



SUBESPÉCIES E SUBESPECIAÇÃO *

por

CARLOS ALMAÇA

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

INTRODUÇÃO

Um dos assuntos mais controvertidos da Sistemática das últimas décadas é o da existência, objectivação e utilidade da subespécie como categoria taxonómica. Desta controvérsia dão conta, com a lucidez e espírito crítico que os caracterizam, Mayr e Simpson em várias das suas obras. Mas outros autores, entre os quais alguns taxonomistas pouco experientes e, talvez por isso, com tendência para o ensaio pontificante e desligado do trabalho analítico, têm lançado certa confusão sobre um tema que, mais do que qualquer outro, é enormemente dependente da prática taxonómica. Por outro lado, há que ter em consideração a formação e sensibilidade dos taxonomistas, mais artística ou mais quantitativa, e as suas tendências mais ou menos «populacionais» — o que, em parte, está relacionado com o grau de conhecimento da estrutura das espécies dos grupos

* Conferência proferida na Universidade dos Açores, Ponta Delgada, em 24 de Junho de 1981.

em que se especializaram. É que, como as subespécies, quando existem, representam aspectos estruturais das espécies e tais aspectos variam não só entre os grupos taxonómicos como entre as espécies do mesmo grupo, há que contar, na teorização sobre a subespécie, com forte influência da especialização do autor. Desde já, por isso, declaro que a minha experiência taxonómica se limita a algumas espécies de Ciprinídeos, de Mamíferos e de Braquiuros intercotidais, sendo, portanto, natural que, no decurso deste trabalho, me refira, sobretudo, a exemplos tomados destes grupos.

INDIVÍDUOS E ESPÉCIES

É habitual dizer-se que a espécie é a única categoria taxonómica inteiramente objectiva, pois uma sua propriedade biológica — o isolamento reprodutor — a delimita relativamente a outras espécies. As categorias superiores à espécie são, simultaneamente, objectivas — pois são formadas por espécies — e subjectivas — visto nenhum critério biológico permitir delimitá-las objectivamente. Modernamente, há uma certa tendência para se considerar o género como uma unidade ecológica, visto que as espécies do mesmo género têm, geralmente, nichos ecológicos próximos. Mas, se na prática já é difícil testar o isolamento reprodutor, de que nos apercebemos na grande maioria dos casos por inferência, mais complexo ainda se torna lidar com definições que apenas diferencialmente nos sensibilizam.

A espécie é, como qualquer outro táxone, uma categoria colectiva, isto é, um conjunto de indivíduos. O isolamento reprodutor a que atrás aludi é, pois, uma propriedade do conjunto e cujo referencial são outros conjuntos idênticos e filogeneticamente próximos. O facto de dois indivíduos se cruzarem produzindo descendentes não significa que não haja isolamento

SUBESPÉCIES E SUBESPECIAÇÃO

reprodutor entre os conjuntos a que pertencem. Em muitos grupos animais, nomeadamente naqueles em que a fecundação é externa, o isolamento reprodutor é um acontecimento probabilístico e não uma propriedade eficiente a cem por cento. Nos Ciprinídeos, por exemplo, verifica-se a ocorrência ocasional de híbridos entre espécies simpátricas e bem definidas (Almaça, 1967, 1972; Collares-Pereira, dissertação de doutoramento em preparação). Em *Barbus* de Portugal, estimei, com base na amostragem efectuada, uma percentagem de 0,175 para três cruzamentos interespecíficos diferentes, ou seja, em termos médios, de 0,055-0,060 por cada cruzamento interespecífico (Almaça, 1972). É evidente que esta formação de híbridos ocasionais pressupõe algum sincronismo na emissão das células sexuais, o que realmente existe, e talvez também alguma coincidência nos locais de postura preferenciais (assunto que ainda não foi estudado em Portugal). Mas demonstra, apesar de tudo, que dos muitos «erros» de fecundação que o processo externo deve proporcionar relativamente a espécies muito próximas como são as de *Barbus* de Portugal, em cada 1000 zigotos que se desenvolveram normalmente, apenas 55-60 são híbridos. E se considerarmos a análise morfológica como prova suficiente de hibridação poderemos estimar, para aquelas três espécies (*B. steindachneri*, *B. comiza* e *B. microcephalus*), relativamente umas às outras e em termos médios uma eficiência do isolamento reprodutor da ordem dos 0,940-0,945. Em muitos outros grupos animais se conhecem híbridos acidentais, o que conduz à aceitação do princípio de que boas espécies podem, ocasionalmente, hibridar (Mayr, 1969) ou, por outras palavras, de que o isolamento reprodutor é uma propriedade relativa aos colectivos e, por isso, não invalidada por excepções individuais ou circunstâncias invulgares.

Da mesma forma, o facto de dois indivíduos não se cruzarem, ou, cruzando-se, não produzirem descendentes, não implica, obrigatoriamente, que pertençam a espécies diferentes. Nas espécies animais haverá, como na espécie humana, situações individuais relacionadas com a idade, a hereditariedade.

o estado fisiológico ou etológico geral ou particular, etc., que são impeditivas do cruzamento ou do normal desenvolvimento dos ovos ou embriões.

O que anteriormente se expõe justifica várias considerações pertinentes para o problema em discussão.

Como já se fez notar, a espécie é uma categoria colectiva. Mas, para além disso, é uma entidade dinâmica no espaço e no tempo, isto é, reage às diferentes pressões selectivas operantes na sua área de distribuição geográfica e transforma-se ou multiplica-se noutras espécies. Porém, a percepção que o taxonomista tem da espécie é-lhe dada apenas pelos indivíduos, geralmente poucos, que tem a possibilidade de estudar. Conforme escreve Doult (1961) «a espécie é um conceito, não um objecto», ... o investigador «não pode pegar numa espécie e medi-la ou voltá-la para a examinar; só o indivíduo pode ser estudado desta maneira». Decorre deste facto evidente que o conteúdo e delimitação de uma espécie é resultante da análise das características de indivíduos (objectos) e legítimas generalizações que sobre elas os taxonomistas efectuaram. Mas isso não permite concluir, como pretendem os nominalistas, que as espécies (ou quaisquer outros grupos) são abstracções e só os indivíduos realidades. A espécie é bem uma entidade real e nenhuma sua propriedade melhor do que o isolamento reprodutor permite defini-la como tal. Isto, porém, não impede que no caso de muitas espécies os taxonomistas não deparem com grandes dificuldades para proceder a uma correcta delimitação dessas entidades reais. Pondo, desde logo, de parte as espécies assexuadas relativamente às quais o critério do isolamento reprodutor é, obviamente, inoperante, referirei seguidamente, sem a pretensão de ser exaustivo, algumas dessas dificuldades.

Em primeiro lugar, notar-se-á que o conhecimento de uma entidade real, colectiva e em permanente modificação no tempo e no espaço é facultado através do estudo de alguns indivíduos, por muito que sejam quase sempre uma ínfima fracção da totalidade. Pode acontecer, em circunstâncias ex-

SUBESPÉCIES E SUBESPECIAÇÃO

cepcionais, que o taxonomista tenha a possibilidade material de estudar *todos* os indivíduos que constituem o colectivo. Mas isto só sucede quando a espécie, geralmente por acção directa ou indirecta do homem, já se extinguiu ou está em vias de se extinguir. De qualquer forma é ao último vestígio de uma linha evolutiva usualmente muito longa que o taxonomista, assim, tem acesso.

Por outro lado, é a partir dos poucos, ou relativamente poucos indivíduos estudados que o taxonomista deve inferir a propriedade biológica que lhe permite delimitar a espécie: o isolamento reprodutor. Este, como vimos, não só não pode considerar-se com eficiência sempre igual a cem por cento, como ainda, por tratar-se de uma propriedade relativa ao colectivo, dificilmente é testável experimentalmente em condições que não deixem margem a dúvidas. Com efeito, sendo impossível, no caso de muitas espécies, reproduzir, em condições experimentais, uma réplica adequada do seu hiperespaço natural (nicho ecológico), pode, sempre, encontrar-se argumentação explicando ou contrariando os resultados obtidos. Assim, se colocarmos machos e fêmeas, sem quaisquer dúvidas pertencentes à mesma espécie, em condições experimentais e eles não se reproduzirem, argumentar-se-á que o insucesso se deve ao facto de alguma ou algumas variáveis do nicho ecológico específico não encontrarem expressão adequada em tais condições. Mas se os machos pertencerem a uma espécie e as fêmeas a outra, obviamente próxima, e a reprodução tiver sucesso, então poderá argumentar-se que na ausência dos estímulos adequados, machos e fêmeas responderam a estímulos menos adequados mas próximos; em condições naturais e em presença dos estímulos específicos apropriados seria a estes que responderiam e não a outros, mesmo próximos. Por outro lado, se machos e fêmeas pertencentes a espécies que se crêem diferentes não se reproduzirem em condições experimentais, argumentar-se-á que tal insucesso é mais uma prova de que pertencem, realmente, a espécies diferentes.

Apenas um exemplo. Após ter verificado pormenorizadamente que as populações atlânticas e mediterrâneas de *Carcinus* se distinguíam através de vários caracteres morfológicos e biológicos, Démeusy (1958) experimentou o cruzamento entre indivíduos de ambas, constatando a interfecundidade de fêmeas do Canal da Mancha com machos do Mediterrâneo. À copulação sucedeu-se a postura e a eclosão dos ovos, embora dificuldades inerentes à cultura não tenham permitido seguir o desenvolvimento desses ovos (Démeusy, 1958, p. 365). Almaça (1961), por verificar a existência, no litoral português, de amostras com características intermediárias e baseado, ainda, no facto de se registar interfecundidade entre indivíduos do Atlântico e do Mediterrâneo, considerou as populações de uma e outra região como pertencentes a subespécies distintas, — *Carcinus maenas maenas*, no Atlântico, e *C. maenas mediterraneus*, no Mediterrâneo. Apesar dos argumentos invocados, esta opinião não foi aceite pelos especialistas em Taxonomia dos Crustáceos Decápodes da época (ver, por exemplo, Zariquiey, 1968), para os quais a distinção entre as populações atlânticas e mediterrâneas deverá referir-se ao nível específico, pois nos machos adultos de uma e outra forma os pleópodes são diferentes.

Mas, para além de tudo o que anteriormente se aduziu, seria necessário esquecer o importante papel prático que a Taxonomia também desempenha e que impossibilita a realização de provas experimentais, necessariamente demoradas quando não materialmente impossíveis, nos muitos casos em que formas próximas têm estatuto taxonómico problemático.

Por todas estas razões, o isolamento reprodutor é geralmente inferido das discontinuidades fenotípicas existentes entre conjuntos de indivíduos pertencentes a espécies distintas. Ao nível da decisão específica, o problema do taxonomista é, pois, o da procura dessas discontinuidades e da sua avaliação em termos relativos. Isto conduziu os taxonomistas numéricos a assumirem uma posição que, embora radicada na filosofia nominalista, não deixa de ter certa lógica: sem negarem o valor do isolamento reprodutor como propriedade que permite

SUBESPÉCIES E SUBESPECIAÇÃO

delimitar as espécies com reprodução sexuada, mas sendo ele, na prática, inferido a partir das características de alguns indivíduos, partem então do princípio de que, estudando muitos caracteres em bastantes indivíduos, resultará um agrupamento menos subjectivo desses indivíduos. A hierarquia taxonómica dos grupos assim obtidos continua a ser algo subjectiva, pois é dependente da apreciação do especialista, mas, pelo menos, esses grupos resultam de um relacionamento mais objectivo, baseado em elevado número de características. A críticas dos taxonomistas não-numéricos a esta técnica reside, precisamente, no facto de os caracteres serem todos considerados com igual peso, não se valorizando mais os que denunciam maiores afinidades (Mayr, 1966). A verdade, porém, é que as técnicas numéricas vieram confirmar, na grande maioria dos casos, os resultados obtidos pela Taxonomia dita clássica, valorizando assim os princípios, métodos e valor prático desta última.

VARIABILIDADE, AMOSTRAS E POPULAÇÕES

Durante muitas décadas após a publicação de «A origem das espécies» a concepção da diversidade biológica continuou sendo predominantemente tipológica. Três factores principais me parecem explicar esta contradição: (1) a filosofia evolucionista só gradualmente substituiu o essencialismo secularmente enraizado, (2) os estudiosos da diversidade biológica, os taxonomistas, tinham uma percepção de cada espécie conferida por reduzido número de indivíduos e (3) só os maiores museus do mundo, em número seguramente inferior a uma dezena, possuíam (e possuem) colecções representativas da variabilidade das espécies e isto, mesmo nesses museus, no que respeita apenas a alguns grupos, muito poucos. Alguns exemplos documentarão os dois últimos pontos, sobretudo o terceiro. Para a publicação da sua obra fundamental sobre os

Mamíferos terrestres da Europa, Miller (1912) baseou-se nas grandes colecções do Museu Britânico, do Museu Nacional dos Estados Unidos e Mottaz e no estudo de alguns exemplares, sobretudo tipos, dos Museus de Madrid, Nîmes, Paris, Génova, Turim, Nápoles, Genève, Munich, Breslau, Leiden, Copenhague, Cristiania, Estocolmo, Cambridge, Edimburgo e de outras instituições e colecções particulares. Tudo isto permitiu ao autor examinar cerca de 11500 exemplares distribuídos por 314 formas específicas e subespecíficas, o que, em valores médios, é igual a 37 exemplares por táxone. Alguns destes táxones distribuem-se por toda a Europa ou excedem mesmo este continente, apresentando distribuição paleárctica ou quase paleárctica. Não pode, por isso, considerar-se aquele valor médio como representativo da variabilidade de cada forma. E, apesar disso, o livro de Miller é certamente um dos trabalhos de taxonomia mais bem documentados da sua época.

No que respeita a outros grupos, e mesmo algumas décadas depois, a situação é ainda menos favorável. Assim, numa revisão do género *Barbus* da Europa, Norte de África e Próximo e Médio Oriente, Karaman (1971), baseado no estudo de colecções dos Museus Britânico e de Hamburgo, Frankfurt, Viena e do Instituto «T. Savulescu» (Bucareste), reconhece 36 táxones específicos e subespecíficos e examina 422 exemplares pertencentes a 32 dessas formas, o que, em termos médios, representa 13 exemplares por táxone. Também neste caso algumas formas apresentam uma área de distribuição bastante vasta. Almaça (em publicação), estudando a colecção de *Barbus* da Europa do Museu nacional de História natural de Paris, verifica não existirem todas as formas citadas para aquela região, mas apenas 19 táxones específicos e subespecíficos dos quais examina 230 exemplares, ou seja, uma média de 12 exemplares por táxone.

Estes exemplos têm somente o objectivo de mostrar que, mesmo hoje, as colecções dos maiores museus são, pelo menos no que respeita a alguns grupos, pouco representativas, o que origina reais dificuldades na delimitação das espécies, mesmo

SUBESPÉCIES E SUBESPECIAÇÃO

quando apenas consideradas na sua dimensão espacial. Resulta daqui que autores menos informados sobre estes problemas insistem em apreciar a Taxonomia como ainda, na prática, fundamentalmente tipológica. Ora, se é uma realidade que de certas espécies cada taxonomista apenas pode estudar alguns indivíduos, não é menos verdade que a compreensão da estrutura e delimitação das espécies em geral é o resultado do trabalho de muitos investigadores, que, usualmente, não estudam precisamente as mesmas colecções ou amostras. Por outro lado, espécies de distribuição limitada e, localmente, espécies de vasta área de distribuição, têm sido submetidas a estudos profundos, baseados em amostragens importantes. Para não referir senão espécies ocorrendo na Península Ibérica ou em áreas marítimas vizinhas, citarei, a título de exemplo, trabalhos realizados no Laboratório de Zoologia da Faculdade de Ciências de Lisboa sobre os Cripriínideos *Chondrostoma lusitanicum*, *Ch. lemmingi*, *Rutilus macrolepidotus* e *Pseudophoxinus hispanicus* (Collares-Pereira, 1978, 1979, 1980a, b, c) e *Gobio gobio* (Coelho, em publ.), o Pomadasídeo *Chromis chromis* (Arruda, 1977, 1980) e os Roedores *Pitymys lusitanicus* e *P. duodecimcostatus* (Madureira, em publicação) que representam contribuições valiosas para o conhecimento das espécies.

A actividade de síntese que a Taxonomia, como qualquer outro domínio do conhecimento, tem de realizar impede, pois, apesar de em muitos casos a percepção das espécies ser, de facto, veiculada através de poucos indivíduos, uma interpretação tipológica da diversidade biológica, a menos que o taxonomista se assuma como não-evolucionista, o que não é natural acontecer nos nossos tempos.

Interessa, para além disso, assinalar que a velocidade de resposta da Taxonomia aos dados das ciências suas subsidiárias é, geralmente, elevada, ainda que quase nunca pacífica. A tipologia, que resistira ao evolucionismo, deu lugar, em duas décadas — as que correspondem ao desenvolvimento da Genética das populações — ao conceito populacional da espécie. A espécie foi então definida como «um conjunto de animais

que inter cruzam livremente, ou poderão fazê-lo se postos em contacto, e não se inter cruzam livremente com qualquer outro conjunto» (Corbet, 1966). E a variabilidade geográfica, desde há muito reconhecida, embora interpretada tipologicamente por carência de adequada fundamentação científica, revestiu-se de particular interesse para os estudos taxonómicos. O reconhecimento das espécies como conjuntos de populações com variabilidade interna e geográfica deslocou o valor da representatividade do individual para o colectivo, conferindo particular ênfase à colheita de amostras suficientemente grandes para legitimarem o tratamento estatístico. É que o dinamismo temporal e espacial das populações, bem como a natureza contínua da maior parte da variabilidade que exibem apenas consente a sua visualização através de parâmetros estatísticos. A variação espaço-temporal destes parâmetros, repetidamente verificada, contribuiu de forma definitiva para a destruição do tipologismo na conceptualização da espécie, resultando daí a sua definição moderna, biológica, que pode enunciar-se da seguinte forma (Mayr, 1970): «espécies são grupos de populações naturais inter-cruzáveis que estão reprodutivamente isoladas de outros grupos idênticos». Comparando esta definição de espécie com a referida anteriormente, separadas no tempo por 3-4 décadas, é interessante realçar a ênfase da primeira no «livre cruzamento entre indivíduos da mesma espécie» com a da mais moderna, que se situa «no isolamento reprodutor entre populações de espécies diferentes». Muito embora decorram ambas da objectivação que a Genética populacional permitiu, o tempo que medeia entre elas corresponde ao período em que se diversificou e aprofundou o conhecimento sobre a estrutura populacional das espécies.

AS SUBESPÉCIES

O conhecimento da variabilidade geográfica das espécies é antigo e teve a sua origem no estudo das faunas locais longínquas (faunas exóticas), que, fundamentalmente a partir do século XVI, começou a interessar os investigadores europeus (Almaça, 1975). Mas é na época lineana que a acumulação de colecções de proveniência variada e a sua ordenação segundo um sistema coerente permite um mais completo reconhecimento dessa e doutras formas de variabilidade. Para todas usou Lineu a designação de *variedade* (Mayr, 1969), pois as entendia como afastamentos do «tipo» da espécie. Quando, durante o século XIX, se começou a usar o termo *subespécie*, este substituiu a «variedade» de Lineu no seu significado de *raça geográfica* e assim persistiu até aos nossos dias, muito embora, inicialmente sobretudo, tenha sido objecto de desvios na sua aplicação (Mayr, 1969). Modernamente, porém, discutiu-se muito sobre a utilidade de manter a subespécie como categoria taxonómica; Mayr (1969) e Simpson (1971) dão conta da controvérsia neste domínio. Também aqui são, sobretudo, as dificuldades inerentes à delimitação da subespécie que perturbam os taxonomistas e conduzem alguns a propor o seu abandono. Na realidade, se já no que respeita à espécie, e havendo um critério objectivo que a define, a delimitação é por vezes complexa, com maioria de razão se torna difícil delimitar as subespécies da mesma espécie, que nenhuma propriedade biológica separa. Uma definição actual da subespécie (Mayr, 1969, 1970) é a seguinte: «agregado de populações fenotipicamente semelhantes de uma espécie que habita uma subdivisão geográfica da área da espécie e difere taxonomicamente das outras populações da espécie».

Sendo a variabilidade geográfica uma realidade em muitas espécies e não existindo, geralmente, dificuldades na locali-

zação geográfica das amostras (que se tomam como representativas das populações), o problema consiste em saber como e quanto devem diferir essas populações para se considerarem pertencentes a subespécies distintas, ou, por outras palavras, o que deve entender-se a este nível por «taxonomicamente diferente». Para a resolução destes problemas têm-se utilizado vários critérios, uns mais formais do que outros. Por me parecer que a delimitação das subespécies, bem como a sua formação — subespeciação — são grandemente dependentes do tipo de estrutura populacional das espécies, abordarei a questão sob uma faceta taxonómica, recorrendo aos grupos com que me sinto mais familiarizado (v. *Introdução*).

Em primeiro lugar, referir-me-ei aos Mamíferos, animais cujas populações, em geral, exibem elevado grau de contiguidade, exceptuando, naturalmente, as insulares e as muitas que, nos tempos modernos, ficaram, por acção do homem, cingidas a áreas-refúgio como, por exemplo, as altitudes elevadas. Miller (1912) utilizou, abundantemente, a subespécie numa altura em que o critério de espécie passava de tipológico a multidimensional. Em consequência disso, a subespécie era considerada como uma entidade que ocupava uma dada área geográfica e se distinguiu de entidades análogas por diferenças de menor grau do que as que separavam espécies. Assim, dois grupos consideravam-se especificamente distintos se todos ou quase todos os indivíduos pudessem ser atribuídos a um ou a outro e como subespécies distintas se existisse apenas uma diferença média entre eles e os da localidade da subespécie típica ou de uma subespécie vizinha (Corbet, 1966). Havendo um único exemplar, incluía-se numa subespécie diferente se se situasse apenas um pouco fora do intervalo de variação conhecido para a subespécie nominal (Corbet, 1966). Estes critérios baseavam-se quase exclusivamente na distribuição geográfica e conduziram, frequentemente, a situações confusas, em particular quando a distinção subespecífica se baseava num único ou em poucos exemplares. Na realidade, se, em princípio,

SUBESPÉCIES E SUBESPECIAÇÃO

podemos admitir que uma espécie seja reconhecível através de um único exemplar, pois se espera que o isolamento reprodutor se manifeste por uma descontinuidade fenotípica relativamente importante, o mesmo não acontece com as subespécies. Estas, pela sua natureza, devem sim apresentar diferenças estatísticas apenas reveláveis por amostras significativas (Almaça, 1972, 1978).

O modelo taxonómico seguido por Miller (1912), que basicamente radica num certo padrão de distribuição geográfica, em geral vasta, foi também utilizado por muitos outros autores e relativamente a grupos muito diversos, entre os quais os hominídeos fósseis (ver, por exemplo, Lipták, 1969; Mayr, 1970; Campbell, 1978). Como, porém, assinala Corbet (1966), este sistema só é aparentemente bom e deve o seu sucesso à cobertura geográfica incompleta das colecções existentes, tendo conduzido muitas vezes a interpretações erróneas da variabilidade. Além disso, analogias de padrões de distribuição geográfica não implicam, obrigatoriamente, analogias estruturais e, portanto, estatutos taxonómicos idênticos (Almaça, em publicação). Este problema tem muito a ver com a subespeciação e será abordado posteriormente.

Nas espécies cujas populações apresentam certa contiguidade genética torna-se muito difícil a delimitação das subespécies. É claro que é sempre possível encontrar diferenças estatísticas entre populações. O problema, porém, é que «diferença estatística» não significa, obrigatoriamente, «diferença taxonómica». Adoptaram-se, por isso, critérios formais para a separação de subespécies, dos quais o mais conhecido é a chamada «regra dos 75 %». Esta regra tem sido objecto de interpretações diversas, entre as quais, a mais frequentemente seguida, é a que refere que «se pelo menos 75 % dos indivíduos de A se distinguirem de todos os indivíduos de B, então, A e B devem considerar-se como subespécies distintas». Enunciada desta forma a «regra dos 75 %» significa que cerca de 90 % dos indivíduos de A diferem de cerca de 90 % dos indivíduos de B (Mayr, 1969). A aplicação da «regra dos 75 %» tem as

suas dificuldades próprias e tem também um certo número de vantagens. Não permite, contudo, existindo contiguidade genética e espacial, determinar rigorosamente onde acaba uma subespécie e começa outra. Este e outros problemas contribuíram para o desânimo e controvérsia na utilização da subespécie a que aludi anteriormente. No caso dos Mamíferos, por exemplo, Corbet (1966, 1970, 1978) é de opinião que a utilização de nomes subespecíficos só é objectiva se aplicados a situações de isolamento geográfico completo ou de intergradação secundária. Propõe, por isso, que se rejeitem todos os nomes baseados em diferenças médias ou que se demonstrou serem pontos de um cline e que se considerem como : (a) *subespécies provisórias* os grupos que podem ser discretamente diagnosticados com base nos dados existentes, mas que não podem, com confiança, ser considerados como representando entidades discretas na natureza e (b) *subespécies definitivas* os grupos cuja presença como entidades discretas na natureza foi demonstrada por amostragem adequada.

É, ainda, opinião de Corbet (1978), da qual compartilho inteiramente, de que em caso de dúvida na atribuição de estatuto específico ou subespecífico a duas entidades se deve optar pelo primeiro, pois, em geral, resulta muito mais confusão de se reunirem erroneamente espécies distintas do que de se atribuírem, também erroneamente, nomes específicos distintos a formas da mesma espécie. Este ponto de vista é, mesmo hoje, raramente seguido pelos taxonomistas, que, nos casos duvidosos, preferem atribuir a hierarquia inferior, ou seja, a subespecífica. Tal critério, defendido por vários autores (ver, por exemplo, Alvarez Lopes, 1957), é uma reminiscência do tempo em que a subespécie era considerada como uma mini-espécie e não tem em conta o significado biológico muito diferente das duas categorias taxonómicas, nem os inconvenientes de ordem evolutiva e zoogeográfica que resultam da sua aplicação. Ele representa, enfim, a sobrevalorização dos padrões de distribuição (alopatria-simpatria) relativamente aos de estrutura populacional. Justifica-se, no entanto, pelo nosso desconhecimento da estrutura de grande parte das espécies.

SUBESPÉCIES E SUBESPECIAÇÃO

Como se verá adiante, ao ser tratada a subespeciação, a categoria subespécie nos Mamíferos, mesmo quando restringida ao mínimo de amplitude da sua aplicação, que é a «subespécie definitiva» *sensu* Corbet (1970, 1978), pode representar estruturas, biológica e evolutivamente, diferentes. Parece-me, no entanto, mais oportuno considerar agora outro grupo animal, os Ciprinídeos, cuja estrutura populacional é habitualmente distinta da que apresentam os Mamíferos.

Os Ciprinídeos são peixes dulçaquícolas primários, isto é, encontram nas águas marítimas uma poderosa barreira à sua dispersão. Por isso, as suas populações podem permanecer durante milhões de anos acantonadas em bacias hidrográficas onde evoluem em perfeito isolamento. É certo que este isolamento pode ser rompido de diferentes maneiras, como por exemplo através de inundações ou de capturas de cursos de água provocadas por fenómenos geológicos de vários tipos. Também a acção do homem é importante neste domínio e se faz sentir de forma progressiva através de repovoamentos, introduções e transferências de espécies de umas para outras bacias hidrográficas. A este respeito há a assinalar, nas zonas de planície, a construção de canais de rega ou para navegação, que fazem comunicar bacias distintas e promovem o restabelecimento de fluxos genéticos, por vezes interrompidos desde há muito.

A estrutura populacional dos Ciprinídeos apresenta, por todas estas razões, dois tipos fundamentais: um, essencialmente descontínuo, característico de regiões acidentadas e isoladas por cadeias montanhosas importantes (Península Ibérica, Italiana e Balcânica); o outro, característico das regiões planas, em que se verifica uma certa continuidade genética entre as populações (Grande planície europeia). É evidente que os estatutos taxonómicos correspondentes a um e outro tipo de estruturas populacionais são, em geral, distintos. Enquanto a estrutura descontínua proporciona a formação de um número relativamente elevado de espécies, a outra conduziu à formação de subespécies e de clines. Assim, no

que respeita ao género *Barbus*, verifica-se que, por exemplo, *Barbus meridionalis*, espécie mediterrânea que se expandiu para a parte meridional da Grande planície europeia é constituída por uma série de populações que parecem apresentar uma variação clinal concordante em vários caracteres (comprimento dos barbilhos, número de escamas das linhas lateral e transversal e comprimento da cabeça) (Almaça, em publ.). A estas populações tem sido, geralmente, atribuída a hierarquia subespecífica: *graellsi*, na Península Ibérica, *meridionalis*, em França e Itália, *peloponnesius*, na Península Balcânica e *petenyi*, na Europa oriental. É possível que *graellsi* seja, de facto, uma espécie distinta de *meridionalis* (Almaça, em publ.), mas até hoje não se realizaram estudos com suficiente profundidade sobre este assunto. As outras formas têm sido, por vezes e diversamente conforme os autores, interpretadas como espécies ou subespécies.

SUBESPECIAÇÃO

Os estudos sobre a variabilidade geográfica das espécies mostram que muitas apresentam uma variação ao longo da sua área de distribuição. Esta realidade é independente da atribuição ou não atribuição de hierarquia taxonómica a fracções das espécies, como é independente o estudo e interpretação da variabilidade geográfica. Ao mencionar o termo «subespeciação» está implícita a convicção do autor de que é vantajoso conservar a categoria «subespécie» e, por isso, aquele termo referir-se-á à formação das populações cujas características se coadunam com a definição de «subespécie» anteriormente citada. Este ponto de vista não representa o compromisso de aceitar todas as subespécies com a caracterização e delimitação que os autores lhes conferem, mas apenas o de que, em certas circunstâncias, é possível e desejável o reconhecimento de subespécies.

SUBESPÉCIES E SUBESPECIAÇÃO

Ao longo da área de distribuição de uma espécie, as pressões selectivas variam, naturalmente tanto mais quanto mais vasta e ambientalmente diversificada for essa área. Também as populações dessa espécie apresentarão, usualmente, fundos genéticos diferentes, pelo menos quantitativamente; isto é, embora os genes ou combinações de genes presentes nas várias populações possam ser os mesmos, as suas frequências serão habitualmente distintas. É evidente que da interacção dos dois fenómenos — pressões ambientais e genótipos populacionais distintos — resultarão populações com fenótipos distintos. A diferenciação dos fenótipos populacionais será, em princípio, tanto mais rápida quanto menor for o fluxo genético entre as várias populações. Daí que as espécies cuja estrutura populacional é constituída por isolados possam diferenciar mais rapidamente subespécies e espécies do que aquelas cujas populações vivem em continuidade genética. Mas, na mesma população, o fenótipo varia, e em certos casos velozmente, no decurso do tempo. Doult (1961) é de opinião que, por exemplo em *Microtus*, são suficientes cinco a dez anos para a mesma população apresentar diferenças visíveis.

A subespeciação enquadra-se, pois, no fenómeno mais geral do estabelecimento da variabilidade geográfica. E o nível que lhe corresponde é o da formação de fenótipos populacionais habitando uma fracção da área da espécie e suficientemente diferenciados para serem taxonomicamente distinguíveis.

Tem sido, por vezes, tentador para os autores verem na subespécie uma unidade evolutiva. Mayr (1969, 1970), na sua visualização permanentemente alopátrica da especiação, defende que a subespécie só coincidirá com uma unidade evolutiva quando constitua um isolado geográfico. Este problema, no entanto, não é, quanto a mim, tão simples. Parece-me que, quando a subespécie constitui um isolado geográfico, será sempre, pelo menos potencialmente, uma unidade evolutiva. Mas, quando não é um isolado, coincidirá ou não com uma unidade evolutiva consoante as espécies e os grupos taxonómicos. As especiações clinal, por efeito de área ou stasipátrica

podem ser precedidas pela formação de subespécies. O que acontece é que tais formas de especiação pressupõem tipos de estrutura populacional e de estratégia evolutiva que não se encontram em todas as espécies. A própria noção restrita de *subespécie definitiva*, que Corbet (1966, 1970, 1978) propõe para os Mamíferos, tem significados diferentes do ponto de vista evolutivo. Assim enquanto os isolados geográficos constituem sempre, como já foi dito, unidades evolutivas potenciais, as subespécies que hibridam em zonas de intergradação secundária poderão coincidir ou não com unidades evolutivas consoante os grupos de Mamíferos. É, por exemplo, possível que certos Roedores ou outros Mamíferos *r* — estrategistas especiem clinalmente ou por efeito de área, nada impedindo, neste caso, que numa certa fase da sua especiação estejam diferenciados em subespécies que hibridam alopaticamente.

Para concluir faço minhas as palavras de Inger (1961): «No que respeita à subespécie e a despeito das suas limitações e aplicações erróneas ocasionais, é um conceito cuja utilidade tem sido demonstrada e que creio devermos continuar a usar.»

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMAÇA, C., 1961 : Variabilidade de alguns caracteres usados na taxonomia do Gén. *Carcinus* Leach. *Rev. Fac. Ciên. Lisboa*, 2.^a Série, C, 8 (2) : 137-153.
- 1967 : Estudo das populações portuguesas do Gén. *Barbus* Cuvier, 1817 (Pisces, Cyprinidae). *Ibid.*, 14 (2) : 151-400.
- 1972 : Sur la systématique des Barbeaux (Genre et Sous-genre *Barbus*) de la Péninsule Ibérique et de l'Afrique du nord. *Arq. Mus. Boc.* (2.^a série), 3 (10) : 319-346.
- 1975 : Museus de Zoologia e estratégia da investigação zoológica. *Acta Colóquio APOM « Museus para quê ? »*, pp. 61-72.
- 1978 : Spéciation et subspéciation chez les Cyprinidae ibériques et nord-africains. *Bull. Off. natn. Pêch. Tunisie*, 2 (1-2) : 23-30.
- em publicação : La collection de *Barbus* d'Europe du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris), *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, section A, n° 1.
- em publicação : Barbels of the Iberian Peninsula.
- em publicação : Espécie e subespécie em Paleantropologia.
- ALVAREZ LOPEZ, E., 1977 : Especificación, subespecificación y Biogeografía. Ed. Summa, Madrid.
- ARRUDA, L., 1977 : Morphological comparisons between the Mediterranean and North-eastern Atlantic populations of *Chromis chromis* (Pisces, Pomacentridae). *Arq. Mus. Boc.*, 6 (11) : 205-215.
- 1980 : On the subspecific distinction between *limbatus* and *chromis* populations of *Chromis chromis* (L.) (Pisces : Pomacentridae). *Ibid.*, 7 (20) : 349-362.

- CAMPBELL, B. G., 1978 : Some problems in hominid classification and nomenclature in C. Jolly, ed., Early Hominids of Africa, pp. 567-581, Duckworth, London.
- COELHO, M. M. G., em publicação : Contribution to the knowledge of the populations of *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) (Pisces, Cyprinidae) in Portugal. *Arq. Mus. Boc.*
- COLLARES-PEREIRA, M. J., 1978 : *Chondrostoma toxostoma arrigonis* (Steindachner, 1866), a new Cyprinid to Portugal. *Arq. Mus. Boc.* (2ª série), 6 (12) : 219-239.
- 1979 : On the systematic position of the Iberian Cyprinidae forms *arcasi* (Steindachner, 1866) and *macrolepidotus* (Steindachner, 1866) of the Genus *Rutilus*. *Ibid.*, 6 (22) : 361-393.
- 1980 a : Contribution to the knowledge of the Iberian Cyprinidae *Chondrostoma lemmingi* (Steind., 1866) and its affinities with *Chondrostoma arrigonis* (Steind., 1866). *Ibid.*, 7 (12) : 151-178.
- 1980 b : Population variability of *Pseudophoxinus hispanicus* (Steind., 1866) (Pisces, Cyprinidae). *Ibid.*, 7 (21) : 363-388.
- 1980 c : Les *Chondrostoma* à bouche arquée de la Péninsule Ibérique (avec la description de *Ch. lusitanicum* nov. sp.) (Poissons, Cyprinidae). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 291 (série D) : 275-278.
- CORBET, G. B., 1966 : The terrestrial Mammals of Western Europe. G. T. Foulis, London.
- 1970 : Patterns of subspecific variation. *Symp. zool. Soc. London*, 26 : 105-116.
- 1978 : The Mammals of the Palearctic Region. A taxonomic review. British Museum (N.H.) and Cornell Univ. Press, London and Ithaca.
- DÉMEUSY, N., 1958 : Recherches sur la mue de puberté du Décapode Brachyoure *Carcinus maenas* Linné. *Arch. Zool Exp. Gén.*, 95 (3) : 253-492.
- DOUTT, J. K., 1961 : Speciation and the microgeographic race in W. F. Blair, ed., Vertebrate speciation, Univ. Texas Press, pp. 286-311.

SUBESPÉCIES E SUBESPECIAÇÃO

- INGER, R. F., 1961 : Problems in the application of the subspecies concept in Vertebrate taxonomy. *Ibid.*, pp. 262-285.
- KARAMAN, M. S., 1971 : Süßwasserfische der Türkei. 8. Teil. Revision der Barben Europas, Vorderasiens und Nordafrikas. *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.*, 67 : 175-254.
- LIPTÁK, P., 1969 : On the evolutionary systematics of Hominidae in J. Nemeskéri and G. Dezso eds., Evolutionary trends in fossil and recent Hominids, *Sympos. Biol. Hung.*, 9 : 107-111.
- MADUREIRA, M. L., em publicação : Discriminant analysis in Portuguese pine voles : *Pitymys lusitanicus* Gerbe and *P. duodecimcostatus* de Sélys-Longchamps (Mammalia : Rodentia). *Arq. Mus. Boc.*
- em publicação : The discrimination of Portuguese *Pitymys* based on biometrical characteristics of the mandible. *Ibid.*
- em publicação : New data on the taxonomy of Portuguese *Pitymys*. *Ibid.*
- MAYR, E., 1969 : Principles of Systematic Zoology. McGraw-Hill, New York.
- 1970 : Populations, species, and evolution. The Belknap Press, Cambridge, Mass.
- MILLER, G. S., 1912 : Catalogue of the Mammals of Western Europe. British Museum (N.H.), London.
- SIMPSON, G. G., 1971 : Princípios de Taxonomia Animal. Fundação Calouste Gulbenkian, Lisboa.
- ZARIQUEY ALVAREZ, R., 1968 : Crustáceos Decápodes Ibéricos. *Investigación pesq.*, 32 : 1-510.