo, da selecção e da mutação, etc.), constitui um padrão relativamente ao qual é mensurável a acção dos factores evolutivos, ou, por outras palavras, a evolução ao nível populacional ¹.

A estimativa das frequências dos genes em equilíbrio ou quando actuados por qualquer factor evolutivo só é, evidentemente, possível por a «população» constituir uma comunidade reprodutora, isto é, representar um «pool» genético com continuidade no tempo, o qual, em cada momento, é formado por todos os genes de todos os indivíduos que constituem a população nesse momento. Em termos populacionais um indivíduo representa, pois, uma fracção do «pool», ou fundo genético da população. Globalmente, a população pode caracterizar-se pelas frequências dos seus genes.

Se na população considerarmos um *locus* a que corresponda um par de alelos, A e A', cujas frequências são, respectivamente, (1-q) e q, sabemos que, enquanto em equilíbrio genético, a distribuição dos genótipos (e fenótipos) da população será igual a :

$$(1-q)^2AA + 2q(1-q)AA' + q^2A'A' = 1$$

¹ Neste texto serão limitadas ao mínimo as expressões quantitativas utilizadas em Genética das populações. O leitor interessado neste assunto poderá consultar, entre as publicações em língua portuguesa, as de Almaça (1971), Binder (1978) e Serra (1955).

FORMAS DE ESPECIAÇÃO NOS ANIMAIS

Se, em determinado ambiente, o fenótipo A'A' original, em termos médios, mais filhos por geração do que os outros fenótipos, é evidente que a frequência de A' aumentará. Como $q + (1 - q) = 1$, pois apenas um de dois alelos podem «residir» naquele *locus*, isso significa que o aumento da frequência de A' será igual à diminuição da frequência de A. Enquanto a mesma pressão selectiva se mantiver, a frequência de A'A' aumentará na população, e, com ela, a frequência do gene A'. Pode atribuir-se a este fenótipo um coeficiente de selecção, s , que mede o seu aumento de frequência em relação aos outros fenótipos, AA e AA'. Por outras palavras, s é uma medida do aumento diferencial de A'A', ou seja, da sua adaptabilidade naquelas condições ambientais. Isto é um exemplo de selecção positiva, ou darwiniana, quer dizer, a frequência de A' aumenta não porque o seu alelo seja deletério, mas sim porque A'A' está, naquelas condições de ambiente, melhor adaptado do que os outros fenótipos.

A selecção natural manifesta-se de outras formas (negativa, disruptiva, sexual, etc.) e constitui o factor mais importante na evolução das populações, moldando, ainda que lentamente, a variabilidade genética que elas contêm às pressões selectivas ambientais. É evidente que a selecção não é o único factor evolutivo, pois, desde logo, a sua plena acção pressupõe a actuação dos mecanismos produtores de variabilidade anteriormente referidos; estes também constituem factores de evolução das populações. Há ainda a referir as diferentes acções do acaso, controversas na sua amplitude, mas de inegável valor evolutivo (Almaça, 1973b).

Compreendidos os processos evolutivos ao nível elementar que é o das populações, tornaram-se mais claros os mecanismos conducentes à formação de novas espécies (especiação) o que, por seu lado, contribuiu para esclarecer a evolução dos grandes grupos (evolução trans-específica).

A EVOLUÇÃO AO NÍVEL MOLECULAR

A adaptação diferencial dos fenótipos de uma população às condições ambientais e a possibilidade da sua medição, bem como a controvérsia gerada pelo grau de participação atribuído pelos vários autores à *deriva genética* como factor evolutivo, conferiu à selecção natural um papel progressivamente relevante aos olhos dos neo-darwinistas. Estes tornaram-se seleccionistas e toda a variabilidade genética passou a ser considerada em termos adaptativos. A neutralidade selectiva de muitos genes e genótipos, um dos princípios de que haviam partido os defensores da deriva genética como importante factor de evolução, foi amplamente refutada pelos seleccionistas (por exemplo Mayr, 1970). E, naturalmente, a influência da selecção, tão amplamente revelada pelo estudo da evolução «fenotípica», foi estendida ao nível molecular. Este pan-seleccionismo defende que qualquer mutação será mais ou menos adaptativa que o alelo de que derivou e que a sua frequência aumentará na população em que surgiu se apresentar alguma vantagem selectiva, ou, por outras palavras, se o seu valor adaptativo for superior ao desse alelo.

Desde 1969, porém, que a interpretação da evolução molecular se afastou do seleccionismo, sustentando, pelo contrário, que a maioria das mutações são neutras e que, portanto, a maior parte das alterações evolutivas são devidas à deriva de genes selectivamente equivalentes. A «teoria neutral da evolução molecular», expressa de forma bastante completa por Kimura (1979), confere, portanto, ao acaso um papel preponderante não só na produção de variabilidade genética, mas também na fixação de genes neutros do ponto de vista selectivo. Quer dizer, a teoria neutral veio reavivar a controvérsia sobre o valor relativo da selecção natural e da deriva genética na evolução que, alguns anos antes, havia agitado os evolucionistas.

Para Kimura (1979), a teoria neutral não contraria a selecção negativa — a eliminação de mutantes deletérios. Apenas explica, segundo este autor, que mutações fixadas nas populações podem ser selectivamente equivalentes aos alelos perdidos por essas populações.

Um dos factos, quanto a mim mais interessantes, em que se baseia a teoria neutral é o da constância da taxa de evolução das proteínas, estimada através da substituição de amino-ácidos por ano em linhas evolutivas diferentes. A molécula de hemoglobina, por exemplo, tem essencialmente a mesma estrutura nos Peixes ósseos e nos Mamíferos. Terá surgido há cerca de 450 milhões de anos através da duplicação de um gene e é constituída por duas cadeias alfa idênticas e duas cadeias beta, também idênticas. Nos mamíferos, a taxa de substituição de amino-ácidos da cadeia alfa, que tem 141 amino-ácidos, é de cerca de uma substituição em 7 milhões de anos, o que corresponderá, em termos médios, à substituição de cada um dos amino-ácidos da cadeia em cerca de 1 bilião de anos. Ora, verifica-se que a cadeia α da carpa e a do homem diferem em cerca de metade dos amino-ácidos e estima-se em cerca de 400 milhões de anos a separação entre as linhas evolutivas que conduziram à carpa e ao homem (Kimura, 1979). Isto ajusta-se à hipótese de terem ocorrido, nas duas linhas e independentemente, durante cerca de 400 milhões de anos, mutações com a mesma taxa, o que parece provar que a fixação dessas mutações se deve ao acaso e não a qualquer influência selectiva.

Este e outros factos muito sugestivos são mencionados por Kimura (1970) como suporte da sua teoria neutral. Mas, a despeito de a referenciar ao nível molecular, Kimura (1979) tenta, compreensivelmente, projectar as consequências da teoria neutral para a interpretação da evolução «fenotípica», da mesma forma que os seleccionistas procuraram estender as conclusões dos estudos populacionais à evolução molecular. São, pois, dois planos diferentes, baseados um e outro em observações e experimentação muito válidas, que se procura

inter-relacionar. Mas, enquanto um respeita a um ou poucos nucleotídeos, o outro respeita a milhões e às suas inter-acções.

Desde logo há que distinguir as pequenas das grandes mutações. Estas últimas não parecem importantes na produção de variabilidade genética pela sua raridade, carácter geralmente deletério, ou, pelo menos, alterador da homeostasia. Além disso, não será entre as grandes mutações e os alelos que as produzem que se porá o problema da equivalência selectiva. A equivalência selectiva é, naturalmente, referida por Kimura a alterações de fraca amplitude, portanto a pequenas mutações. Ora, neste caso, que corresponde ao da maioria das mutações que contribuem, realmente, para a variabilidade genética das populações, creio não fazer sentido falar de equivalência selectiva ao nível molecular. Procurarei, seguidamente, explicar porquê.

A selecção natural actua sobre genótipos totais (fenótipos) e, portanto, sobre os produtos da acção integrada de milhões de genes. São os fenótipos que, relativamente às pressões selectivas do ambiente em que vive a população, apresentam, uns, maior valor adaptativo, outros, menor. Se a incorporação de uma nova mutação no fundo genético de uma população conferir alguma vantagem selectiva à maioria dos fenótipos, é natural que ela tenda a fixar-se na população, se, entretanto, não se alterarem significativamente as pressões selectivas. O valor adaptativo desses fenótipos superioriza-os relativamente aos outros, sendo, por isso, em maior número os descendentes que fornecerão às gerações subsequentes. Da mesma forma, se a incorporação de uma mutação conferir desvantagem selectiva à maioria dos fenótipos, o menor número de descendentes produzidos por estes tenderá a eliminá-la da população.

Mas, se uma mutação integrada em certos genótipos lhes conferir vantagem selectiva, enquanto se integrada noutros, confere a estes últimos desvantagem, e noutros ainda nem vantagem nem desvantagem, o seu destino na população será menos dependente dela própria do que do de outras mutações, estas sim determinando maiores valores adaptativos para uns

fenótipos do que para outros. É evidente que, nestas condições, o estudo daquelas mutações na população, nos dará ideia de elas serem fixadas ou eliminadas ao acaso, ou seja, da sua neutralidade selectiva. Isto apenas acontece por sermos incapazes de medir a influência de cada mutação no valor adaptativo do fenótipo total, influência que possivelmente até variará, muitas vezes, de acordo com os outros genes de que depende a produção de cada fenótipo.

Eis por que me parece destituída de sentido a expressão «equivalência selectiva» quando aplicada ao nível molecular. Uma mutação, maior ou menor, o que é, realmente, é diferente, senão não seria uma mutação. O seu papel ao nível da evolução «fenotípica» dependerá não só do seu valor intrínseco, mas também do sistema de genes em que será integrada, sistema que produzirá o fenótipo, e do ambiente em que vive a população. Creio que Kimura, ao desenvolver a sua teoria, utiliza a expressão «equivalência selectiva» no sentido de, ao nível molecular, a maioria das mutações serem apenas ligeiramente diferentes dos genes que as produzem. Mas, nem este facto nem o de as mutações se produzirem ao acaso implica, parece-me, que, num nível de integração muito mais complexo, as transformações evolutivas se processem, sobretudo, ao acaso e subtraindo-se à influência da selecção positiva, como defende a teoria neutral. Uma ligeira diferença ao nível molecular pode ser ampliada ou diminuída ao nível de integração complexíssimo que um genótipo total constitui e, portanto, o fenótipo que dele resulta.

Mas esta discordância básica não me permite concluir que nos diferentes níveis da «evolução fenotípica» — evolução das populações, formação das espécies e evolução trans-específica — o acaso não desempenhe também um papel (Almaça, 1973b, 1978b, 1979b), o qual me parece que será tanto mais importante quanto mais independente do ambiente for a realização de certas características fenotípicas. A selecção natural existe porque as populações exibem, em geral, uma informação genética muito variada. Mas, a própria organização desta

informação nos blocos individuais de que os fenótipos são o produto impõe limites à acção ambiental.

Por isso, enquanto não se avançar mais na compreensão dos mecanismos que actuam entre a constituição e transformação das proteínas e a organização e interacção delas no indivíduo tomado na sua globalidade, me parece prematuro estender universalmente o seleccionismo ao nível das alterações moleculares ou negar a selecção darwiniana como factor fundamental da evolução das populações.

FORMAÇÃO DAS ESPÉCIES

A evolução «fenotípica» poderá, como referi anteriormente, visualizar-se a três níveis diferentes: a evolução das populações, genética, ou elementar; a formação de espécies, ou especiação; e a formação de grandes grupos, ou evolução trans-específica. Cada um destes níveis tem uma metodologia de investigação que lhe é própria e o conhecimento dessa metodologia e dos seus resultados são fundamentais para a interpretação do nível seguinte. Assim, a formação de espécies, ou especiação, só pode ser inteiramente compreendida através dos elementos fornecidos pela evolução das populações.

Mayr (1970) considera três possibilidades diferentes para a formação de novas espécies: (1) transformação de espécies, (2) fusão de espécies e (3) multiplicação de espécies, ou verdadeira especiação.

A transformação de espécies confunde-se com a evolução genética. Com o decorrer do tempo, sem influência de barreiras extrínsecas, a população ou populações que constituem uma espécie transformam-se, por acção dos factores próprios à evolução das populações (selecção natural, mutação, etc.), originando uma entidade que, a partir de certo momento, estará reprodutivamente isolada da inicial. É evidente que o isolamento reprodutor nunca poderá, neste caso, ser testado, pois refere-se

a populações alocrónicas. Tem de deduzir-se da descontinuidade fenotípica entre a população inicial e final do processo em observação, como, de resto, na prática, é habitual fazer-se mesmo para as populações sincrónicas. No sentido aqui usado a transformação de espécies não aumenta a diversidade: uma espécie desaparece por transformação noutra espécie, que é diferente da primeira.

A fusão de espécies, pelo contrário, significa redução da diversidade. Duas espécies diferentes sofrem, a partir de certo momento, quebra dos mecanismos que garantiam o isolamento reprodutor entre as suas populações e fundem-se numa única espécie. Parece um caso raro na natureza, mas que não deixa de ser possível.

A verdadeira especiação representa, sempre, aumento de diversidade específica. A partir de uma espécie formam-se duas ou mais; por isso, se designa também por multiplicação de espécies, embora, geralmente, se refira apenas por especiação. Será desta última forma que a designaremos nas páginas subseqüentes deste trabalho.

Segundo Mayr (1970), entre as possibilidades de ocorrência da especiação haverá que considerar a «instantânea» e a «gradual». A primeira define-se como a produção de um único indivíduo (ou descendência de um único casal) que fica reprodutivamente isolado da espécie a que pertencem os progenitores e tem a capacidade ecológica e reprodutora de originar uma nova população específica (Mayr, 1970). As mutações comuns dificilmente poderão explicar a especiação instantânea em organismos sexuais. No entanto, em animais partenogenéticos, como muitos rotíferos e cladóceros, bem como em espongiários, hidrários, turbelários e briozoários que exibem reprodução vegetativa é natural que pequenas mutações contribuam para a produção de diferentes combinações de genes mais adaptativas do que outras. Poderá, assim, ocorrer uma especiação assexual e instantânea.

As grandes mutações, que isolam um indivíduo ou uma descendência dos seus progenitores, mantendo, no entanto, a

capacidade de esse conjunto produzir descendentes férteis são afectadas de inviabilidade pela enorme alteração da homeostasia que, inevitavelmente, acarretam. Apesar disso, certos autores têm defendido esta macrogênese como processo de evolução que, pela descontinuidade criada entre uma geração e a seguinte, sugestivamente se designa por saltação. A macrogênese explicaria não só a especiação instantânea como a formação de novos grupos superiores à espécie (géneros, famílias, etc.). A teoria da macrogênese foi defendida por Goldschmidt com base na ocorrência de «mutações sistémicas» ou reestruturações do genótipo global, cuja realidade não está demonstrada. Recentemente foi retomada por Serra (1972), que explica a evolução trans-específica através de trepções evolutivas. O conceito de *trepção*, desenvolvido por este autor, descreve-a como uma alteração adaptativa do material genético através da qual é modificada a informação genética de uma certa fase do ciclo biológico. Quando essa alteração afectar as células reprodutoras de modo a que o ciclo biológico que estas originam seja diferente do anterior, haverá uma trepção evolutiva. Ao contrário da mutação, a trepção pode começar gradualmente e percorrer um longo caminho antes de se manifestar definitivamente. Não haveria, por isso, com a trepção o rompimento brutal da homeostasia que uma grande mutação parece implicar.

A macrogênese, independentemente do seu agente processador, não se conforma com a imensa quantidade de elementos fornecidos pelos estudos sobre evolução populacional e especiação. O «súbito» aparecimento de espécies e de grandes grupos que a Paleontologia parecia denunciar, e que constituiu um dos grandes estímulos para a credibilidade da saltação como forma de evolução e da macrogênese como processo evolutivo, não resistiu a uma análise pormenorizada.

A macrogênese reflecte, além disso, uma interpretação tipológica dos táxones (Mayr, 19170), de que, hoje, já nem os paleontologistas compartilham (ver, por exemplo, Tintant, 1967). Por todas as razões indicadas, não me parece que a macrogé-

FORMAS DE ESPECIAÇÃO NOS ANIMAIS

nese seja de reter como processo válido de especiação instantânea.

A situação já é, porém, diferente quando se consideram as mutações cromossômicas (*sensu* Dobzhansky, 1955). Deve notar-se que é no contexto da citogenética que Serra (1972) considera a ação provável da trepção evolutiva. Se são discutíveis vários processos de especiação instantânea baseados em mutações cromossômicas, não há hoje dúvidas de que estas podem desempenhar um papel da maior importância na especiação gradual. Mesmo no que respeita à especiação instantânea está inequivocamente provado que ela pode processar-se por poliploidia (Mayr, 1970). A poliploidia parece constituir, sobretudo nos vegetais, um processo comum de especiação. É possível que em certos animais, por exemplo em lumbricídeos e turbelários, a poliploidia constitua o processo principal de especiação. De resto, a poliploidia parece ocorrer em todos os animais com partenogênese permanente (Mayr, 1970).

A especiação gradual processa-se através de populações e consiste na sua gradual divergência até atingirem isolamento reprodutor. Os processos que conduzem à especiação gradual nos animais serão discutidos seguidamente.

MODOS DE ESPECIAÇÃO GRADUAL NOS ANIMAIS

A quase-universalidade da especiação geográfica nos animais como forma de, gradualmente, duas populações da mesma espécie divergirem geneticamente até se tornarem espécies distintas foi até há muito pouco tempo aceite como realidade. Muitos investigadores contribuíram para a construção da teoria da especiação geográfica, mas foi o espírito lógico e sintético de Mayr que conferiu uma autoridade particular a esta teoria, desenvolvida em várias das suas obras (Mayr, 1942, 1963, 1970). Entre as contribuições globais mais importantes que vieram limitar em certa medida o excessivo apego à especiação geo-

gráfica figuram, na minha opinião, as de Bush (1975) e de White (1978).

Bush (1975) introduziu a par da componente espacial, de inegável importância nos processos de especiação, o tipo de sistema genético das espécies, também de incontestável interesse. White (1978) apoia-se sobre considerável quantidade de elementos relativos a rearranjos cromossômicos, que se sabe hoje desempenharem importante papel na estruturação dos mecanismos isoladores.

Referindo-se à especiação gradual nos animais aquáticos, Almaça (1979b) considera que, numa população comprometida num processo de especiação, este seguirá uma forma sequencialmente determinada por :

- a) Quantidade de variabilidade genética perdida relativamente à população original;
- b) Adaptabilidade do sistema genético e da estratégia reprodutora da população especiante a a) ;
- c) Natureza das barreiras espaciais que, eventualmente, isolarão essa população.

Os autores anteriormente referidos (Mayr, Bush, White) apresentaram classificações dos modos de especiação. Seguirei a de White (1978), que é a mais pormenorizada, alterando levemente as designações usadas por este autor. Os modos de especiação considerados por White são os seguintes: alopátrica por subdivisão, efeito fundador, extinção de populações intermediárias, clinal, efeito de área, stasipátrica e simpátrica.

ESPECIAÇÃO ALOPÁTRICA POR SUBDIVISÃO

É uma das formas de especiação geográfica, durante muito tempo considerada a mais comum. Consiste, basicamente, no isolamento por meio de uma barreira física qualquer (uma

FORMAS DE ESPECIAÇÃO NOS ANIMAIS

cadeia de montanhas, um oceano, um deserto, etc.) de duas ou mais populações de uma espécie. O isolamento espacial, extrínseco à espécie, interrompe o fluxo de genes que, anteriormente, se verificava entre as populações agora isoladas e estas divergem geneticamente. Se o tempo de isolamento for suficiente para que a divergência genética lhes permita atingir o isolamento reprodutor, mesmo que, posteriormente, as barreiras espaciais desapareçam ou a expansão normal das populações as leve ao contacto, estas já não hibridarão: formaram, entretanto, novas espécies.

Este tipo de especiação, que envolve geralmente o isolamento de populações com efectivos importantes, não representará, por isso, perda considerável de variabilidade genética nessas populações. Parece mais independente do sistema genético das espécies do que outras formas de especiação. Será, no entanto, um processo mais lento nas populações exogâmicas e K-seleccionadas, do que nas endogâmicas e r-seleccionadas. Várias espécies de Ciprinídeos peculiares à Península Ibérica exibem este modo de especiação (Almaça, 1976, 1978a, b). Uma barreira montanhosa terá separado, a partir de fins do Oligocénico, as bacias do Tejo e do Guadiana, proporcionando o isolamento geográfico que levou à formação de *Barbus bocagei*, *B. sclateri*, *Chondrostoma polylepis*, *Ch. wilkommi* e *Leuciscus pyrenaicus*, entre outras.

EFEITO FUNDADOR

É outra forma de especiação geográfica, provavelmente a mais comum entre os animais (Bush, 1975). Neste caso, uma população de efectivo reduzido encontrar-se-á isolada da parte mais importante da espécie a que pertence. Os autores (Mayr, Bush, White, etc.) caracterizam, geralmente, o efeito fundador pela deslocação de um pequeno fragmento populacional para novo território. Considerando a especiação em termos de perda

de variabilidade genética por parte da população que a inicia, eu creio ser preferível, por me parecer de maior generalidade, incluir no efeito fundador modalidades diversas, que por ora não formalizarei nomenclaturalmente, e que apresentam em comum a formação alopátrica de espécies com redução muito considerável de variabilidade genética (Almaça, 1979b). Isto implica, desde logo, a adaptação do sistema genético à endogamia e homosselecção e uma estratégia reprodutora r , o que, por seu lado, tem como consequência uma especiação rápida. De resto, emerge da obra de Ford (1971) que são muito comuns coeficientes de selecção de valor elevado, que mais rápida tornarão a especiação por efeito fundador quando o sistema genético e a estratégia adaptativa da população se lhe adaptam. As modalidades do efeito fundador que descrevi para os animais aquáticos, mas que creio válidas para os animais em geral, são as seguintes (Almaça, 1979b) :

1. Colonização de zonas marginais com isolamento espacial. A redução de variabilidade genética da população colonizadora será, geralmente, muito grande, não só por a sua dimensão ser pequena, mas porque, em regra, ela provirá de uma população já marginal e em que, por esta razão, a variabilidade é relativamente reduzida. Muitos casos de colonização de ilhas se incluirão neste processo. É provável que a formação de espécies de Ciprinídeos ibéricos a partir de espécies centro-europeias tenha também ocorrido por este processo, quando, durante o Oligocénico, o levantamento da cadeia pirenaica separou, para sul, fracções das populações marginais (Almaça, 1976, 1978b). Da mesma forma se terão originado as espécies norte-africanas de *Barbus* de afinidades europeias e de *Pseudophoxinus* : a partir de fracções colonizadoras marginais que, no Pontiano, terão sido separadas para a África do norte através do maciço bético-rifenho (Almaça, 1978b, 1979a).

2. Grande redução de efectivos de uma geração à seguinte com correlativa redução de variabilidade em espécies de dis-

FORMAS DE ESPECIAÇÃO NOS ANIMAIS

persão passiva. Há, neste caso, uma grande redução de variabilidade entre gerações, as quais, em condições favoráveis, originam verdadeiras multidões (caso de certos Filópodes, por exemplo). A dispersão passiva pode colocar entre populações muito diferenciadas geneticamente barreiras espaciais importantes e a especiação processar-se rapidamente. Corresponde ao «efeito de gargalo», designação muito sugestiva para este processo, usada aqui restritivamente, pois para certos autores (por exemplo, Dodson, 1960, Stansfield, 1977) é sinónima de «efeito fundador».

3. Fragmentação do habitat dentro da área de distribuição da espécie com isolamento de pequenas populações sem possibilidade de dispersão passiva. A redução de variabilidade é, neste caso, realizada no espaço e poderá, também, conduzir a uma rápida especiação. É natural que as glaciações, por exemplo, tenham ocasionado uma especiação deste tipo em Peixes dulçaquícolas, Répteis, Anfíbios e Mamíferos de estratégia-r. A especiação, ou, pelo menos, raciação dos *Pitymys* ibéricos (Almaça, 1973) terá muito a ver com este processo.

EXTINÇÃO DE POPULAÇÕES INTERMEDIÁRIAS

É outra forma de especiação geográfica em que a barreira de isolamento é constituída pela distância que separa duas sub-espécies, anteriormente ligadas por populações intermediárias. O desaparecimento destas últimas interrompe o fluxo genético entre as terminais, cuja diferenciação genética será, assim, mais rápida. Muitas vezes, mesmo antes do desaparecimento das populações intermediárias já há isolamento entre as terminais. Em certos «anéis de raças», as populações intermediárias intergradam, enquanto as terminais são simpátricas e não intergradam: exemplo clássico é o da borboleta *Junonia lavinia*, cujas raças setentrional e central intergradam no Mé-

xico setentrional, mas coexistem em Cuba sem intergradação (White, 1978).

É possível que a especiação de várias cabras-selvagens da Região Paleárctica se tenha verificado por este processo. A história da distribuição geográfica da cabra-montês ibérica, *Capra pyrenaica*, mostra como, apenas nos tempos históricos, se processou a eliminação das populações, ficando as várias raças reduzidas a alguns isolados situados em certas montanhas (Cabrera, 1911).

A distinção entre este processo de especiação e a fragmentação do habitat descrita no efeito fundador estará na diferença entre as quantidades de variabilidade genética perdida segundo um e outro processo, bem como nos sistemas genéticos e estratégias reprodutivas adaptadas a um e a outro.

Enquanto na fragmentação do habitat a variabilidade perdida será considerável e, portanto, só um sistema adaptado à endogamia e homosselecção terá alguma probabilidade de êxito evolutivo, na extinção de populações intermediárias a variabilidade perdida é muito menor e, por isso, o êxito deste processo será extensível às populações K-seleccionadas.

ESPECIAÇÃO CLINAL E ESPECIAÇÃO POR EFEITO DE ÁREA

Estes modos de especiação não são nem alopátricos nem simpátricos. Foram conjuntamente designados por «especiação semi-geográfica» (Mayr, 1970) e «especiação parapátrica» (Bush, 1975). As especiações clinal e por efeito de área implicam, ambas, a separação de espécies distintas a partir de populações espacialmente contíguas e geneticamente polimórficas (White, 1978). Ambas são explicadas pelo mesmo modelo: cada área, maior ou menor, será caracterizada por um complexo de genes inter-actantes e coadaptados, adaptativo relativamente ao «habitat médio» da área. O processo de espe-

ciação iniciar-se-á com um único *locus* polimórfico e poderá evolucionar até haver uma descontinuidade geográfica brusca entre dois complexos génicos adaptativos, mas incompatíveis (no sentido de os híbridos entre eles serem, em geral, inferiores do ponto de vista adaptativo). Mayr (1970), que não aceita estas formas de especiação, pois, na sua opinião, elas são contraditórias relativamente à coesão dos sistemas genéticos, designa, no entanto, a descontinuidade produzida entre os dois complexos genéticos pela sugestiva expressão de «escarpa fenotípica».

Não há distinção nítida entre as especiações clinal e por efeito de área. Ambas parecem verificar-se em espécies de vasta distribuição mas de pequena ou moderada vagilidade. A especiação clinal, no entanto, observar-se-á, essencialmente, ao longo de um gradiente geográfico, enquanto a especiação por efeito de área apresentará um padrão de distribuição em mosaico, pois resulta da existência de diferentes complexos genéticos adaptativos correspondentes a diferentes áreas. A especiação clinal parece ter sido o processo de formação das borboletas *Limenetis astyanax* e *L. arthemis*, em que o mimetismo com outra borboleta, *Battus philenor*, no caso da primeira, e a aquisição de um padrão disruptivo, no caso da segunda, desempenharam papel fundamental.

A especiação por efeito de área tem sido estudada experimentalmente, sobretudo em Gastrópodes (*Partula*, *Cepaea*, etc.). Em áreas contíguas verifica-se haver diferenças importantes nas frequências dos genes, que se relacionarão com a natureza do habitat e diminuição da predação por parte de aves, preferências e tolerâncias térmicas, fecundidade, maior ou menor tendência migratória, etc.

Estas duas formas de especiação, tal como as que se consideram seguidamente, todas exigindo como condição fundamental para o seu sucesso, a menor adaptabilidade dos heterozigotos, são, evidentemente, características de populações com forte tendência para a homogamia, por isso suportando perdas consideráveis de variabilidade genética.

ESPECIAÇÃO STASIPÁTRICA

É outra forma de especiação que Bush (1975) incluiu na designação de «parapátrica». Enquanto a especiação por efeito de área se caracteriza, fundamentalmente, por alterações génicas, a stasipátrica baseia-se em modificações estruturais do cariotipo. Consiste na ocorrência, dentro da área da espécie ancestral, de um arranjo cromossómico que reduz a fecundidade quando heterozigoto. Se este arranjo conseguir estabelecer-se poderá expandir-se pela área ocupada pela espécie devido ao maior valor adaptativo dos homozigotos e actuar como mecanismo isolador entre a população homozigótica e a original.

São muitos os problemas que este processo de especiação suscita, mas a verdade é que em vários grupos de insectos de fraca vagilidade, em lacertídeos, pequenos mamíferos e isópodes intercotidais a evidência da especiação stasipátrica é bastante forte. O tipo de distribuição geográfica a que esta forma de especiação conduz é muito característico: as novas espécies estabelecem-se nas áreas centrais da espécie original, ficando rodeadas por quase todos os lados por esta. Este tipo de distribuição, pouco provável se a especiação houvesse sido alopátrica, e ainda o facto de se verificar no caso de espécies muito afins, de fraca vagilidade, mas com cariótipos nitidamente diferentes, confere apreciável grau de verosimilhança à especiação stasipátrica. Por outro lado, em grupos de animais muito diferentes e nos vegetais sabe-se serem relativamente frequentes os indivíduos portadores de um rearranjo novo (2 por mil, segundo White, 1978). Porém, a maioria dos rearranjos cromossómicos são deletérios e a selecção natural elimina-os; e aqueles em que a viabilidade não é diminuída originam gâmetas aneuplóides. Dos poucos rearranjos que sobrevivem há os heteróticos, que, aumentando a adaptabilidade

dos heterozigotos, têm boas condições de se instalarem na população em situação de polimorfismo, mas contrariam a especiação. Os que poderão contribuir para a formação de espécies novas são, pelo contrário, os que diminuem a adaptabilidade dos heterozigotos mas produzem valores adaptativos altos quando em homozigotia. Ora, serão precisamente estes os eliminados pela selecção, o que torna muito pouco provável a possibilidade da sua ocorrência em homozigotia, pois esta pressupõe uma frequência relativamente alta de heterozigotos.

A observação parece, porém, mostrar que esta sucessão de acontecimentos, todos de baixa probabilidade, ocorreu algumas vezes. Os casos, bem estudados, dos Ortópteros *Vandiemella* e *Didymuria*, do lacertídeo *Sceloporus* e de vários roedores parecem provar a validade deste modelo. A argumentação de Mayr de que só em certas circunstâncias muito especiais — apenas em pequenos isolados periféricos e quando submetidos a pressões selectivas diferentes das da área principal — será possível obterem-se tais homozigotos é refutada por White com base no padrão de distribuição que, justamente, caracteriza o modelo stasipátrico. Quanto à exclusão ecológica que a especiação implica e que, segundo Mayr, não poderia obter-se no interior da área da espécie ancestral, também White a refuta com base na heterogeneidade ambiental que o habitat de qualquer espécie normalmente apresenta. A este respeito, parecem-me muito sugestivas e de nítida aplicação no modelo stasipátrico as noções de ambiente «homogeneamente diverso» e «heterogeneamente diverso», desenvolvidas por King (1964) a propósito da abundância relativa das espécies em várias comunidades. Com efeito, enquanto em certas áreas diversas estruturas, caracterizadas pela vegetação, topografia, etc., parecem constituir, relativamente às populações locais de espécies do mesmo grupo, um único habitat, noutras áreas, as mesmas estruturas parecem pertencer a habitats diferentes relativamente às mesmas espécies ou espécies próximas (Almaça, 1977). É possível que a especiação do «complexo *Jaera marina*», presumivelmente considerada stasipátrica,

tenha sofrido forte influência dos ambientes «homogeneamente diversos» e «heterogeneamente diversos» que parecem importantes na zona intercotidal.

ESPECIAÇÃO SIMPÁTRICA

A especiação simpátrica tem sido objecto de grande controvérsia, a que não é alheia a ambiguidade de termos como geográfico, ecológico, espacial, etc., quando qualificativos das barreiras de isolamento. Por esta e outras razões, Mayr (1970) define a especiação simpátrica como «a origem de mecanismos isoladores no interior da área de dispersão da descendência de uma população local». É evidente que, atendendo apenas a esta definição espacial do modelo simpátrico, vários exemplos aqui incluídos nos modos stasipátrico, por efeito de área e clinal poderão, eventualmente, considerar-se simpátricos.

O problema sempre levantado pelos opositores da especiação simpátrica, por mais complexo que pareça o processo de especiação em estudo, tem sido o de que tal processo também pode explicar-se através de um modelo alopátrico. Para salvaguarda da ideia de coesão do sistema genético das espécies, prefere-se, então, imaginar ou tentar provar um, por vezes, enorme número de acidentes geográficos, migrações, exclusões competitivas, etc., do que admitir que, no seio de uma população, possa isolar-se geneticamente uma sub-população. E os casos muito complexos de explosão de espécies do mesmo género num lago, da formação de novas espécies de parasitas monófagos ou oligófagos, etc., acabam sempre por explicar-se através de um isolamento espacial anterior ao isolamento genético.

Vários modelos têm sido propostos tentando legitimar um processo simpátrico de especiação. Maynard Smith (1966), por exemplo, estabelece as condições em que um polimorfismo

estável, mantido por selecção disruptiva num ambiente heterogéneo que inclua diferentes nichos ecológicos, poderá originar o isolamento reprodutor entre as duas formas.

Segundo Bush (1975) a especiação simpátrica parece limitada a um tipo especial de animais, os parasitas e parasitóides fitófagos e zoófagos. Mas, ainda segundo o mesmo autor, este grupo de animais já conta com mais de 500.000 espécies descritas. Isto permite avaliar a eventual importância da especiação simpátrica. Deve-se, igualmente, a este autor o estudo de interessantíssimos casos de especiação que não parece poderem explicar-se senão pelo modo simpátrico.

Rhagoletis é um género da família Tephritidae que inclui vários grupos de espécies. O grupo de espécies *pomonella* deste género inclui quatro espécies gémeas, cada uma das quais infesta os frutos de uma família diferente de plantas

Inicialmente, *R. pomonella* apenas parasitava o espinheiro (*Crataegus*), mas cerca de 1864 apareceu uma nova raça infestante de macieiras introduzidas. Esta nova raça expandiu-se, ocupando em 1916 uma área enorme. No sul dos Estados Unidos existe apenas a raça do espinheiro. Algumas populações simpátricas das duas raças distinguem-se por caracteres morfológicos menores e pelos ciclos sazonários. Ambas produzem apenas uma geração anual, mas o período de emergência da raça da macieira estende-se de 15 de Junho ao fim de Agosto com um máximo cerca de 25 de Julho, e o da raça do espinheiro de 5 de Agosto a 15 de Outubro, com um máximo cerca de 12 de Setembro. Os máximos situam-se, num e noutro caso, cerca de um mês antes da maturação dos respectivos frutos. As macieiras indígenas não são infestadas por *R. pomonella* e, por isso, a raça que as parasita proveio do espinheiro. Outra raça de *R. pomonella*, também com ciclo sazonal diferente, infesta as ameixeiras da parte oriental dos Estados Unidos. E, em 1960, surgiu a quarta raça, esta infestante das cerejeiras (White, 1978).

Este modo de especiação simpátrica costuma designar-se por *alocrónico*, pois consiste na aquisição de ciclos reprodu-

tores diferentes, de tal forma que a hibridação se encontra impedida ou limitada. No exemplo acima descrito há todas as razões para crer que, quando aparecem novos hospedeiros, se isolam geneticamente raças próprias a cada um deles. Os insectos são atraídos por estímulos visuais e olfactivos e a reprodução dá-se nos frutos dos hospedeiros, seguindo-se a postura. Quer dizer, tanto machos como fêmeas têm de ser atraídos pelo mesmo fruto.

O modelo proposto por Bush para explicar a formação destas quatro espécies gémeas, aqui designadas por «raças» (do espinheiro, da macieira, da ameixeira e da cerejeira) pressupõe as seguintes condições (White, 1978) :

1. As plantas hospedeiras original e nova devem ocorrer na mesma área ;
2. Os períodos de maturação dos frutos de uma e de outra devem sobrepor-se em parte ;
3. Os períodos de diapausa e de emergência devem ser controlados geneticamente ;
4. A selecção da planta hospedeira e a orientação para ela deve obedecer a estímulos químicos ;
5. A selecção do hospedeiro deve ser determinada por um *locus* principal: indivíduos $h_1 h_1$ atraídos pelo hospedeiro original; $h_1 h_2$ atraídos por ambos, mas com preferência pelo original, devido à acção de poligenes modificadores; $h_2 h_2$ atraídos pelo novo hospedeiro ;
6. A sobrevivência num e noutra hospedeiro deverá ser controlada por outro *locus*: indivíduos $s_1 s_1$ sobrevivem no hospedeiro original; $s_1 s_2$ em ambos; $s_2 s_2$ no novo hospedeiro ;
7. Deve verificar-se selecção disruptiva que provoque rápida evolução das duas raças, uma homozigótica para $h_1 h_1 s_1 s_1$ e a outra homozigótica para $h_2 h_2 s_2 s_2$;

FORMAS DE ESPECIAÇÃO NOS ANIMAIS

8. Se o período de maturação dos frutos de um e de outro hospedeiro for diferente também deverá verificar-se selecção disruptiva para os genes controladores do período de emergência;
9. Uma vez que a reprodução ocorre no novo hospedeiro e que se presumem várias acções selectivas disruptivas, prevê-se um elevado grau de homogamia em cada raça.

É possível que animais de outros grupos, por exemplo peixes, possam especiar alocronicamente, embora, neste caso, seja mais problemático o estabelecimento em simpatria de estações reprodutoras diferentes.

CONCLUSÕES

Qualquer classificação dos fenómenos naturais é, geralmente, prejudicada pelo artificialismo de se procurarem descontinuidades onde estas não existem. Neste vício incorrem as classificações sobre os modos de especiação. Nem por isso, no entanto, o valor da atitude de classificar pode ser posto em causa, pois é justamente onde a variabilidade é muito grande que as classificações são, do ponto de vista prático, mais necessárias.

Nas classificações sobre os modos de especiação tem sido frequente considerar-se apenas o factor espacial (ver, por exemplo, Mayr, 1970, Bush, 1975, etc.). Este tipo de classificação tem o inconveniente de não realçar outros factores muito importantes na especiação como, por exemplo, o tipo de sistema genético, a estratégia reprodutora, o papel dos rearranjos cromossómicos no estabelecimento do isolamento reprodutor, etc. Tendo em consideração todos estes factores corre-se o risco de produzir um sistema demasiadamente extenso ou

que, pela sua não exclusividade, comprometa o rigor que se exige a uma classificação. Por isso, optei pela de White (1978) que, sendo bastante pormenorizada, não apresenta, pelo menos de forma contundente, nenhum dos vícios anteriormente referidos.

Parece-me que estas classificações sobre os modos de especiação têm muito de provisório. É que, não só o número de casos bem analisados é muito restrito se considerarmos a imensa diversidade dos Reinos Animal e Vegetal, como ainda quase sempre se partiu do princípio de que só a especiação alopátrica era legítima. Hoje, que os estudos de especiação se estendem a grupos muito diferentes, é natural que sejam discutidas outras hipóteses e testada a sua verosimilhança. Além disso, não se pode esquecer que a primeira condição para se experimentarem hipóteses sobre a especiação de um grupo é o conhecimento taxonómico muito completo desse grupo. Isto, que constitui, de facto, base essencial para o estudo da especiação, não é o próprio estudo da especiação como crêem certos autores menos actualizados. O estudo da anatomia comparada não se confunde com o da evolução trans-específica, embora quanto mais pormenorizado for melhor contribua para testar as hipóteses sobre essa evolução.

Há nos estudos de especiação, como de evolução em geral, dois factores importantíssimos a considerar: o tempo e o acaso. Ser a especiação lenta ou rápida depende, como vimos, de muitos factores, entre os quais, a capacidade de uma população «resistir» a grande redução de variabilidade genética, a sua estratégia reprodutora, etc. A intervenção de factores extrínsecos à vida das espécies, com uma evolução própria e independente da destas, quantas vezes não será determinante não só das espécies que se formam como do modo da sua formação? Quando surge uma barreira geográfica as espécies que vivem nessa região e nas regiões adjacentes serão, provavelmente, afectadas todas de maneira diferente. E se a barreira se tivesse estabelecido noutra direcção, os resultados seriam com certeza ainda diferentes. E da direcção e ampli-

FORMAS DE ESPECIAÇÃO NOS ANIMAIS

tude das barreiras dependerão, em certos casos, os próprios modos de especiação em que as populações ficarão comprometidas.

Por estas e muitas outras razões, umas facilmente dedutíveis do texto que apresento, outras menos conspícuas, me parecem bastante provisórias as classificações dos modos de especiação, cujo nível de integração não deixará de aumentar à medida que mais e mais casos forem pormenorizadamente analisados.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMAÇA, C., 1971. Conservação da Natureza e populações animais. S.E.A., D.-G.S.F.A., Estudos e divulgação técnica. 37 pp.
- 1973 a : Sur la structure des populations des *Pitymys* ibériques. *Rev. Fac. Cién. Lisboa*, 2.^a Série, C, 17 (2) : 383-426.
- 1973 b : Variabilidade genética e conservação das populações animais. *Protecção da Natureza*, N.S., n.º 14 : 19-23.
- 1976 : La spéciation chez les Cyprinidae de la Péninsule Ibérique. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 40 (3 et 4) : 399-411.
- 1977 : Quelques aspects de la dynamique des populations de Brachyours et Porcellanides intertidaux. *Bolm Soc. port. Cién. nat.* 17 : 79-89.
- 1978 a : Répartition géographique des Cyprinidae ibériques et Secteurs ichtyogéographiques de la Péninsule Ibérique. *Věst. Čs. spol. zool.*, 42 (4) : 241-248.
- 1978 b : Spéciation et subspéciation chez les Cyprinidae ibériques et nord-africains. *Bull. Off. natn. Pêch. Tunisie*, 2 (1-2) : 23-30.
- 1979 a : Les espèces et la spéciation chez les *Pseudophoxinus* nord-africains (Pisces, Cyprinidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 1, section A, n° 1 : 279-284.
- 1979 b, sous presse : Apport de la dynamique des populations aquatiques à la génétique évolutive. Gauthier-Villars, Paris.
- BINDER, E., 1978 : *Genética das populações*. Ed. Vega, Lisboa.
- BUSH, G. L., 1975 : Modes of animal speciation. *Ann. Rev. Ecol. System.*, 6 : 339-364.
- CABRERA, A., 1911 : The subspecies of the Spanish Ibex. *Proc. Zool. Soc. London*, 1911 : 963-977.

FORMAS DE ESPECIAÇÃO NOS ANIMAIS

- DOBZHANSKY, T., 1955 : *Genética y el origen de las espécies*. Revista de Occidente, Madrid.
- DODSON, E. O., 1960 : *Evolution : Process and Product*. Reinhold Publ. Corp., New York.
- FORD, E. B., 1971 : *Ecological Genetics*. Chapman and Hall, London.
- KIMURA, M., 1979 : The neutral theory of molecular evolution. *Scientific American*, 241 (5) : 94-104.
- KING, C. E., 1964 : Relative abundance of species and Mac Arthur's model. *Ecology*, 45 : 716-727.
- MAYNARD SMITH, J., 1966 : Sympatric speciation. *Amer. Nat.*, 100 : 637-350.
- MAYR, E., 1942 : *Systematics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press.
- 1963 : *Animal Species and Evolution*. Harvard Univ. Press.
- 1970 : *Populations, Species, and Evolution*. Harvard Univ. Press.
- MILLER, G. S., 1912 : *Catalogue of Mammals of Western Europe*. British Museum, London.
- SERRA, J. A., 1955 : Fundamentos biológicos da Zootecnia e hereditariedade dos caracteres adquiridos. *Publ. Junta Pecuár. Lisboa* (Sér. B), N.º 5.
- 1972 : O conceito de trepção na perspectiva de uma teoria genética geral. *Genét. Ibér.*, 24 : 147-210.
- STANSFIELD, W. D., 1977 : *The science of Evolution*. Macmillan Publ., New York.
- TINTANT, H., 1967 : La notion d'espèce en Paléontologie. *Mises à jour*, 1 : 273-294.
- WHITE, M. J. D., 1978 : *Modes of speciation*. W. H. Freeman and Co., San Francisco.